

**UNE ANALYSE DES FORÊTS DE L'ÎLE
ESTONIENNE D'ABRUKA (ABRO) SUR LA BASE
DES ASSOCIATIONS UNISTRATES**

PAR

T. LIPPMAA

TARTU 1935

I. Introduction. L'île d'Abrika, sa structure géomorphologique et géologique. Le climat. La végétation autochtone. L'homme et les animaux.

L'étude des groupements végétaux nommés associations a fait de grands progrès à partir du moment où on a commencé à se servir dans ce but des aires exactement circonscrites. Sans insister davantage sur ce sujet d'ailleurs bien connu (cf. Braun-Blanquet, Du Rietz, Alechine), notons seulement que la méthode des aires échantillons est actuellement inséparablement liée avec la notion de l'espace minimum (Braun-Blanquet, Du Rietz) — l'espace nécessaire „pour acquérir le développement auquel correspond l'ensemble spécifique normal“ (Braun-Blanquet et Pavillard). Or, pour les analyses effectives d'une associations quelconque, les aires examinées dans cette association doivent être au moins de la grandeur de cet espace minimum.

L'espace minimum déterminé au moyen de la méthode de M. Braun-Blanquet, avec quelques changements dans les détails (cf. Lippmaa, 1931 et 1933), varie dans des limites très amples. Elle est souvent de 1 m^2 ou même inférieure pour les associations des mousses ou des lichens, dépasse sûrement 1000 m^2 pour certaines associations phanérophytes d'Europe, et doit être plus grande encore dans les forêts tropicales.

La détermination de l'espace minimum dans une végétation à une strate [p. ex. dans l'association à *Ramalina strepsilis* (Frey), ass. à *Verrucaria maura* (Häyrén), ass. à *Zostera marina* (Warming), ass. à *Arabis coerulea* (Braun-Blanquet), ass. à *Sesleria calcarea* et *Carex sempervirens* (Braun-Blanquet)] est facile. Certaines difficultés commencent dès que nous nous occupons de la végétation multistrate. Ici, en établissant la détermination de l'espace minimum dans chaque strate à part par courbes de rapport entre le nombre des espèces et l'aire occupée correspondante, on aboutit à la conclusion que l'espace minimum y diffère énormément. Par ex., dans certains bois d'Estonie (ces bois

sont analysés de plus près dans le présent mémoire), l'espace minimum pour la strate arborescente est de 400 m², pour la strate herbacée de 20 m² et pour la strate muscinale souvent de 2 à 4 m².

Si on considère ces différences très grandes et si on se rappelle que les formes biologiques des plantes de ces strates, de même que leurs conditions écologiques, diffèrent d'une façon non moins prononcée, on est en droit de demander si le procédé employé par les phytosociologues de nos jours pour analyser la végétation multistrate *au moyen des associations multistrates* est suffisamment fondé. Peu à peu l'auteur est arrivé à la conception suivante (cf. Lippmaa, 1933):

Seules les associations unistrates représentent les unités élémentaires de la végétation. Elles sont caractérisées tant par leur composition floristique que par leur habitat (leur écologie) et la forme biologique dominante. La végétation multistrate est un ensemble d'associations plus ou moins compliqué. La végétation forestière p. ex. est une complexité d'associations „superposées“, où chaque strate se compose d'une ou de plusieurs associations, conformément à l'uniformité ou la diversité de la nature de l'habitat de cette strate.

Les associations unistrates superposées se distinguent profondément des formes biologiques qui y règnent. En Europe septentrionale, la strate supérieure est composée par l'association (ou des associations) mésophanérophyte, suivent les associations microphanérophytes, nanophanérophytes, les associations des chamaephytes, puis des hémicryptophytes et géophytes, ensuite les associations des mousses et des lichens fruticuleux. Il y a souvent sur les troncs des arbres des associations épiphytes composées de mousses et de lichens de forme biologique assez différente.

Ces associations unistrates sont des unités fondamentales, c'est à dire des unités élémentaires dans l'analyse approfondie d'une végétation.

Sans doute, les différences profondes des formes biologiques dominantes dans les diverses strates — la manifestation évidente des différences énormes de l'écologie de ces strates — n'ont pas échappé aux phytosociologues. Tansley (1923) p. ex. écrit à ce sujet:

„Each stratum has an environment or habitat which differs from that of the others. Thus the crowns of the tree of a wood are exposed to full sunlight, and often to considerable wind, while all the other strata are more or less protected from both.“ „The different strata of an association are in a certain sense distinct communities. Each has a floristic composition, dominants, and a „structure“ of its own; and the species of each often belong to quite distinct life forms. Each stratum has a habitat which differs in certain respects widely, sometimes totally, from those of the others. Thus the different strata must always be considered separately in ecological study.“

Pour Tansley néanmoins: „the whole community [association] to which they [the strata or layers] belong forms the essential primary unit“¹⁾. L'auteur a cité Tansley parce qu'ici l'opinion générale est exprimée dans des termes on ne peut plus clairs.

Gams (1918), Regel (1923), Du Rietz (1932) se sont exprimés, sur le problème ici envisagé, plus ou moins conformément aux vues de l'auteur. Pourtant, même dans les ouvrages les plus récents de ces auteurs, les associations multistrates se trouvent placées à côté des associations unistrates dans leurs analyses de la végétation. Une application conséquente de la méthode des associations unistrates dans les travaux phytosociologiques récents nous est inconnue. Il faut pourtant signaler ici l'ouvrage très intéressant de T. A. W. Davis et P. W. Richards (The Vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest). Quoique les auteurs de cette étude se servent de la méthode ordinaire, déjà la considération de la structure de chaque strate à part leur permet de représenter l'image bien claire d'une végétation sylvestre tropicale très complexe.

Etant d'avis que pour évaluer une méthode quelconque, les résultats obtenus à l'aide de celle-ci sont particulièrement importants, l'auteur s'est décidé à analyser les forêts de l'île d'Abruka²⁾ à l'aide de la méthode des associations unistrates, *bien qu'une analyse complète de ces forêts, basée sur les unités multistrates ait déjà été exécutée par lui dans le courant de l'été 1931.*

¹⁾ Espacé par nous.

²⁾ En été 1934.

Dans le dit ouvrage sur la méthode des associations unistrates („Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands“) l'auteur avait choisi comme exemple le complexe des associations unistrates suivantes: association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*; ass. à *Corylus avellana*; ass. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum*; ass. à *Hepatica triloba* et *Pulmonaria officinalis*; ass. à *Rhytidiadelphus triquetrus*. Cette végétation est bien proche de la végétation très répandue dans l'Europe centrale et analysée récemment par Markgraf, Klika, Domin, Soo, Issler, Lindquist, Ostenfeld, Watt et Tansley¹⁾.

Sur l'île d'Abruka la végétation en question est très bien représentée. De plus, on y trouve des forêts marécageuses d'une composition très complexe qu'il était aussi très intéressant d'analyser en appliquant la méthode des associations unistrates.

L'île d'Abruka, située à 58° 9' de latitude Nord et à 22° 30' de longitude Est (de Greenwich), se trouve au sud de Kuressaare et est séparée de la côte sud de l'île de Saaremaa (Oesel, Osilia) par un détroit de 4,5 km de largeur. La surface totale de cette île et des petits îlots environnants (Vahase, Kasemaa et Linnusiht) comporte 15, 25 km². Le noyau de l'île est formé par des calcaires de gotlandium non dolomitisées, dites de Kaugatoma. On ne les voit pourtant nulle part à la surface même, par suite des dépôts glaciaires qui les recouvrent. Ces derniers sont de nature graveleuse, surtout dans la partie élevée de l'île. A l'ouest et à l'est de la partie centrale plus élevée parcourant l'île dans la direction N-S, les terres basses commencent là où le sous-sol est formé par des dépôts d'argile.

Le climat de l'île n'est actuellement connu que dans ses traits généraux, aucune station météorologique n'y existant. Pourtant la station météorologique de Sörve²⁾, se trouvant à une distance de 40 km de l'île d'Abruka, nous donne une idée assez exacte des conditions climatiques régnant sur l'île en question.

Comme il résulte de ces données tabellaires, le climat du territoire qui nous occupe est caractérisé surtout par une pluviosité assez faible (526,5 mm) et des températures relativement basses en été. Le degré de saturation de l'atmosphère étant élevé (humidité relative de 75 à 90 p. c.), ces précipitations permettent pourtant le développement d'une végétation arborescente (en partie marécageuse) luxuriante.

¹⁾ R ü b e l, Die Buchenwälder Europas, Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. Bern u. Berlin 1932.

²⁾ D'après K. F r i s c h, Ilmastu, Eesti VI: Saaremaa, Eesti Kirjanduse Seltsi kirjastus, Tartu 1934.

Moyennes des températures du mois et de l'année, d'après les observations de 60 années (Sörve).

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ann.
Maximum abs.	- 2.5	- 3.3	- 1.9	2.4	7.7	13.1	16.4	15.6	12.7	7.7	3.1	- 0.3	5.9
	5.6	4.6	8.2	12.2	20.0	25.6	27.6	26.2	21.8	16.1	10.3	8.2	27.6
Minim. abs.	-19.6	-16.5	-11.4	- 8.5	- 2.2	2.5	6.5	6.7	2.2	- 4.5	-12.8	-13.5	-25.5

Les précipitations (Sörve).

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ann.
Max.	32.8	30.9	31.1	29.2	32.2	41.6	50.5	74.3	57.0	48.3	52.6	46.0	526.5
Min.	50.0	123.0	72.7	56.4	73.0	127.5	107.7	136.8	102.9	86.0	152.8	127.2	709.1
	15.0	3.7	1.6	4.8	2.0	7.8	0.0	9.3	18.0	4.1	24.6	1.4	387.7

L'épaisseur de la couverture de neige en cm.

	X		XI			XII			I			II			III			IV		
	10-20	21-31	1-10	11-20	21-30	1-10	11-20	21-31	1-20	11-20	21-31	1-10	11-20	21-28	1-10	11-20	21-31	1-10	11-20	21-30
Sörve	—	—	1.0	0.7	0.8	1.2	1.2	6.2	8.0	13.5	14.5	17.8	22.2	23.8	15.0	13.8	14.8	11.0	4.8	—
Roomassaare	0.3	0.3	4.3	3.5	3.5	3.3	2.5	6.5	2.3	12.3	12.0	15.7	21.5	23.5	27.3	24.5	24.4	15.8	3.3	0.2

(le port de Kuressaare, 5 km au nord de l'île d'Abrika).

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ann.
Le nombre des jours de brouillard	3.3	4.7	4.8	4.7	4.8	4.9	2.2	1.7	2.1	2.0	1.3	3.2	37.1
La vitesse du vent:		7 h	7.1	6.2	6.2	5.3	5.6	5.3	5.3	6.2	6.9	7.6	6.2
		13 h	7.3	6.1	6.5	5.8	6.2	5.9	5.8	6.0	6.7	7.0	8.0
		21 h	7.4	6.4	6.4	5.0	5.3	5.0	4.9	5.2	6.7	7.3	8.2
Le nombre des jours de tempête	5.3	2.9	3.5	1.8	2.5	2.3	1.8	1.2	3.8	6.1	6.3	9.6	44.0

Pendant 6 mois le sol est gelé et couvert d'une couche de neige plus ou moins profonde. C'est surtout durant la saison froide que la vitesse et la fréquence des vents augmente. — Les brouillards s'observent l'année entière; ils sont toutefois plus fréquents au printemps et dans la première moitié de l'été, où l'eau de la mer est encore assez froide.

Sur les côtes, la végétation halophile est en général bien développée. Ici le pourcentage des sels dans l'eau de la mer ne dépasse pas 0.6 p. c. Néanmoins l'association à *Fucus vesiculosus* se trouve presque partout sur les pierres granitiques d'origine glaciaire qui couvrent, souvent très densément, le fond de la mer autour de l'île. Ça et là, au bord de petits golfes surtout, on trouve des dépôts de *Fucus* mort apportés par les flots pendant les tempêtes. Sur ces dépôts, dans leur partie submergée, la flore des bacteriacées rouges n'est pas rare (dans la partie sud de l'île, etc.). L'association à *Zostera marina* L. se trouve aussi par endroit; la *Zostera* charriée du moins est très répandue. Notons enfin dans la partie littorale de la mer les espèces suivantes: *Potamogeton pectinatus* L., *Ruppia spiralis* (L.) Dum., *Zanichellia pedunculata* Rchb.

Dans la partie sud de l'île, tant sur la côte ouest que sur la côte est, les peuplements à *Scirpus Tabernaemontani* Gmel., à *Scirpus maritimus* L. et à *Phragmites communis* Trin. sont très répandus. Par endroits, par ex. sur la côte nord-est, la *Heliocharis parvula* Hook. forme de grandes taches à vé-

gétation ouverte et très faible. *Triglochin maritima* L., *Aster tripolium* L., *Juncus ranarius* Perr. et Song., *Spergularia salina* Presl. sont des espèces ordinaires.

A cette végétation halophile à tapis végétal ouvert suit une autre, à tapis clos, à savoir: l'association à *Juncus Gerardi*. Cette espèce dominante forme un gazon serré et bas, où l'on trouve encore les espèces halophiles suivantes: *Centaurium erythraea* Rafn., *C. pulchellum* Druce, *Gentiana uliginosa* Willd., *Triglochin maritima* L., *Heleocharis uniglumis* Schult., *Odontites litoralis* Fr., etc.¹⁾. Par endroits, dans les prés à *Juncus Gerardi*, on trouve des dépressions qui se remplissent d'eau pendant les tempêtes. Ayant un sous-sol glaiseux, l'infiltration de l'eau est empêchée: peu à peu l'eau s'évapore, laissant une mince croûte blanchâtre et salée sur laquelle se développe la végétation halophile extrême des pays Baltiques: l'association à *Salicornia herbacea* L. var. *patula* Duv. J. C'est une végétation ouverte, très malingre (la hauteur des plantules dépasse rarement 20 cm), où à l'espèce dominante s'associent *Suaeda maritima* Dum.* *filiformis* Dum., *Glaux maritima* L., *Plantago maritima* L. *Salicornia* et *Suaeda* surtout sont d'une couleur rouge ou rougeâtre due au contenu considérable d'anthocyanines, de même *Puccinellia maritima* Parl., qui entoure souvent les taches à *Salicornia* et *Suaeda*.

Là où, mêlés avec des pierres et de la terre, pourrissent les dépôts les plus hauts du *Fucus* charrié, une végétation puissante des espèces suivantes se développe: *Atriplex litorale* L., *Chaerophyllum silvestre* Sch. et Thell., *Agropyron repens* P. B., *Erysimum hieracifolium* L., *Lepidium latifolium* L., *Viola tricolor* L., *Alopecurus ventricosus* Pers., etc.

Souvent une zonation nette des associations est reconnaissable. La végétation halophile décrite (surtout l'assoc. à *Juncus Gerardi*) est suivie assez souvent, ou par l'association à *Carex Goodenowii*, ou par l'association à *Festuca rubra*. La première se compose surtout de l'espèce dominante, la seconde est caractérisée par l'apparition (souvent abondante) de l'*Ophiglossum vulgatum* L. et çà et là de l'*Ostericum palustre* Bess. (p. ex. dans la partie médiane de l'île sur la côte est). Puis viennent les associations suivantes: le facies à *Molinia coerulea* de l'association à *Sesleria* uliginosa* et *Primula farinosa*²⁾, l'association à *Ranunculus acer* et *Deschampsia caespitosa* (*Ranunculus acer* L., *Deschampsia caespitosa* P. Beauv., *Trifolium pratense* L., *Briza media* L., *Avena pubescens* Huds., etc.), enfin, sur les endroits plus secs et pierreux, une végétation où les espèces suivantes jouent un rôle important: *Trifolium montanum* L., *Thymus serpyllum* L. (coll.), *Festuca ovina* L., *Centaurea scabiosa* L., *Galium verum* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Plantago media* L., *Campanula persicifolia* L., *Silene nutans* L., *Phleum Boekmeri* Wibel, *Avena pratensis* L., *Filipendula hexapetala* Gil., *Plantago lanceolata* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Veronica spicata* L., *Linum catharticum* L., *Stellaria graminea* L., *Alchemilla pubescens* (Lam.) Buser, *Medicago lupulina* L., *Dianthus deltoides* L., *Fragaria viridis* Duch., *Ranunculus bulbosus* L., *Draba incana* L., etc.

1) Dans la partie supérieure de ces prés en outre: *Trifolium fragiferum* L., *Carex distans* L., *Festuca rubra* L.

2) On a constaté aussi l'association à *Schoenus ferrugineus* (dans la partie sud de l'île).

Les prés de cette composition floristique sont partiellement utilisés comme pâturages. Dans ce cas, le nombre des espèces diminue, le *Juniperus communis* devient très ordinaire (p. ex. dans la partie nord de l'île) et quelques autres espèces s'y joignent (*Carex diversicolor* Cr., *Sagina nodosa* Fenzl. par ex.).

Entre les prés décrits et le bois couvrant la partie centrale de l'île, il existe une bande de transition composée par une végétation intermédiaire entre le bois et le pré — le pré boisé — (puisniit, Gehölzwise). Cette végétation caractéristique très répandue, surtout sur les îles estoniennes et l'Estonie du nord-ouest, a été décrite à maintes reprises (cf. Kupffer, 1911, 1925; Thomson, 1923; Lippmaa, 1931, 1932, 1933). La plupart des prés boisés de l'île d'Abrika sont d'anciennes forêts mixtes [bouleau (*Betula pubescens* Ehrh.), aune (*Alnus glutinosa* Gaertn.), frêne (*Fraxinus excelsior* L.) marécageuses, où, en dehors des espèces arborescentes nommées, on trouve encore *Betula verrucosa* Ehrh., *Picea excelsa* Lam., *Quercus robur* L. La strate arbustive se compose surtout de *Corylus avellana* L., *Crataegus curvisepala* Lindm., *Rhamnus cathartica* L., *Ribes alpinum* L., *Cornus sanguinea* L., etc., la strate herbacée des espèces suivantes: *Sesleria* uliginosa* Čel., *Triodia decumbens* Beauv., *Carex diversicolor* Cr., *Molinia coerulea* Moench, *Carex Goodenowii* Gay, *C. panicea* L., *C. Hornschuchiana* Hoppe, *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Selinum carvifolia* L., *Ophioglossum vulgatum* L., etc. Dans ces prés les parcelles d'association à *Carex Goodenowii* et *C. panicea* (souvent mêlées avec des éléments de l'association à *Sesleria* uliginosa* et *Primula farinosa*) sont très répandues. Aussi y trouve-t-on des parcelles bien typiques de la dite association à *Sesleria* uliginosa* et *Primula farinosa* et de l'association à *Carex Davalliana* (ici encore *Orchis incarnatus* L., *Helleborine palustris* Schrank). Sous les arbres et les arbustes, la strate herbacée compte beaucoup d'espèces de bois mixtes, à savoir: *Melica nulans* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Majanthemum bifolium* F. W. Schm., *Crepis paludosa* Moench, *Carex digitata* L., *Circaea alpina* L. (rare!), *Listera ovata* R. Br., *Rubus saxatilis* L., *Hepatica triloba* Gilib., *Hypericum hirsutum* L., *Helleborine latifolia* Druce, *Agrimonia eupatoria* L., *Platanthera chlorantha* Rehb., *Leontodon hispidus* L., *Satureja vulgaris* (L.) Fritsch, *Dentaria bulbifera* L., *Campanula trachelium* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Polygonatum officinale* All., *P. multiflorum* All., etc. Dans cette énumération on trouve, outre quelques espèces de bois marécageux (*Lysimachia vulgaris*, *Crepis paludosa*, *Circaea alpina*), beaucoup d'espèces de bois feuillus et de forêts mixtes, d'où il résulte que dans la forêt primaire marécageuse d'autrefois les îlots de bois non marécageux étaient bien représentés. Surtout dans la partie sud de l'île, on trouve des prés boisés où *Melampyrum nemorosum* L. var. *polonicum* Beauv., *Scorzonera humilis* L., *Melampyrum cristatum* L., *Tetragonolobus siliquosus* Roth, *Inula salicina* L., *Filipendula hexapetala* Gil., *Brachypodium pinnatum* Beauv., *Leontodon hispidus* L., *Helianthemum vulgare* Gärtn., *Asperula tinctoria* L., *Geranium sanguineum* L. sont fréquents.

La partie centrale de l'île est boisée sur une étendue de 350 hect. environ. Le dit bois est l'objet central de notre étude.

L'influence de l'homme sur la végétation de l'île est assez grande, surtout dans la partie nord, près du village d'Abrika, où la végétation primaire

manque complètement, ayant été supplantée par les pâturages ou le sol arable. Cette influence se fait remarquer même dans le bois et dans les prés boisés. La formation des prés boisés se transformera en bois, sans doute, dès que l'homme ne s'occupera plus de fauchage et de l'abattage du bois. Dans la forêt de l'île d'Abruka on a pratiqué longtemps l'abattage à blanc ; actuellement cette méthode d'exploitation est par bonheur complètement abandonnée.

Le pâturage, très faible sans doute, ne manque pas dans certaines parties du bois. Un autre facteur biotique important est représenté par les chevreuils (*Capreolus capreolus* L.) dont le nombre est assez grand. C'est surtout le renouvellement des bois contenant le frêne (*Fraxinus excelsior*) qui est profondément influencé par les chevreuils.

II. Le bois d'Abruka.

1. La forêt feuillue à orme blanc et tilleul.

Dans le coeur du bois d'Abruka, là où se trouvent les champs du garde forestier, les yeux suivent la lisière puissante de la forêt entourant ce terrain jadis boisé. Au nord-ouest se dressent les cimes de magnifiques ormes blancs, de tilleuls, d'érables planes, etc. Dans cette partie nord-ouest du bois la végétation forestière de l'île atteint son point culminant. Le long d'une élévation basse qui parcourt l'île dans la direction du nord-ouest au sud-est, on trouve dans le bois de nombreux ormes blancs de haute taille, des tilleuls puissants, des marseaux (*Salix caprea*) dépassant 20 m de hauteur (le diamètre des branches jusqu'à 50 cm!), auxquels se mêlent l'érable plane, le tremble, le bouleau, le chêne pédonculé, etc. La hauteur de la strate arborescente est de 30 m environ. Même le noisetier (*Corylus avellana*) atteint souvent une hauteur de 15—20 m avec un diamètre de 15—20 cm. Il est souvent surpassé tant en hauteur qu'en d'autres dimensions par le sorbier des oiseaux (*Sorbus aucuparia*). L'épicéa manque d'ordinaire complètement dans cette forêt.

La structure du sol dans la forêt à orme blanc et tilleul se voit dans la fig. 2. Les couches supérieures de 30 cm environ, de nature graveleuse, sont assez riches en humus bien décomposé et peu acide (pH = 6,3; 5,8). Le sous-sol diffère des couches supérieures surtout par le manque complet d'humus. Dans le gravier on trouve ici des cailloux calcaires et siliceux, roulés ou non, très nombreux. Le pH de ce sous-sol dépasse toujours 6.3. Ce sol est bien drainé. Si nous considérons le fait que les racines de toutes les espèces arborescentes de la forêt descendent aussi dans ce sous-sol, il en résulte que le pH varie sensiblement dans la rhizosphère de ces espèces.

La composition floristique de l'association formant la strate arborescente de la forêt à orme blanc et à tilleul est donnée dans le tableau suivant (six relevés d'aires-échantillons à 400 m²).

Association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*.

	1	2	3	4	5	6
<i>Tilia cordata</i> Mill.	4.1 — 3	2.1	3.1 — 3	4.3 — 1	3.1	—
<i>Ulmus montana</i> With.	3.1 — 2	3.1	—	2.1	3.1	4.1
<i>Acer platanoides</i> L.	+1	+1	1.1	1.1	+1	2.1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1.1	+1	1.1	+1	+1	1.1
<i>Populus tremula</i> L.	1.1	+1	—	—	+1	2.1
<i>Corylus avellana</i> L.	—	2.1	2.1	+1	—	+1
<i>Pyrus malus</i> L.	—	+1	—	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	—	+1	1.1	—	—	—
<i>Salix caprea</i> L.	—	—	+1	1.2	—	—
<i>Quercus robur</i> L.	—	+1	—	—	—	—
<i>Fraginus excelsior</i> L.	—	—	—	—	+1	1.1

Ce bois assez clair, par suite d'exploration peut-être, offre assez de place pour les noisetiers et les sorbiers des oiseaux

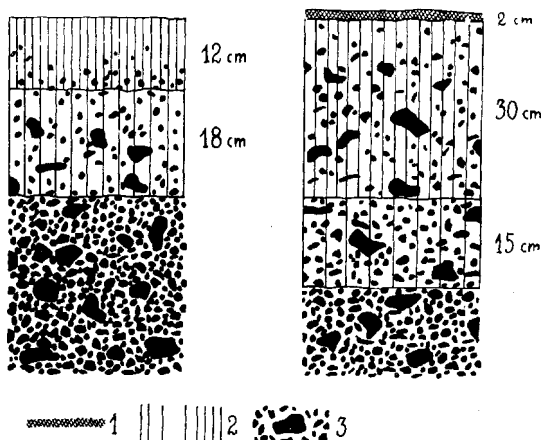


Fig. 2. Le sol dans le bois à orme blanc et tilleul. 1 — feuilles mortes etc., 2 — humus subneutre (pH = 6.4), 3 — couche graveleuse contenant des cailloux et pierres (Ca, Si).

arborescents (v. p. 12), bien que l'optimum de ces arbres ne coïncide pas avec l'optimum de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*.

Là où, par suite de l'abattage ou comme résultat de facteurs naturels (orages, parasites, foudre), des clairières se sont formées, l'association à *Corylus avellana* apparaît. Cette association qui se trouve d'ordinaire dans un état fragmentaire sous la strate épaisse de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*, y trouve des conditions favorables pour son existence. Sur ces clairières bien éclairées le noisetier et l'aubépine se développent souvent avec une telle vigueur que, bien que l'espace entre les buissons

mesure 10—15 m et même plus, l'ombre y règne et la plupart des espèces herbacées de la forêt à orme blanc et tilleul [l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*)] y trouvent des conditions d'existence favorables. — Une analyse de cette association dans la partie sud-est du bois a donné le résultat suivant:

Assoc. à *Corylus avellana*.

<i>Corylus avellana</i> L.	5.3
<i>Crataegus curvisepala</i> Lindm.	2.3
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+1
<i>Salix caprea</i> L.	+1

Nous l'avons déjà souligné, l'association à *Corylus avellana* est une association héliophile. D'ordinaire, l'existence des parcelles à *Corylus* comme dominante n'est pas longue. Dans l'ombre de cette association les conditions pour l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) sont tout à fait favorables. Or, l'association à hépatique contenant toujours un nombre d'individus jeunes des espèces de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*, tôt ou tard une lutte s'engage entre ces dernières et les espèces de l'association à *Corylus avellana*. Par suite de leur taille plus haute, les éléments de l'association arborescente sont les vainqueurs „prédestinés“. Assez souvent l'association à *Corylus avellana* n'est pourtant pas complètement exterminée: elle se maintient dans un état fragmentaire.

Là où les populations à *Corylus avellana* sont utilisées comme pâturages (ce qui se voit assez souvent sur l'île de Saaremaa), les conditions pour la rénovation de la forêt sont défavorables. Dans ces circonstances l'association à *Corylus avellana* se maintient (en association apophyte) sans changements.

Bien que l'association à *Corylus avellana* et l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia* soient antagonistes, on les trouve souvent ensemble, ce qui s'explique par le fait que leurs exigences à l'égard du sol sont les mêmes: toutes deux se trouvent en Estonie exclusivement sur les sols à humus subneutre et au sous-sol plus ou moins riche en calcaire.

Il est très intéressant de noter que ces associations si différentes dans leur écologie forment toutes les deux le substratum pour certaines associations et stades de la végétation épiphytique cryptogame. Examinons cette végétation de plus près avant de nous occuper des strates herbacée et muscinale.

Un examen préliminaire montre déjà une zonation verticale nettement prononcée dans la végétation cryptogamique épiphyte. Une analyse attentive a donné le résultat suivant :

On peut distinguer 5 étages (horizons) bien prononcés. Dans la figure ils sont désignés par A, B, C, D. L'horizon A comprend les bases des troncs jusqu'à une hauteur de 60—80

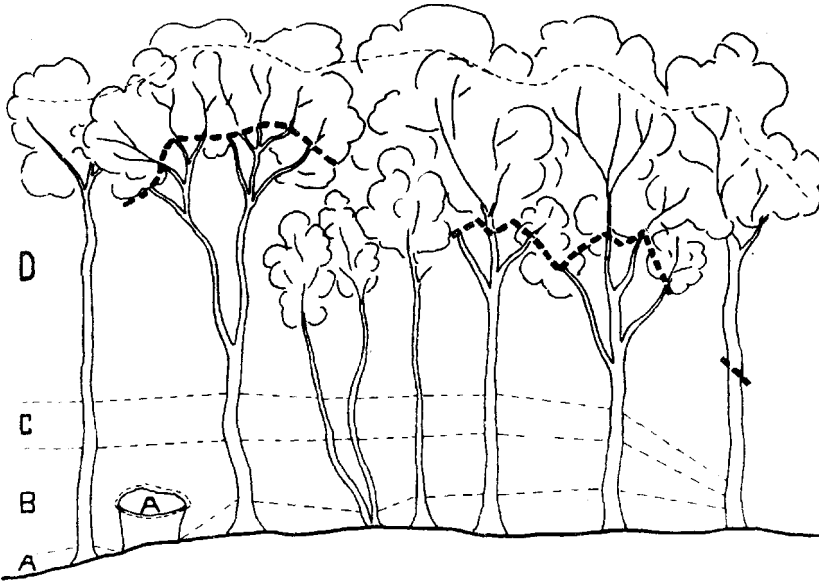


Fig. 3. Horizons de la végétation épiphyte du bois à orme blanc et tilleul (voir dans le texte). La limite supérieure de l'assoc. à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* est marquée d'un pointillé gras.

cm environ. Il est habité par quelques mousses : *Neckera complanata* Hüb., *Anomodon longifolius* Bruch., *Eurhynchium striatum* Schimp. y sont très communs. Dans l'horizon B, sur les troncs des espèces de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*, de même que sur les troncs de *Corylus avellana*, là où les conditions d'éclairage et d'humidité sont favorables, se trouve un stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata*. Ce stade est dans une certaine mesure ombrophile. On ne le trouve pourtant pas dans l'ombre profonde. Le stade à *Frullania* et *Radula* est bien marqué, tant par les taches noirâtres de *Frullania* que par le vert jaunâtre de *Radula*. A ces espèces dominantes s'associe souvent *Parmelia fuliginosa* (Fr.) Nyl. Cette végéta-

tion épiphytique caractéristique, à tapis végétal ouvert, trouve son optimum entre 0,5 m et 3 m d'altitude.

On constate, comme substratum de ce stade sur l'île d'Abruka, l'écorce des espèces suivantes: *Ulmus montana*, *Acer platanoïdes*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa*, *Quercus pedunculata*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia* et *Corylus avellana*. On le trouve aussi dans un état fragmentaire sur les troncs de *Tilia cordata*. Quoique répandu sur les troncs des espèces à écorce lisse, il manque à peu près complètement sur les troncs des bouleaux. Notons enfin que ce stade n'a pas besoin d'un substratum organique: nous l'avons signalé à diverses reprises dans le bois, sur les surfaces plus ou moins lisses, verticales des pierres granitiques à l'ombre.

Assoc. à *Frullania dilatata* et *Radula complanata*.

	1	2	3	4	5	6	7	8
	Sorb. aucup.	Coryl. avell.	Ulm. mont.	Popul. trem.	Frax. exc.	Querc. ped.	Til. cord.	Salix caprea
<i>Frullania dilatata</i> Dum.	3.2	2.2-3	2.2	2.2	3.2	1.2	—	3.1-2
<i>Radula complanata</i> Dum.	+2	2.2	1.2	3.2-3	2.2-3	2.2	1.2	1.2
<i>Parmelia fuliginosa</i> (Fr.) Nyl.	1.2	2.2	2.2	—	1.2	1.1	3.2-3	1.2
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	+2	—	+2	—	—	+1	—	+2
(<i>Ulota crispula</i> cf.)	(+2)	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Boerhaavia prunastri</i> (L.) Ach.)	(+2)	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Leucodon sciuroïdes</i> Schwaeagr.)	—	(+2)	—	—	(1.2)	(1.2)	(+2)	(+2)
(<i>Orthotrichum</i> sp.)	—	—	(+2)	(1.2)	(+2)	(+2)	—	(+2)
(<i>Pylaisia polyantha</i> (Schreb.) Bryol. eur.)	—	—	—	(+2)	(+2)	—	—	(+2)
(<i>Hypnum cupressiforme</i> L.)	—	—	—	—	—	—	(+2)	—
(<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.)	—	—	—	—	—	—	—	(+2)

Remarque: Dans les analyses 1 à 8 les aires échantillons sont de 1 m². Les surfaces analysées se trouvent de 0.5 jusqu' à 1.5 m du sol. Le diamètre des troncs à cette hauteur est de 20-25 cm (les anal. 1-3, 5, 6), 30 cm (anal. 4, 7), 30-40 cm (anal. 8).

Outre les espèces données dans le tableau, il y avait encore un nombre de lichens crustacés qui ne sont pas analysés. Certains d'entre eux luttent avec succès contre les hépatiques dominantes; en général, pourtant, les hépatiques ont l'avantage, grâce à leur aptitude d'ombrager les lichens crustacés. Signalons que la lutte entre *Radula complanata* et *Frullania dilatata* s'observe aussi assez fréquemment. La *Radula* poussant par-dessus la *Frullania* remporte d'ordinaire la victoire. La dernière se sauve au moyen de quelques branches restées au jour

et forme de nouveau des taches foncées d'un brun noirâtre sur la surface qui n'est pas encore occupée par *Radula*.

Il peut arriver que le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata* se maintienne très longtemps dans des conditions favorables. En général pourtant (les changements causés par l'âge dans la structure de l'écorce des arbres y sont de grande importance), il est détruit par l'invasion des mousses et des lichens. Le commencement de cette attaque se constate clairement déjà dans le tableau p. 16, toutes les espèces mises en parenthèses étant des intrus qui tôt ou tard détruisent le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata*. Ces espèces rivales appartiennent surtout aux associations suivantes: ass. à *Parmelia sulcata* et *Parmelia physodes*, ass. à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria*, assoc. à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum*.

L'horizon C est occupé par l'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*. Voici la composition floristique de cette association de lichens foliacés:

Association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*.

	1	2	3	4	5	6	7
	Ulm. mont.	Sorb. aucup.	Bet. verr.	Til. cord.	Til. cord.	Coryl. avell.	Bet. verr.
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	2.2—3	4.2—3	1.2	3.2—1	2.2—3	3.2—3	3.2—3
<i>P. physodes</i> (L.) Ach.	—	—	4.3	+1	+2	2.2	2.2
<i>Physcia pulverulenta</i> (Hffm.) Nyl.	1.2	—	—	—	—	—	—
(<i>Parmelia fuliginosa</i> (Fr.) Nyl.)	(+2)	—	—	(+1)	(+2)	(+2)	—
(<i>Radula complanata</i> Dum.)	(+2)	(+2)	—	—	—	—	—
(<i>Frullania dilatata</i> Dum.)	(+2)	—	—	—	—	—	—
(<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.)	—	—	(+1)	—	—	—	—
(<i>Parmelia subaurifera</i> Nyl.)	—	(+2)	—	—	—	—	(+2)

Remarques: (1) Un groupe d'arbres de 60—70 années à troncs verticaux à la lisière du bois. L'assoc. commence presque au ras du sol. (2) Un arbre de 20 m de hauteur dans le bois. La surface analysée se trouve entre 2 et 5 m de la surface du sol. (3) Un arbre puissant, dans le bois. L'anal. entre 3 et 5 m. (4) Un vieil arbre près de la lisière. Analyse entre 3 et 5 m. (5) Un vieil arbre dans le bois. Anal. entre 4 et 6 m. (6) Buisson de 8 m environ sur une clairière. Anal. entre 5 et 6 m. (7) Arbre de 30 m environ. Anal. entre 2 et 3 m.

L'assoc. à *Parmelia sulcata* et *P. physodes* est une association héliophile qui dans l'intérieur du bois se développe seulement à partir d'une certaine altitude (2—3 m). Dans la zone C elle règne seule. Plus haut elle se combine avec une associa-

tion encore plus héliophile et xérophile, le facies à *Ramalina calicaris* de l'association à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*. Ces deux associations de lichens sont antagonistes. C'est surtout le facies à *Ramalina calicaris* qui provoque la couverture grise-blanchâtre, si caractéristique pour la partie supérieure des troncs et des branches des espèces de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*.

La composition floristique de cette association assez pauvre en espèces peut être déduite des 10 relevés dans le tableau.

Le facies à *Ramalina calicaris* de l'association à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Ulm. mont.	Sorb. auc.	Til. cord.	Sal. capr.	Til. cord.	Til. cord.	Coryl. avell.	Pop. trem.	Pop. trem.	Frax. exc.
	Facies									
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Fr.	2.2	2.2	3.1-3	2.2	2.3	2.2	+2	+2	3.1-2	5.3
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	+1-2	2.1-2	1.2	+1	1.2	4.2-3	3.2	1.2	3.1-2	+1
<i>Ramalina calicaris</i> (L.) Fr.	+2	2.2	3.1-2	4.1-3	2.3	+2	+2	—	—	—
<i>Ramalina populina</i> (Ehrh.) Wain.	1.2	2.2	+1	1.1	+2	+2	—	—	—	1.2
<i>Anapytychia ciliaris</i> (L.) Mass.	3.2-3	—	—	+1	—	—	—	4.2	+2	—
<i>Usnea</i> sp.	—	+2	+1	+1	—	+2	1.2	—	—	—
<i>Alectoria implexa</i> (Hoffm.) Nyl.	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.)	(+2)	—	—	(+2)	—	—	—	—	(+2)	—

Remarques: Aires échantillons d'un m² environ. (1) Un groupe d'arbres de 60-70 années à troncs verticaux, à la lisière du bois. La surface analysée entre 2 et 3 m. (2) Un arbre de 20 m de hauteur dans le bois. La surface analysée se trouve entre 2 et 5 m de la surface du sol. (3) Un vieux arbre dans le bois. L'analyse entre 3 et 5 m. (4) Un vieux arbre à branches de 30 cm de diamètre dans le bois, de même les analyses (5) et (6). (7) Arbustes de 6-10 m de hauteur à la lisière du bois. (8 et 9) Arbres de 50 années près du chemin traversant le bois. (10) Un arbre puissant dans le bois. La surface analysée entre 3 et 5 m.

Pour en finir avec la végétation épiphytique, il nous reste à étudier de plus près l'horizon A où règnent les mousses et une association muscinale montant assez haut sur les troncs des arbres.

On trouve des mousses déjà sur la partie basale des troncs des arbres jeunes. Peu à peu elles montent. A une altitude de 50—60 cm environ beaucoup d'espèces s'arrêtent et seulement quelques-unes s'avancent jusqu'à 6 et 12 (20) m d'altitude. Examinons d'abord les espèces formant la couverture muscinale dans l'horizon A, sur les troncs des espèces de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*. Une analyse qualitative a donné le résultat suivant:

	Ulmus mont. (30 anal.)	Tilia cord. (18 anal.)	Frax. exc. (4 anal.)	Acer plat. (3 anal.)	Sorb. auc. (3 anal.)	Querc. ped. (2 anal.)
Espèces dominantes :						
<i>Homalothecium sericeum</i> Bryol. eur.	1	—	—	—	—	—
<i>Neckera complanata</i> Hüb.	9	—	1	1	—	—
<i>Anomodon longifolius</i> Bruch	15	—	—	1	2	—
<i>Anomodon viticulosus</i> Hook. et Tayl.	1	—	—	—	—	—
<i>Isothecium myurum</i> Brid.	4	10	—	—	—	1
<i>Hypnum cupressiforme</i> L.	—	6	—	—	—	—
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp. . . .	—	—	1	1	—	—
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	—	2	2	—	1	1

Espèces à recouvrement faible :

<i>Homalothecium sericeum</i> Bryol. eur.	8	2	—	—	—	—
<i>Neckera complanata</i> Hüb.	10	2	—	1	—	—
<i>Anomodon longifolius</i> Bruch	4	—	—	1	1	—
<i>Isothecium myurum</i> Brid.	4	—	—	1	—	1
<i>Hypnum cupressiforme</i> L.	—	8	—	1	2	2
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp. . . .	1	1	1	—	—	—
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	3	3	1	—	1	—
<i>Homalia trichomanoides</i> Bryol. eur.	4	—	—	—	—	—
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	7	8	—	1	—	2
<i>Mnium hornum</i> L.	1	—	—	—	—	—
<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis.	1	—	—	—	—	—
<i>Rhodobryum roseum</i> Limpr.	1	—	—	—	—	—
<i>Leucodon sciuroides</i> Schwaegr. . . .	2	2	—	—	—	—
<i>Brachythecium rutabulum</i> Bryol. eur.	3	4	—	—	—	—
<i>Brachythecium</i> spp.	—	5	—	—	—	—
<i>Pleurozium Schreberi</i> Mitt.	—	1	—	—	—	—
<i>Thuidium recognitum</i> Hedw.	—	2	1	—	—	—

Avant de discuter les résultats du tableau, prenons en considération qu'ici seules les données concernant les couvertures muscinales basales d'*Ulmus* et *Tilia* sont plus ou moins comparables entre elles (vu le nombre assez grand des analyses). La couverture muscinale des autres espèces est représentée par un nombre d'analyses beaucoup plus faible. Ces analyses donnent néanmoins une idée juste du caractère géné-

ral de cette couverture pour ces espèces aussi, comme d'autres observations l'ont également démontré.

La différence fondamentale entre la couverture basale muscinale chez *Ulmus montana* et *Tilia cordata* ressort clairement du tableau. Tandis que sur l'écorce des ormes blancs dans l'horizon A *Anomodon longifolius*, *Neckera complanata* et *Isothecium myurum* sont les espèces dominantes les plus fréquentes, cette dernière espèce domine avec *Hypnum cupressiforme* chez le tilleul. La couverture muscinale basale chez les autres espèces arborescentes est intermédiaire entre ces extrêmes, mais se rapproche pourtant d'une manière évidente de celle de l'orme.

Les faits suivants doivent être soulignés: 1^o Dans la composition floristique de l'horizon A l'influence de la situation insulaire est évidente. Elle se manifeste dans le manque complet de l'espèce épiphytique, ordinaire ailleurs en Estonie — *Neckera pennata*. Celle-ci est remplacée sur l'île d'Abruka par l'espèce voisine — *Neckera complanata*, qui d'ordinaire préfère les roches (p. ex. dans l'Estonie du Nord, où elle se trouve associée avec *Encalypta contorta*, sur les calcaires et dolomites siluriens du „glint“). 2^o Toutes les espèces épiphytiques, tant les espèces se trouvant sur l'écorce lisse que celles représentées sur l'écorce fendillée des arbres feuillus, peuvent vivre également sur des pierres et des roches. Sauf *Homalothecium sericeum* et *Hypnum cupressiforme*, toutes les espèces du tableau sont plus ou moins ombrophiles; c'est pourquoi on les trouve, sur l'île d'Abruka, sur des pierres granitiques seulement dans le bois ou dans les prés boisés. *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, plus rarement *Eurhynchium striatum*, poussent aussi sur le sol. Pour *Rhytidiadelphus*, c'est le cas le plus ordinaire. Néanmoins, pour la plupart des mousses dominantes de l'horizon A, seule l'écorce des arbres vivants constitue leur station principale. Ici nos données s'accordent complètement avec celles de Wiśniewski sur les Muscinées épiphytes de la Pologne (Wiśniewski, 1930).

La structure de la couverture muscinale dans l'horizon A se voit sur la figure 4.

Quelle est la valeur systématique de ces taches d'espèces différentes? Sont-elles des associations à part ou des taches formées par des espèces de la même association? On pourrait d'abord être disposé à distinguer les associations à l'aide

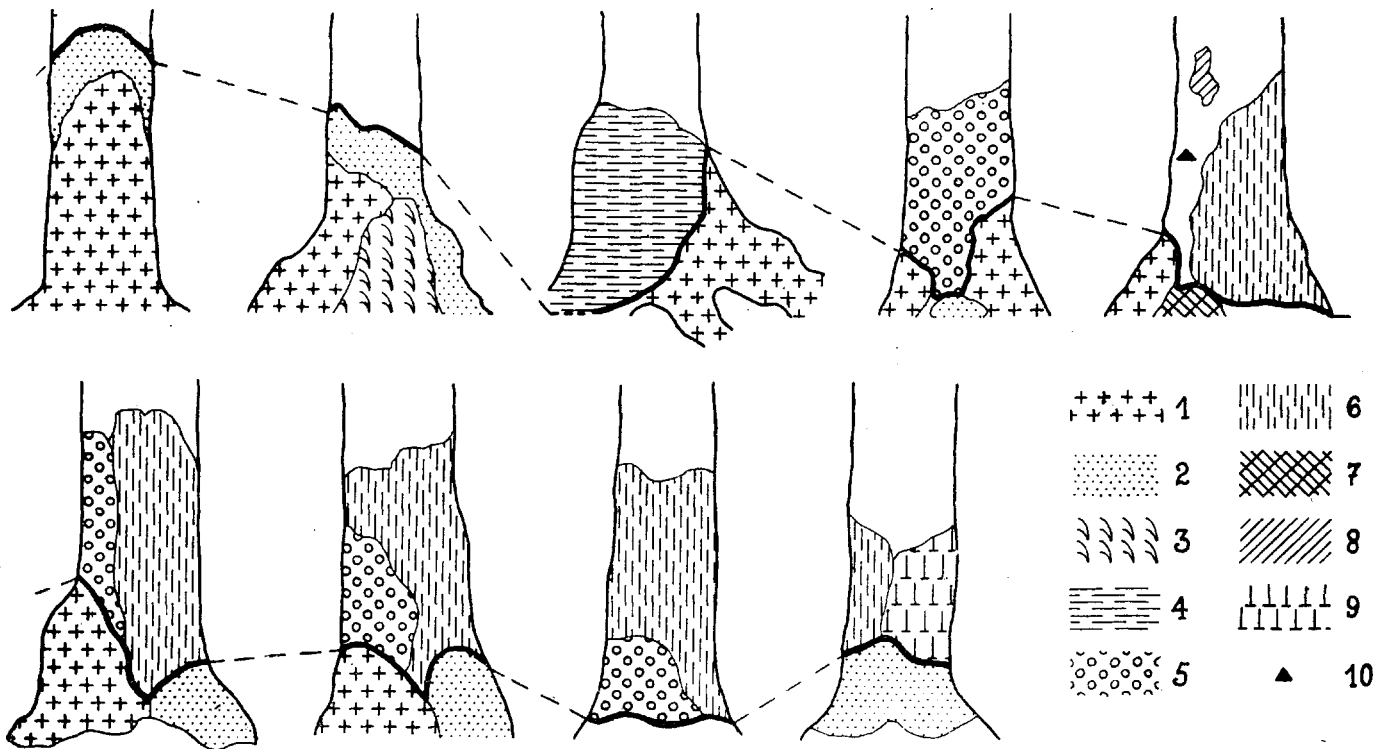


Fig. 4. Les associations muscinales des bases des troncs dans le bois à orme blanc et tilleul. Au dessus de la ligne de démarcation — l'assoc. à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum*, en bas — les assoc. à *Eurhynchium striatum* et à *Rhytidiadelphus triquetrus*. 1 — *Rhytidiadelphus triquetrus*, 2 — *Eurhynchium striatum*, 3 — *Hylocomium proliferum*, 4 — *Neckera complanata*, 5 — *Isothecium myurum*, 6 — *Anomodon longifolius*, 7 — *Mnium cuspidatum*, 8 — *Radula complanata*, 9 — *Anomodon viticulosus*, 10 — *Pytilaisia polyantha*.

des espèces dominantes (v. le tabl. p. 19: *Homalothecium sericeum*, *Neckera complanata*, *Anomodon longifolius*, *Isothecium myurum*, *Hypnum cupressiforme*, *Eurhynchium striatum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*). Pourtant une analyse plus détaillée nous révèle les faits suivants:

Homalothecium sericeum et *Hypnum cupressiforme* diffèrent des autres espèces en question par leur aptitude de croître en plein jour, quoique ne craignant pas l'ombre d'autre part. On peut souvent constater leur présence dans les peuplements étendus, là où *Neckera complanata*, *Anomodon longifolius*, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Eurhynchium striatum* ne se retrouvent pas. Donc, leur écologie diffère profondément de l'écologie des espèces nommées. Conformément à ceci, on trouve *Homalothecium sericeum* sur l'île d'Abruka seulement là, où il y a assez de lumière pour cette espèce héliophile. *Hypnum cupressiforme* pousse surtout sur les pierres et l'écorce de *Tilia cordata*. On est donc fondé à distinguer des associations à *Homalothecium sericeum* et à *Hypnum cupressiforme*. Peut-être pourrait-on demander: ne serait-il pas préférable de laisser à l'association des limites moins restreintes en parlant de l'association à *Hypnum cupressiforme* et *Homalothecium sericeum*? Ce procédé serait en contradiction avec les faits suivants: *Homalothecium sericeum* est en Estonie une espèce assez exigeante. Elle préfère sans doute le substratum calcaire, quoiqu'on la trouve aussi sur la roche granitique et sur l'écorce des arbres. Les peuplements les plus grands se trouvent sur les calcaires et les dolomites siluriques et sur l'ordovicium. *Hypnum cupressiforme* au contraire est beaucoup moins difficile et croît sur les pierres granitiques sans doute plus souvent que sur les troncs des arbres. Sur ces derniers, l'espèce en question forme des tapis continus seulement sur *Tilia*, et là sans *Homalothecium sericeum*.

Eurhynchium striatum et *Rhytidiadelphus triquetrus* forment le tapis muscinal du sol; si on les trouve dans l'horizon A, c'est toujours au-dessous d'espèces à caractère épiphyte prononcé, comme *Anomodon longifolius*, *Isothecium myurum*, *Neckera complanata*. Sur l'île d'Abruka, comme ailleurs en Estonie, *Eurhynchium striatum* est très répandu dans les bois d'arbres feuillus et dans les bois mixtes d'épicéa. Là on trouve souvent des taches isolées ou des tapis continus où cette espèce domine complètement. On la trouve non seulement à la base des troncs, mais sur les

petites élévations du sol formées par les pierres, les branches d'arbres tombées, etc. Elle est beaucoup moins fréquente sur le sol plan. Cette espèce est une des plus exigeantes parmi les espèces forestières d'Estonie, car elle manque complètement dans les bois à végétation monotone et pauvre (forêts à *Picea*, forêts à *Pinus*). D'*Eurhynchium striatum* *Rhytidiadelphus triquetrus* diffère sensiblement dans son écologie. Cette espèce, qui d'ordinaire ne se rencontre pas dans les pineraies à pin sylvestre, s'associe souvent à *Hylocomium proliferum* — espèce caractéristique des forêts à conifères de l'Europe septentrionale. Il nous semble que ces différences dans l'écologie des espèces dominantes justifient la distinction d'associations à part, à savoir: assoc. à *Eurhynchium striatum* et assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*. Si l'association à *Eurhynchium striatum* occupe une position intermédiaire entre les vraies associations épiphytes et les associations terrestres, il en est autrement avec l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* qui est surtout une association terrestre.

Outre *Hypnum cupressiforme*, *Homalothecium sericeum*, *Eurhynchium striatum* et *Rhytidiadelphus triquetrus*, on constate sur la base des troncs des forêts à orme blanc et tilleul les espèces suivantes: *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Isothecium myurum*, *Neckera complanata*. L'écologie de ces espèces diffère peu. En examinant leur répartition sur la base des troncs on reconnaît bientôt qu'elle dépend simplement du hasard; celui-ci décidant, on trouve au-dessous du niveau des associations à *Eurhynchium striatum* et à *Rhytidiadelphus triquetrus* tantôt *Neckera*, tantôt *Anomodon*, ou *Isothecium*. Il résulte de ces observations que les taches formées par ces mousses ne sont pas des associations à part, mais les parties d'une association que nous proposons de nommer l'association à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum*. La composition floristique de cette association ressort du tableau suivant (p. 24). Il faut des parties basales de 3 à 5 troncs pour représenter cette association d'une manière plus ou moins complète.

L'association à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum* ne monte pas plus d'un mètre au-dessus de la surface du sol. D'ordinaire, la „limite altitudinale supérieure“ se trouve à 50—70 cm.

Dans les horizons B, C et D (le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata*, l'assoc. à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*, l'assoc. à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*), là où l'inclinaison des troncs et leurs dimensions le rendent facile, de même

Association à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	<i>Populus tremula</i>				<i>Ulmus montana</i>				<i>Acer plat.</i>
<i>Neckera complanata</i> Hüb.	3.2-3	2.2	1.2	3.2	3.2-3	2.2	1.2	4.2-3	1.2
<i>Anomodon longifolius</i> Bruch.	2.2	2.2	2.2	4.2-3	3.2-3	5.5	3.3	2.2-3	3.2
<i>Isothecium myurum</i> Brid.	—	1.2	+2	1.2	—	—	3.2-3	2.2	1.2
<i>Anomodon viticulosus</i> Hook. et Tayl.	—	—	2.2-3	—	—	1.2	—	—	—
<i>Homalia trichomanoides</i> Br. eur.	—	—	—	+2	—	+2	+2	+2	+2
<i>Thuidium recognitum</i> Hedw.	1.2	2.2	+2	—	—	—	—	—	—
<i>Thuidium tamariscifolium</i> Lindb.	+2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	+2	+2	—	—	+2	1.2	1.2	+2	+2
<i>Brachythecium rutabulum</i> Bryol. eur.	1.2	—	—	—	—	+2	—	+2	+2
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp.	+2	1.2	1.2	—	+2	—	—	—	—
<i>Homalothecium sericeum</i> Br. eur.	—	—	—	—	+2	1.2	—	—	—
<i>Rhodobryum roseum</i> Limpr.	—	—	—	—	—	—	+2	—	—
<i>Leucodon sciuroides</i> Schwaegr.	—	—	—	—	—	—	+1.	—	+2

que sur la surface supérieure des grandes branches, jusqu'à une hauteur de 8 à 20 m, une association muscinale très caractéristique se développe: l'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria*.

Assoc. à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria*.

	<i>Tilia cord.</i> (2 m ²)	<i>Ulmus mont.</i> (2 m ²)	<i>Ulmus mont.</i> (2 m ²)	<i>Ulmus mont.</i> (2 m ²)	<i>Salix caprea</i> (2 m ²)
<i>Leucodon sciuroides</i> Schwaegr.	5.5	5.5	1.1-2	3.2-3	—
<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.	+1	2.2	4.2-3	3.2-3	3.2-3
<i>Neckera complanata</i> Hüb.	—	—	2.2	+2	—
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	—	+1-2	—	—	—
<i>Homalothecium sericeum</i> Br. eur.	2.1-2	+1.2	—	—	—
<i>Hypnum cupressiforme</i> L.	+2	+1	—	—	+2

Pour être complètement développée, cette association (comme l'association à *Anomodon longifolius* et *Neckera complanata*) exige des troncs d'arbres assez âgés, au nombre de 2 à 3, ou même plus.

La genèse de l'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* se déroule de la façon suivante. Etant représentée dans tous les horizons verticaux de la forêt, elle doit lutter avec : 1^o le stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata*, 2^o l'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*, 3^o l'association à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*. Cette lutte a toujours une issue favorable à l'envahisseur, les *Lobaria pulmonaria*, *Leucodon sciuroides* et *Neckera complanata* étant invincibles pour les espèces des associations nommées plus haut, à cause de la taille beaucoup plus petite de celles-ci. Dans le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata*, l'invasion se produit pour *Lobaria pulmonaria* et *Leucodon sciuroides* plus ou moins simultanément. L'envahissement de *Leucodon* est bien typique surtout par suite de la „toile d'araignée“ de ses stolons qu'on trouve souvent sur les thalles encore vivants des hépatiques en question.

Donc, dans l'horizon B, l'espèce initiale est *Leucodon sciuroides*. Il en est autrement dans les étages C et D, où règnent les lichens. Le pionnier y est *Lobaria pulmonaria*. Peu à peu *Leucodon sciuroides* monte jusqu'à ces peuplements à *Lobaria*, se mêle à eux, pour devenir enfin l'espèce dominante.

Nous avons analysé les associations méso- et microphanérophytes de la forêt à orme blanc et tilleul, de même que les associations épiphytes qui s'y attachent. Continuant cette analyse, l'association nanophanérophyte suit: le facies ombrophile à *Daphne mezereum* de l'association à *Lonicera xylosteum* et *Ribes alpinum*. Par suite des conditions d'éclairage peu favorables, ce facies se présente toujours dans un état plus ou moins clairsemé. Néanmoins, cette association se trouve partout dans la forêt à orme blanc et tilleul et peut être considérée comme une des parties constituantes les plus caractéristiques de ce bois.

L'association hémicryptophyte-cryptophyte principale du bois à orme blanc et tilleul est l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*), notamment les facies à *Aegopodium podagraria* et à *Mercurialis perennis*.

**Fac. à Aegopodium podagraria de l'assoc. à Hepatica triloba
(et Pulmonaria officinalis).**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	4.5	3.5	3.5	3.1	3.5	4.5	3.5	4.5	3.5	3.5	2.5
<i>Asperula odorata</i> L.	3.2-3	1.2	+2	3.1-3	3.5	—	—	3.5	1.2	3.5	2.3
<i>Hepatica triloba</i> Gil.	1.1	2.1-2	2.1	2.1-2	2.1	1.1	1.1	+1	+1	2.2	+2
<i>Milium effusum</i> L.	+1	1.1	—	1.1	1.1	+1	—	+1	+1	—	+1
<i>Melica nutans</i> L.	+2	—	+1	1.1	—	+2	+2	+2	—	—	+2
<i>Geum urbanum</i> L.	+1	+1	+1	—	+1	+1	+1	+1	—	+1	—
<i>Aspidium filix mas</i> (L.) Sw.	2.2-3	2.2	+2	+2	2.3	1 ex.	+2	1 ex.	+2	1.2	+2
<i>Poa nemoralis</i> L.	+2	+2	+2	+2	+1	+1	+2	+2	+1	+2	—
<i>Geranium robertianum</i> L.	+1	+1	+1	—	+1	1.1	—	—	—	—	—
<i>Mercurialis perennis</i> L.	—	—	—	—	—	3.3	4.5	2.1-3	+1	+1	1.2
<i>Allium ursinum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	3.5	2.1-3	2.5
<i>Vicia sepium</i> L.	1.1	1.1	1.1	+1	1.1	+1	—	+1	—	+1	—
<i>Campanula trachelium</i> L.	+1	—	+1	—	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Viola mirabilis</i> L.	+1	+1	—	1.1	+1	—	+1	+1	—	+1	+1
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+1	—	—	1.1	1.1	—	+1	+1	+2	+1	+1
<i>Festuca gigantea</i> Vill.	—	+1	—	+1	+1	+1	—	—	—	—	—
<i>Brachypodium silvaticum</i> R. et Sch.	—	—	—	+1	—	+1	—	—	+1	—	—
<i>Sanicula europaea</i> L.	—	—	—	—	+1	—	—	—	—	+1	3.5
<i>Stachys silvaticus</i> L.	—	—	—	—	+2	—	1 ex.	—	—	—	—
<i>Lactuca muralis</i> (L.) Fries.	+1	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	+1	+1	—	+1	+1	—	—	—	1 ex.	—	—
<i>Fragaria vesca</i> L.	+1	—	—	+1	+1	—	+1	+1	—	—	+1
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1.1	1.1	1.1	+1	1.1	1.1	1.1	+1	+1	—	+1
<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Sch m.	2.1	2.1	+1	+1	2.1	1.1	1.1	1.1	+1	+1	+1
<i>Trientalis europaea</i> L.	+1	+1	—	+1	—	—	—	—	—	+1	—
<i>Melampyrum silvaticum</i> L.	1.1	—	—	+1	1.1	—	—	—	—	—	—
<i>Oxalis acetosella</i> L.	2.5	1.1	+1	2.5	+1	—	—	—	+2	+2	+2
<i>Paris quadrifolia</i> L.	1.1	+1	+1	+1	+1	—	—	—	+1	+1	+1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+1	—	+1	+1	1 ex.	+1	—	1 ex.	—	—	+1
<i>Carex digitata</i> L.	+1	+1	—	1.2	+1	—	—	+2	—	+1	+2

<i>Hieracium vulgatum</i> Fries	—	+1	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola Riviniana</i> Rehb.	—	+1	+1	+1	—	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Aspidium dryopteris</i> (L.) Baumg.	—	+2	—	1.2	+1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	+1	+1	—	—	—	—	—	—	—	—	+1
<i>Polygonatum multiflorum</i> All.	—	1 ex.	+1	—	—	—	+1	+1	+1	+1	1.1-2	+1
<i>Moehringia trinervia</i> Clairv.	—	+1	—	+2	—	+1	—	+1	—	—	—	—
<i>Convallaria majalis</i> L.	—	—	+1	—	—	+1	—	1.1	—	+1	—	—
<i>Primula officinalis</i> Jacq.	—	—	+1	—	+1	—	—	+1	—	+1	—	—
<i>Satureja vulgaris</i> (L.) Fritsch.	—	—	+2	—	—	—	—	+1	—	—	—	—
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	—	—	—	+1	—	+1	—	1 ex.	1 ex.	—	—	+1
<i>Bromus Beneckeni</i> (Lge.) Syme	—	—	—	—	—	+1	—	+1	—	—	—	—
<i>Alliaria officinalis</i> Andr.	—	—	—	—	—	+1	—	+1	—	—	—	—
<i>Agropyron caninum</i> P. Beauv.	—	—	—	—	—	—	—	1 ex.	—	—	—	+1
<i>Actaea spicata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+1	—
<i>Stellaria nemorum</i> L.	—	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	+1	+1
(<i>Listera ovata</i> R. Br.)	—	1 ex.	—	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Carex silvatica</i> Huds.)	1 ex.	—	+2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Ranunculus acer</i> L.)	1 ex.	1 ex.	1 ex.	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Chaerophyllum silvestre</i> (L.) Sch. et Thell.)	—	+1	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Carex Pairaei</i> F. Schultz)	—	—	1 ex.	—	—	—	—	+2	—	—	—	—
(<i>Helleborine latifolia</i> Druce)	—	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Deschampsia caespitosa</i> P. Beauv.)	—	—	—	1 ex.	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Rubus saxatilis</i> L.)	—	—	—	+2	—	—	—	—	—	—	—	+1
(<i>Scrophularia nodosa</i> L.)	—	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Ranunculus auricomus</i> L.)	—	—	—	—	—	1 ex.	—	—	—	—	—	—
(<i>Allium oleraceum</i> L.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+1	—
(<i>Ribes alpinum</i> L.)	+1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+1
(<i>Acer platanoides</i> L.)	1.1	1.1	1.1	1.1	+1	1.1	+1	+1	—	+1	—	+1
(<i>Corylus avellana</i> L.)	+1	+1	+1	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Populus tremula</i> L.)	+1	—	+1	—	+1	—	—	—	—	+1	+1	+1
(<i>Fraxinus excelsior</i> L.)	—	+1	—	2 ex.	—	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
(<i>Daphne mezereum</i> L.)	—	1 ex.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Sorbus aucuparia</i> L.)	—	—	+1	+1	—	—	—	+2	—	—	—	—
(<i>Lonicera xylosteum</i> L.)	—	—	—	+1	—	—	—	—	—	—	—	—
(<i>Crataegus curvisepala</i> Lindm.)	—	—	—	—	—	+1	—	—	—	—	(+)	—

Remarques: Les analyses 1 à 5 sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois, sur terrain élevé. Sous l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia* les associations à *Corylus avellana* et à *Lonicera xylosteum* et *Ribes alpinum* se trouvent dans un état fragmentaire. Ce n'est que dans l'analyse 3 que l'association à *Corylus* est bien représentée. Le sol est presque privé d'associations muscinales. Dans un état souvent fragmentaire les associations à *Rhytidiadelphus triquetrus* et à *Eurhynchium striatum* y existent pourtant. Dans cette dernière, certaines espèces de *Mnium* (*M. undulatum*, *M. cuspidatum*, *M. affine*, *M. medium*) sont plus ou moins fréquentes. Ces fragments d'associations muscinales recouvrent les bases des troncs, les branches tombées, les pierres, etc. Les analyses 6 à 11 sont faites près de la lisière nord-ouest du bois, dans le voisinage de la forêt marécageuse à vergne (*Alnus glutinosa*) d'où les nombreuses plantules de *Fraxinus excelsior* ont pénétré dans le bois analysé. Dans l'analyse 6 les mousses se trouvent seulement à la base des troncs. Le sol est recouvert de feuilles mortes. Les mousses représentent dans un état fragmentaire les associations à *Eurhynchium striatum* et *Rhytidiadelphus triquetrus*. Anal. 8. Les mousses manquent complètement. Anal. 9. On trouve les mousses (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Mnium cuspidatum*, *Mnium undulatum*) seulement sur la base des troncs. Anal. 10 et 11. Il y a des fragments de l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et des parcelles de l'association à *Eurhynchium striatum*.

Association à *Eurhynchium
striatum*

	Anal. 10	Anal. 11
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp. . .	5.5	3.5
<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis. . . .	1.1—2	3.1—2
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	2.2—1	+2
(<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.)	+1	—

L'association à *Corylus avellana* et l'association à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum* sont représentées, quoique dans un état fragmentaire. Dans les analyses 1 à 11 les aires échantillons sont de 20 m².

Une analyse attentive du tableau permet les observations suivantes:

1^o. *Le hasard comme facteur important dans la composition floristique de l'association.* Signalons tout d'abord le manque absolu de l'espèce caractéristique exclusive de l'association — *Pulmonaria officinalis* — dans les bois de l'île d'Abruka. Cette espèce qui en Estonie se trouve seulement dans l'association en question, n'est pas présente, bien que l'association soit très bien représentée et qu'on ne puisse parler dans ce cas d'un fragment d'association. En Estonie, *Pulmonaria officinalis* est une espèce assez répandue. Elle n'a aucune limite phytogéographique ici. Il existe cependant des lacunes dans l'aire géographique de cette espèce, et une telle lacune se trouve justement sur l'île d'Abruka. A n'en douter,

Pulmonaria officinalis pourrait très bien y pousser. Si elle manque ici, c'est parce qu'elle n'a pas eu l'occasion d'y pénétrer. Nous avons donc ainsi un exemple de plus nous prouvant que même les espèces caractéristiques exclusives peuvent faire défaut dans une association, car, sauf quelques hétérotrophes, il n'y a aucune liaison directe entre les espèces d'une association quelconque¹).

2°. La composition floristique de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) et de ses facies répond bien à la composition floristique du sous-bois des forêts à *Fagus sylvatica* de l'Europe centrale, comme le montre une comparaison des données du tableau²) avec les résultats d'analyses exécutées par Markgraf, Klika, Domin, Soo, Issler, Lindquist, Ostenfeld, Watt et Tansley (Rübel, Die Buchenwälder Europas). Le facies à *Aegopodium podagraria* p. ex. se trouve dans les hêtraies d'Allemagne, de même que dans les forêts à orme blanc et tilleul d'Estonie — une preuve irréfutable de l'indépendance des associations de la strate herbacée de celle de la strate arborescente (Lippmaa, 1933). *L'ombre des arbres et les propriétés du sol (humus subneutre, le sous-sol plus ou moins riche en calcaire, etc.) sont essentielles pour l'association hémicryptophyte en question.* Là où dans la forêt feuillue s'installe l'épicéa, la nature de l'humus change et le facies à *Aegopodium podagraria* disparaît pour être remplacé par le facies à *Asperula odorata*.

3°. *Aegopodium podagraria*, en Estonie, est une espèce apophyte (Theellung, 1912). On pourrait donc supposer que le facies à *Aegopodium podagraria* est un facies apophyte de l'association à *Hepatica triloba* et *Pulmonaria officinalis*. Divers faits s'opposent pourtant à cette opinion. D'abord, le bois de l'île d'Abruka contient très peu d'apophytes dans la partie qui nous intéresse ici. Puis, l'auteur a réussi à signaler dans diverses localités de l'Estonie continentale le facies à *Aegopodium podagraria* dans

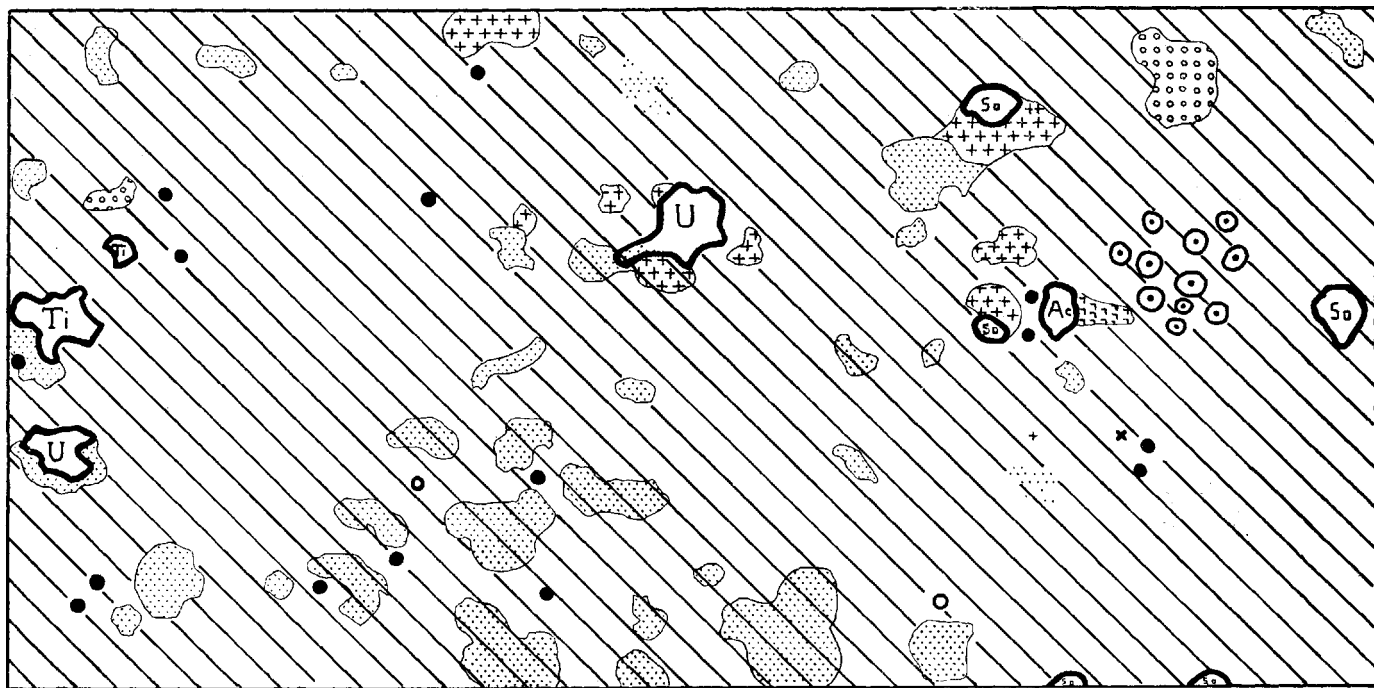
1) Il va sans dire que la dénomination „association à *Hepatica triloba* et *Pulmonaria officinalis*“ ne doit pas être changée parce qu'une espèce de cette combinaison caractéristique d'espèces n'est pas là. Pour éviter des confusions, il est pourtant nécessaire de placer le nom des espèces absentes, si elles figurent dans la dénomination, entre parenthèses.

2) Dans cette association sur l'île d'Abruka se trouve aussi *Lathraea squamaria*.

des lieux où une influence humaine est complètement exclue (p. ex. sur certains îlots des vastes marécages de l'Estonie boréale, sur le terrain nommé „Kõrvemaa“). — Si néanmoins ce facies est dû à l'influence de l'homme, seul le facies à *Mercurialis perennis* de la même association pourrait être la forme primaire de la végétation en question. Déjà sur l'île d'Abruka, de même que dans la forêt nommée Tiisat (péninsule Sørve de l'île de Saaremaa), et dans les forêts de la côte nord de l'Estonie, entre Tallinn et Narva, on trouve une végétation où les espèces apophytes manquent complètement et qui dans sa structure phytosociologique est conforme au facies à *Aegopodium podagraria*, excepté l'espèce dominante, qui est remplacée ici par *Mercurialis perennis*.

4^o. *Allium ursinum* se trouve çà et là en îlots de grandeur variable dans la forêt à orme blanc et tilleul, surtout dans la partie nord-ouest de ce bois. La composition floristique des parcelles de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) avec *Allium ursinum* (anal. 9, 10, 11) diffère à peine (si nous laissons de côté l'*Allium ursinum* lui-même) des parcelles sans cette espèce (anal. 1 à 8). Aussi considérons-nous cette végétation comme sous-facies de la dite association.

5^o. Sur la surface analysée (tabl. p. 26) on trouve certaines espèces qui, quoique étrangères à l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*), comptent néanmoins parmi ses composantes, car elles prennent part à la concurrence vitale. Ces espèces sont en partie des apophytes ayant pénétré dans le bois à l'aide indirecte de l'homme (*Ranunculus acer*, *Deschampsia caespitosa*). D'autres sont des composantes qui ne manquent presque jamais, les conditions pour une pénétration continue leur étant très favorables. Ce sont des plantules des espèces arborescentes et arbustives des associations superposées. En s'accroissant, ces espèces sortent de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) pour devenir successivement des composantes des associations superposées (assoc. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum*, assoc. à *Corylus avellana*, assoc. à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*). Dans ces associations, ils sont selon l'espèce ou des espèces édifiatrices ou des étrangères de passage. Seulement, avant de sortir de l'association à hépatique ces espèces doivent y lutter contre une concurrence acharnée. L'intensité de cette concurrence est sans doute très grande, car la plupart des plan-



Ac 1 Sp 2 Ti 3 U 4 ⊙ 5 ⊙ 6 ● 7 × 8 / 9 ⋯ 10 ++++ 11 ⊙⊙⊙⊙ 12 ||||| 13

Fig. 5. 50 m² dans le bois à orme blanc et tilleul. Assoc. à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia* (1 — *Acer platanoides*, 2 — *Sorbus aucuparia*, 3 — *Tilia cordata*, 4 — *Ulmus montana*). 5 — Assoc. à *Corylus avellana* (fragm.). Assoc. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum* (6 — *Daphne mezereum*, 7 — *Lonicera xylosteum*, 8 — *Ribes alpinum*). 9 — facies à *Aegopodium podagraria* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*). 10 — assoc. à *Eurhynchium striatum*. 11 — assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*, 12 — *Isoetes myurum*, 13 — *Brachythecium rutabulum*.

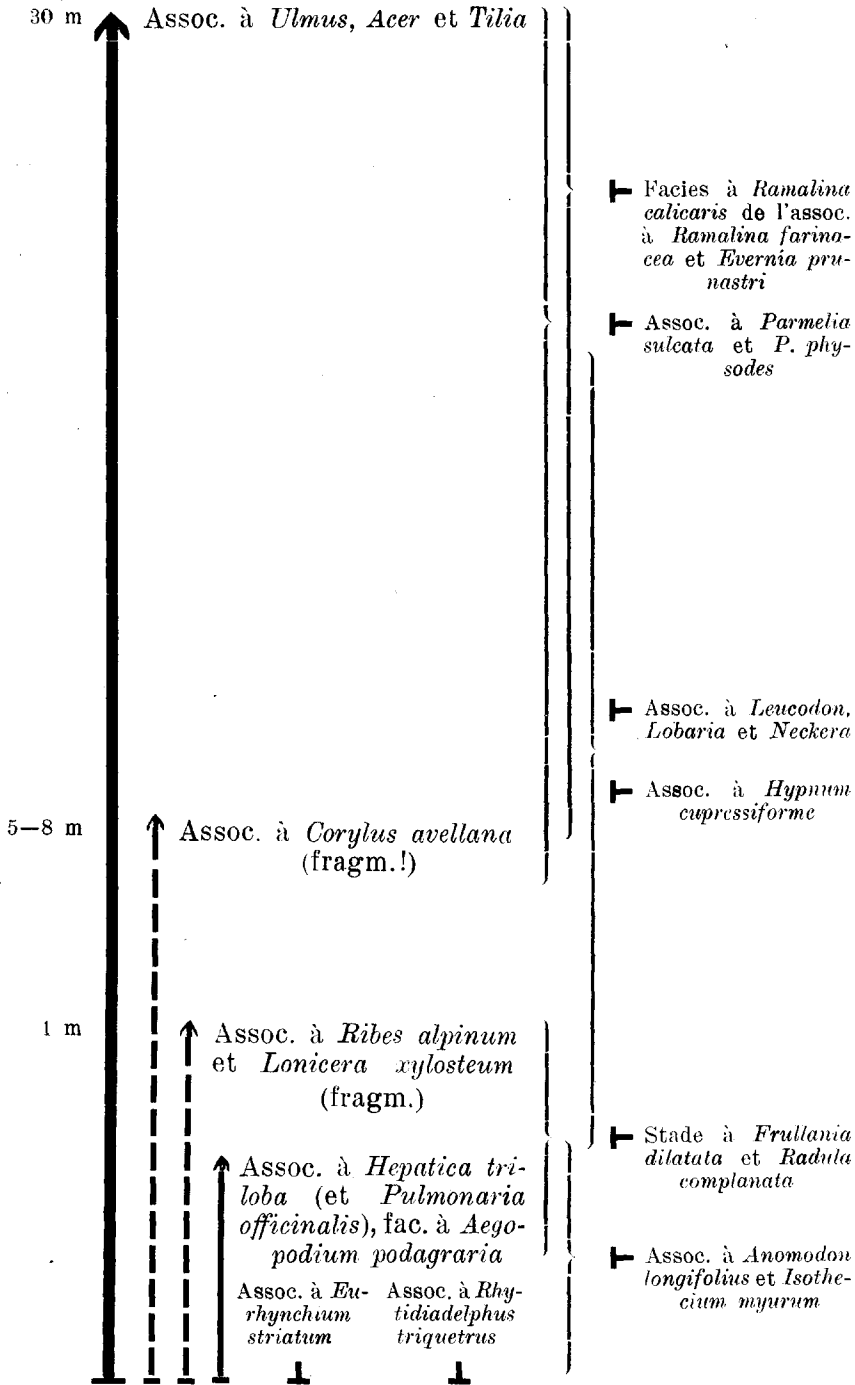
tules ne sortent jamais du niveau de l'association hémicryptophyte étant tuées par ses commensales.

6°. Seulement sur les lisières du bois et sur les clairières, jamais dans le bois lui-même, on trouve sur l'île d'Abrika les espèces suivantes: *Chaerophyllum temulum* L., *Hypericum hirsutum* L., *Lithospermum officinale* L., *Verbascum nigrum* L., *Agri-
monia eupatoria* L.

Dans la forêt ombrée à orme blanc et tilleul, sous la couverture assez dense des hémicryptophytes et cryptophytes, les conditions pour les mousses terrestres sont très défavorables. Comme le montre très bien la figure 5, les mousses couvrent en somme à peine 5 p. c. de la surface. Encore cette couverture muscinale pauvre est-elle bornée aux petites élévations du terrain, aux bases des troncs, aux pierres (en partie très basses), etc. On y trouve les associations à *Rhytidiadelphus triquetrus* et à *Eurhynchium striatum*; la dernière est beaucoup plus commune.

Nous voici au bout de notre analyse. La forêt à orme blanc et tilleul est un complexe d'un nombre d'associations unistrates disposées selon leurs exigences par rapport à la lumière, à l'humidité de l'air, etc. Dans l'ombre de l'association mesophanérophyte vivent des associations micro- et nanophanérophytes. Sous cette couverture multistrate sélectrice se développe l'association hémicryptophyte-cryptophyte. Les associations muscinales terminent ce cortège d'associations superposées. Toutes ces associations racinent dans le sol ou s'attachent au ras du sol. Leur espace de vie (Lebensraum) diffère néanmoins sensiblement. L'humidité de l'air est sans doute grande dans l'association à *Eurhynchium striatum* p. ex. Elle diminue dans la direction verticale et devient celle du plein air dans les cimes des arbres. Au contraire, l'intensité de l'éclairage diminue dans le sens opposé. Ces facteurs subissent du reste des changements énormes dans le cours de l'année.

Outre les associations nommées dont le substratum est formé par le sol, les pierres, les troncs en décomposition, etc., il existe dans la forêt à orme blanc et tilleul un certain nombre d'associations qui s'attachent au substratum vertical. Leur espace de vie se trouve donc dans une plaine souvent exacte-



ment perpendiculaire à celle des associations racinant dans le sol. Le substratum de ces associations épiphytes (l'écorce) diffère si sensiblement du substratum des autres associations (le sol), que ces deux complexes d'associations forestières ne présentent de parenté ni dans leur composition floristique, ni dans leurs formes biologiques. Notons que dans leur écologie les associations à *Eurhynchium striatum* et à *Rhytidiadelphus triquetrus* se rapprochent sans doute plus de la végétation épiphyte que de la végétation du sol (cf. p. 23).

Ce sera un problème attrayant de déterminer exactement les conditions du milieu (lumière, humidité de l'air, température de l'air et du sol, les propriétés physiques et chimiques du substratum, etc.) dans chaque association unistrate séparée. Cette tâche dépasse pourtant les limites du présent ouvrage.

Avant de quitter la forêt à orme blanc et tilleul, il nous reste à discuter les questions suivantes: 1°. A quel degré la futaie à orme blanc et tilleul, avec toutes les associations qu'on y trouve, représente-t-elle une végétation en équilibre?

2°. Comment s'effectue le renouvellement naturel de la futaie après une destruction complète de cette végétation luxuriante, à la suite d'une exploitation à blanc (exploitation en bloc)?

1°. En Estonie, excepté sur le sol sablonneux où domine toujours le pin sylvestre, la futaie mêlée à épicéa est la formation forestière dominante. Ici, comme dans les pays limitrophes, à une destruction de la haute futaie (p. ex. à la suite d'une exploitation à blanc) suit un stade de forêt d'arbres feuillus, qui se transforme peu à peu en forêt mixte à épicéa — végétation en équilibre avec les conditions du sol et du climat. Dans ces forêts, l'épicéa se renouvelle très bien. Au contraire, les espèces héliophiles — le bouleau, le tremble, etc. — disparaissent peu à peu complètement dans le sous-bois. Seulement là où par suite d'une attaque de parasites, de l'action du vent ou de la foudre, etc. la haute futaie est devenue moins dense, les espèces arborescentes héliophiles s'installent de nouveau, de sorte que la forêt autochtone reste toujours une forêt mixte.

Le bois analysé à orme blanc et tilleul représente-t-il aussi un tel stade de transition? Pour répondre à cette question, prenons en considération les faits que voici:

Sur l'île d'Abruka l'épicéa est très commun. Bien que manquant complètement dans le bois à orme blanc et tilleul, elle apparaît dans le voisinage, dans les parties à niveau aquifère un peu élevé. Là elle forme par endroits même des peuplements purs d'épicéa, d'étendue restreinte d'ailleurs. Dans les bois marécageux elle disparaît de nouveau.

Dans le facies à *Aegopodium podagraria* de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) les plantules des espèces de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia* sont nombreuses. Signalons le fait remarquable qu'on n'a jamais constaté dans cette association des plantules d'épicéa. La cause de ce manque n'est pas claire. On ne peut sans doute l'attribuer à l'apport difficile des semences.

La futaie à orme blanc et tilleul est une végétation représentée en Estonie seulement dans certains endroits favorables à cette végétation très exigeante. Dans ces localités propices, une partie de l'île d'Abruka doit y être classée, l'épicéa n'est pas capable de lutter avec succès contre les arbres feuillus.

Il en résulte que la forêt à orme blanc et tilleul de l'île d'Abruka doit être considérée comme une végétation en équilibre (végétation stabilisée). C'est un avant-poste de la forêt à arbres feuillus de l'Europe centrale (cf. p. 29).

2°. Le mode d'exploitation forestière (récemment abandonnée) sur l'île d'Abruka était l'exploitation en bloc. La forêt à orme blanc et tilleul qui se trouvait par îlots isolés dans les parties plus élevées des parties nord-ouest et sud-ouest du bois, fut exploitée à blanc dans la période de 1890 à 1925. Ce procédé tue presque complètement et en peu de temps la végétation forestière en question. Seuls quelques individus isolés échappent à ce sort. On les trouve à l'abri des buissons échappés à la dévastation, autour des souches des arbres coupés, même dans l'herbe haute et luxuriante formée par des envahisseurs dont le principal est *Calamagrostis epigeios*. La régénération de la végétation n'est pas facile, comme le montrent les analyses publiées ici.

De ces analyses résultent les thèses suivantes :

1°. Beaucoup d'espèces du bois persistent même dans le cas de l'exploitation à blanc, sur les endroits où elles avaient poussé dans la futaie. Leur nombre *diminue* pourtant avec chaque année écoulée depuis le moment du déboisement. Sans doute,

Régénération de la forêt à orme blanc et tilleul.

De l'exploitation à blanc sont passées:

	10 ann.	30 ann.	40 ann.
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+1	1.1-2	—
<i>Maianthemum bifolium</i> F. W. Schm.	4 ex.	+1 ¹⁰	2.1
<i>Trientalis europaea</i> L.	+1 ¹⁰	+1	1.1
<i>Hepatica triloba</i> Gil.	+1 ¹⁰	6 ex.	—
<i>Asperula odorata</i> L.	+2	—	—
<i>Aspidium filix mas</i> (L.) Sw.	+1-2	1 ex.	—
<i>Viola Riviniana</i> Rchb.	+1	+1	—
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+1	+1	—
<i>Poa nemoralis</i> L.	1.2	+1	—
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+2 ⁰	—	2.1-2
<i>Melampyrum pratense</i> L.	+1 ¹⁰	+1	—
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	—	+1 ¹⁰	+1
<i>Ranischia secunda</i> Garcke.	—	—	+1
<i>Satureja vulgaris</i> (L.) Fritsch.	+2	—	—
<i>Festuca gigantea</i> Vill.	+2 ⁰	—	—
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	+1 ¹⁰	—	—
<i>Vicia sepium</i> L.	+1	—	—
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+1 ¹⁰	—	—
<i>Milium effusum</i> L.	+1	—	—
<i>Mercurialis perennis</i> L.	+1-2 ⁰	—	—
<i>Carex Pairaei</i> F. Schultz.	1 ex.	—	—
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+1 ¹⁰	—	—
<i>Melica nutans</i> L.	1.1-2	—	—
<i>Stachys silvaticus</i> L.	+1	—	—
<i>Viola mirabilis</i> L.	+1 ¹⁰	—	—
<i>Primula officinalis</i> Jacq.	+1	—	—
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	+	1 ex.	—
<i>Anemone nemorosa</i> L.	+	1 ex.	—
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+1	—	+1
<i>Populus tremula</i> L.	—	—	+1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+1	—	—
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	—	1 ex.	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> Trin.	3.2-3	+1	4.3-5
<i>Calamagrostis epigeios</i> Roth.	2.3	5.5	4.5
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+1	+1	+1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2.1-2	+1-2	—
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	2.1	+1	—
<i>Allium oleraceum</i> L.	2.1-3	—	—
<i>Galium mollugo</i> L.	1.2	1.1	—
<i>Deschampsia caespitosa</i> P. Beauv.	1.2	—	—
<i>Fragaria vesca</i> L.	1.1-2	—	—
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+1	—	—
<i>Veronica officinalis</i> L.	+2	—	—
<i>Festuca rubra</i> L.	+1-2	—	—
<i>Chaerophyllum silvestre</i> (L.) Sch. et Th.	+1	+1	—
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	+1	—	—
<i>Sesleria coerulea</i> Ard.	+2	—	—
<i>Rubus idaeus</i> L.	—	+2	+2
<i>Galium verum</i> L.	—	+2	—
<i>Urtica dioeca</i> L.	—	+1	—
<i>Poa pratensis</i> L.	—	1.1	—
<i>Agrostis vulgaris</i> With.	+1	—	—
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+2	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+1	—	—
<i>Rubus caesius</i> L.	+2	—	—
<i>Centaurea jacea</i> L.	+1	—	—
<i>Festuca ovina</i> L.	+2	—	—
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	—	+1	—
<i>Hypericum quadrangulum</i> L.	—	+1	—
<i>Allium scorodoprasum</i> L.	—	1 ex.	—

Anal. 1. De la forêt de jadis existent encore des chênes pédonculés, isolés, quelques trembles, des buissons de *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*, *Daphne mezereum*, *Rhamnus cathartica*, *Crataegus curvisepala*. Les conditions pour les espèces arbustives sont assez bonnes, et par endroits elles forment des peuplements denses. Il y a relativement beaucoup d'espèces muscinales: *Rhytidadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Pleurozium Schreberi*, *Mnium affine*, *M. cuspidatum*, *Thuidium recognitum*; comme espèce envahisseuse *Ceratodon purpureus*. Ces survivants des associations muscinales du bois sont en train de disparaître dans la strate herbacée étouffante. Partie sud-ouest du bois. 14. VIII. 1931. Les aires échantillons (anal. 1, 2 et 3) à 100 m².

Anal. 2. Dans la strate arborescente des bouleaux (*Betula verrucosa*) épars. La strate herbacée est dense, haute d'un mètre environ. La strate arbustive est représentée par *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*. Les espèces herbacées du bois étouffent dans l'herbe luxuriante des graminées. Il n'y a pas de plantules d'espèces arborescentes¹⁾. Les mousses manquent presque. Ça et là on trouve quelques mousses à vitalité réduite: *Cirriphyllum piliferum*, *Mnium affine*, *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Rhodobryum roseum*. Partie nord-est du bois. 16. VII. 1934.

Anal. 3. Dans la strate arborescente des bouleaux (*Betula verrucosa*) épars. Ça et là des buissons (*Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*). Les mousses et lichens (*Hypnum cupressiforme*, *Isopterygium repens*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *Pleurozium Schreberi*, *Hypnum pallescens*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Amblystegium serpens*, *Cladonia fimbriata*) exclusivement sur les souches des arbres en décomposition presque accomplie. Partie nord-est du bois. 13. VII. 1931.

dans un certain stade de régénération du bois, ce chiffre doit subir un changement dans le sens inverse. Sur les étendues analysées, même après 40 années, une augmentation du nombre des espèces forestières n'a pas été observée.

Voici les chiffres obtenus sur les aires échantillons de 100 m²:

Nombre des années écoulées depuis le moment du déboisement :

	10	30	40
Espèces forestières	24	12	5
Espèces envahisseuses	21	14	4
Total	45	26	9

2^o. Le nombre des espèces envahisseuses diminue rapidement: après 10 années passées depuis le déboisement on trouve 21 espèces sur un espace de 100 m². Après 40 années il n'y en a plus que 4! Il en résulte que la concurrence entre les envahisseurs eux-mêmes est très sévère. Le terrain est peu à peu conquis par *Deschampsia flexuosa* et *Calamagrostis epigeios*²⁾.

1) On fauche de temps en temps ces „prés“.

2) Ces espèces psammophiles poussent ici sur un sol graveleux (p. 13). Les cultures du pin silvestre exécutées dans ces „prés à *Calamagrostis epigeios*“ n'ont pas donné de résultats quelque peu satisfaisants.

3°. L'exploitation à blanc du bois à orme blanc et tilleul est un procédé tout à fait irrationnel, la régénération du bois étant extrêmement difficile¹⁾ dans ce cas.

2. La forêt mixte à épicéa et la forêt à épicéa pure.

À l'ouest et à l'est de la partie centrale de la croupe graveleuse recouverte d'une futaie haute à orme blanc et tilleul, suivent une forêt mixte à épicéa et çà et là des parcelles de forêt

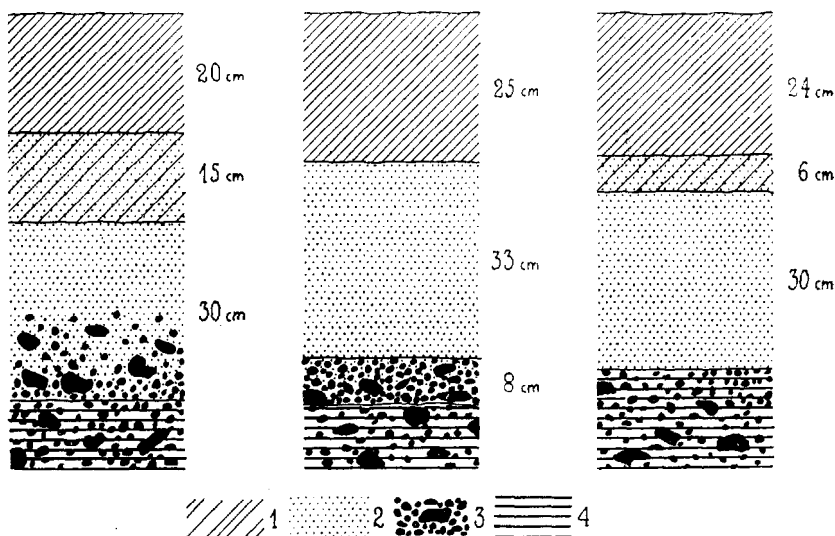


Fig. 6. Le sol dans la forêt mixte à épicéa (A) et la forêt à épicéa pure (B et C): 1 — humus acide [pH = 3,96 (A), 3,41 (B), 3,66 (C) dans la couche supérieure, dans la couche suivante — 6,16 (A) et 5,85 (C)], 2 — sable, 3 — couche graveleuse contenant des cailloux et pierres (Ca, Si), 4 — couche argileuse.

à épicéa pure. Sans doute, l'étendue du bois de ce caractère était beaucoup plus grande autrefois, car on en a beaucoup abattu

1) Il n'est peut-être pas sans intérêt de rappeler ce que M. Humbert écrit à ce sujet sur une forêt beaucoup plus compliquée, la forêt tropicale ombrophile sur l'île de Madagascar: „ . . . la forêt autochtone, association végétale très complexe, est extrêmement fragile . . . si puissante, si imposante que soit la forêt primitive, ce serait une grave erreur de croire qu'elle peut sans dommage être exploitée à blanc“ (Humbert, 1927). Ces thèses de M. Humbert peuvent être appliquées à la forêt septentrionale à orme blanc et tilleul de l'île d'Abruka, sans y changer un mot.

dans le courant des dernières 40 années, surtout dans les parties nord-est et sud-est. Dans ces forêts, le sol est de la composition suivante: à une couche d'humus acide (Rohhumus) suit un horizon sablonneux de profondeur variable, puis un horizon graveleux et très pierreux, enfin, à une profondeur de 60 à 80 cm, une couche argileuse contenant du gravier et des pierres (calcaires, dolomites, granit, etc.). Cette dernière étant impénétrable pour l'eau, le niveau aquifère est relativement élevé.

Le pH des couches supérieures, à humus généralement bien décomposé, est assez différent dans les forêts en question et la forêt à orme blanc et tilleul. Voici quelques donnés¹⁾:

Assoc. à <i>Ulmus</i> , <i>Acer</i> et <i>Tilia</i>	Facies à <i>Picea excelsa</i> de l'assoc. à <i>Ulmus</i> , <i>Acer</i> et <i>Tilia</i>	Assoc. à <i>Picea excelsa</i>
6.34	4.15	3.66
6.48	3.96	3.41
5.82		

Dans ces forêts à épicéa, la strate arborescente, d'ordinaire d'une hauteur de 30 m environ, est bien développée. Contrairement à l'épicéa, les troncs de l'orme blanc et du tilleul se divisent souvent, ce qui leur permet de former des cimes d'une dimension remarquable. Cette haute futaie est très ombrée.

Les déterminations de l'espace minimum du facies à *Picea excelsa* de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia* nous ont donné le résultat que voici:

	25 m ²	100 m ²	400 m ²
<i>Populus tremula</i> L.	+ + - - -	+ + + + +	+ + + - -
<i>Picea excelsa</i> (L. am.) Link	+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Tilia cordata</i> Mill.	+ - - - +	+ - - - +	- - - + +
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	- + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Ulmus montana</i> With.	- - - - -	- + + - +	+ + + + +
<i>Corylus avellana</i> L.	- - - - -	- + - - -	- - - - -
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	- - - - -	- - - - -	+ + + + +
<i>Acer platanoides</i> L.	- - - - -	- - - - -	+ - - + +
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	- - - - -	- - - - -	- - + + +
	3 3 2 3 2	4 5 4 4 4	6 5 6 7 6
	2.6	4.2	6.0

Aux espèces trouvées (tabl. p. 39) peuvent s'ajouter encore sur l'île d'Abruka, dans les forêts en question, deux espèces: *Quercus pedunculata* et *Salix caprea*. Dans ce cas, le nombre total des espèces sera de 11. Prenant en considération ce fait,

1) Ces analyses sont exécutées à l'Institut Pédologique à Tartu (directeur M. le prof. A. Nõmmik) à l'aide de la méthode électrométrique. Sur le terrain on a obtenu des chiffres conformes, à l'aide du colorimètre Wulff.

de même que l'importance de l'*accident* comme facteur déterminant la distribution des plantes, il devient évident, qu'avec une augmentation de l'espace au-delà de 400 m² la montée de la courbe ne peut être que très lente. Nous avons donc accepté 400 m² comme espace minimum. En nous basant sur ce résultat, dans les analyses des associations mésophanérophytes des aires échantillons de cette grandeur furent employées.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Picea excelsa</i> (L. am.) Link	+1	+1	2.1	1.1	1.1	+1	+1
<i>Populus tremula</i> L.	2.1	2.1	1.1	—	—	4.1	3.1
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	+1	+1	2.1	2.1	2.1	+1	2.1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	2.1	+1	1.1	+1	—	—	+1
<i>Ulmus montana</i> With.	1.1	3.1	2.1	3.1	3.1	+1	—
<i>Acer platanoides</i> L.	+1	—	—	+1	+1	+1	1 ex.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	—	—	—	+1	2.1	2.1	+1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	—	—	+1	+1	1.1	—	—
<i>Salix caprea</i> L.	—	—	—	—	—	+1	+1
<i>Quercus robur</i> L.	—	—	—	—	—	—	1 ex.

Remarque. Ces analyses sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois.

Comme on le voit très bien, la composition floristique du facies à *Picea excelsa* sur l'île d'Abruka diffère peu de la composition floristique de l'association mère (assoc. à orme blanc et tilleul). Mentionnons toutefois l'importance plus grande du bouleau et du tremble dans le facies. Il est très probable, que jadis l'if (*Taxus baccata*) était cantonné dans ce facies; maintenant il est presque complètement exterminé¹⁾.

Les associations épiphytes (facies à *Ramalina calicaris* de l'association à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*, ass. à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*, ass. à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum*, ass. à *Hypnum cupressiforme*, ass. à *Neckera-Leucodon* et *Lobaria*, stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata*) sont bien développées sur les arbres feuillus. On ne les trouve pas (excepté l'ass. à *Hypnum cupressiforme*) sur l'épicéa.

De même, quoique dans un état très fragmentaire, les associations à *Corylus avellana* et à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum* sont représentées.

1) Encore en 1906, pendant une chasse, les rabatteurs ont apporté sur une clairière des tas de branches d'if. Maintenant seulement 2 individus malingres de cette espèce sont connus dans le bois à Abruka.

Dans la strate herbacée et la strate muscinale au contraire, certaines différences à l'égard de la forêt à orme blanc et tilleul s'offrent. Comme dans la forêt à orme blanc et tilleul, la végétation hémicryptophyte et cryptophyte dominante est formée ici par l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*), cette association étant cependant représentée ici par un

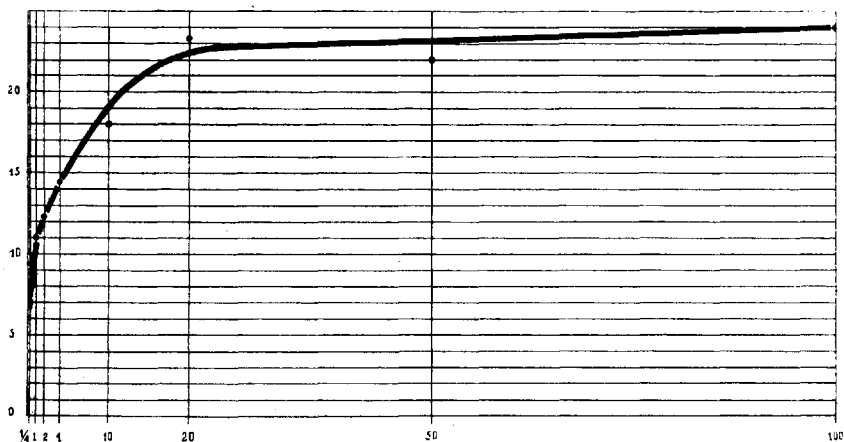


Fig. 7. Cours du rapport entre le nombre des espèces et l'aire occupée correspondante du facies à *Asperula odorata* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*).

autre facies, le facies à *Asperula odorata*. La détermination de l'espace minimum de ce facies (p. 42) a donné le résultat que voici :

L'accroissement rapide du nombre des espèces finit à 20 m². Après, la courbe s'élève très doucement. Or, l'aire minimum de cette association est de 20 m². Sur cette surface on trouve en moyenne 60 p. c. des espèces de l'association représentées sur l'île d'Abruka¹⁾.

Le facies à *Asperula odorata* présente, sur l'île d'Abruka, la composition suivante :

1) Plusieurs espèces trouvées sur les aires échantillons sont exclues, comme espèces étrangères à l'association étudiée (cf. Lippmaa, 1932, 1933). Ces espèces sont: *Sorbus aucuparia*, *Fragaria excelsior*, *Populus tremula*, *Corylus avellana*, *Ulmus montana*, *Lonicera xylosteum*, *Acer platanoides*, *Ribes alpinum*, *Veronica chamaedrys*, *Deschampsia flexuosa*, *D. caespitosa*, *Ranunculus auricomus*, *Aspidium dilatatum*. On y trouve en partie des espèces apophytes (*Veronica chamaedrys*, *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus auricomus*); la majorité cependant sont des espèces d'autres associations forestières.

Facies à *Asperula odorata* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*).

	1	2	3	4	5
<i>Asperula odorata</i> L.	3.1—3	2.2	4.5	3.1—3	4.5
<i>Hepatica triloba</i> Gil.	3.5	2.1—2	2.1—2	1.1—2	2.1—2
<i>Viola Riviniana</i> Rchb.	1.1	+1	1.1	+1	1.1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	3.5	3.5	2.1	2.5	2.5
<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Schm.	2.5	3.5	1.1	2.5	1.1
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	1.1	+1	1 ex.	+1	1 ex.
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	1.1	+1	+1	+1	+1
<i>Carex digitata</i> L.	1.2	1.2	1.2	+1	+2
<i>Vicia sepium</i> L.	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1.1	+1	+1	+1	+1
<i>Aspidium filix mas</i> (L.) Sw.	1.2	1.2	+2	+1	+2
<i>Lactuca muralis</i> (L.) Fries.	+1	+1	1.1	1 ex.	+1
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+1—2	+1	+1	+1	1.1
<i>Poa nemoralis</i> L.	+1	+1	+1	+1	+2
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+1	1 ex.	+1	—	+1
<i>Trientalis europaea</i> L.	+1	+1	1.1	—	+1
<i>Melica nutans</i> L.	+2	+1	+1	—	+1
<i>Milium effusum</i> L.	—	+1	+1	+1	+1
<i>Aspidium dryopteris</i> (L.) Baumg.	—	—	1.1	1.1	+1
<i>Fragaria vesca</i> L.	—	—	+1	+1	+1
<i>Rubus saxatilis</i> L.	—	—	—	2.1—2	+1
<i>Brachypodium silvaticum</i> R. et Schm.	—	—	—	+2	1.2
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	—	+1	—	+1	+1
<i>Anemone nemorosa</i> L.	—	+1	—	+1	—
<i>Sanicula europaea</i> L.	—	+1	—	—	1.2
<i>Moehringia trinervia</i> Clairv.	+1	—	—	—	—
<i>Actaea spicata</i> L.	—	+1	—	—	—
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	+1	—	—	—
<i>Athyrium filix femina</i> (L.) Roth.	—	+2	—	—	—
<i>Viola mirabilis</i> L.	—	—	—	+1	—
<i>Geum urbanum</i> L.	—	—	—	+1	—
<i>Melampyrum silvaticum</i> L.	—	—	—	—	+1
<i>Ramischia secunda</i> Garcke	—	—	—	—	+2
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries.	—	—	—	—	+1
<i>(Fraxinus excelsior</i> L.)	+1	+1	—1	1.1	+1
<i>(Ribes alpinum</i> L.)	+1	—	+	—	+1
<i>(Corylus avellana</i> L.)	+1	—	+1	+1	—
<i>(Daphne mezereum</i> L.)	+1	—	+1	—	+1
<i>(Lonicera xylosteum</i> L.)	1 ex.	1 ex.	+1	+1	+1
<i>(Sorbus aucuparia</i> L.)	—	+1	+1	+1	+1
<i>(Populus tremula</i> L.)	—	+1	+1	+1	+1
<i>(Acer platanoides</i> L.)	—	—	1.1	1.1	+1
<i>(Picea excelsa</i> (Lam.) Link.)	—	—	—	—	+1
<i>(Veronica chamaedrys</i> L.)	+1	—	+1	+1	+1
<i>(Deschampsia flexuosa</i> Trin.)	+1	—	—	—	+2
<i>(Listera ovata</i> R. Br.)	—	—	1 ex.	—	—

Remarques. Les relevés 1 à 5 sont pris dans la partie nord-ouest du bois, les derniers (4, 5) près de la lisière ouest, dans le voisinage de la forêt marécageuse. Les aires échantillons sont de 20 m².

Anal. 1. La strate muscinale bien développée, se composant principalement de l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus*. *Hylocomium proliferum* se trouve surtout sur les pierres. Ça et là des buissons de *Lonicera xylosteum*; *Daphne mezereum* est présent. L'association à *Corylus avellana* représentée par des fragments. La strate arborescente est formée surtout par le tremble, l'orme blanc, le sorbier des oiseaux et l'épicéa.

Anal. 2. La strate muscinale moyenne. L'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* prévaut; il y a aussi des peuplements à *Eurhynchium striatum* avec *Mnium undulatum*, *M. cuspidatum*, *M. affine*. Dans la strate arborescente, outre le tremble, le bouleau (*Betula verrucosa*) et l'épicéa, l'orme blanc (1 exempl.) et quelques sorbiers des oiseaux de 10 à 12 m de hauteur.

Anal. 3. Les mousses couvrent à peu près un quart de l'aire analysée. La composition floristique du tapis muscinal comme dans l'analyse 2. *Daphne mezereum* et *Lonicera xylosteum* sont bien communes, de même que *Corylus avellana* et *Sorbus aucuparia* dans la strate microphanérophyte; dans la strate arborescente domine le tremble.

Anal. 4 et 5. La strate muscinale, assez bien développée, est de la même composition que dans les analyses précédentes. L'association à *Corylus avellana* est représentée par des fragments. On y trouve, à part le noisetier, le sorbier des oiseaux, le tilleul, le marseau.

Le facies à *Asperula odorata* est sur l'île d'Abrika sensiblement plus pauvre en espèces que le facies exigeant à *Aegopodium podagraria* (tableaux, p. 26). Nombre d'espèces qu'on trouve ailleurs en Estonie dans ce facies manquent ici. Nommons surtout *Pulmonaria officinalis*, *Lamium galeobdolon* et *Asarum europaeum*. Excepté *Pulmonaria officinalis* qu'on trouve p. ex. dans les environs de Kuressaare, ces espèces manquent sur les îles estoniennes¹⁾. Sans doute, toutes ces espèces pourraient pousser sur l'île d'Abrika. Elles y manquent seulement parce qu'elles n'ont pas eu l'occasion d'y arriver. Le „facteur de la position insulaire“ s'y présente très nettement. Du point de vue de l'écologie des espèces, le facies à *Asperula odorata* est assez hétérogène. A côté des plantes de l'humus acide comme *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense* on y trouve des espèces exigeantes: *Asperula odorata*, *Dentaria bulbifera*, *Anemone ranunculoides*, *Lactuca muralis*, *Brachypodium silvaticum*, *Sanicula europaea*, *Actaea spicata*, *Hieracium vulgatum*, etc. Les dernières dominent complètement.

La strate muscinale sous le facies à *Asperula odorata* est beaucoup mieux développée que sous le facies à *Aegopodium poda-*

1) Gröntved a pourtant trouvé 1 exempl. de *Lamium galeobdolon* sur l'île de Ruhnu (Gröntved, 1929).

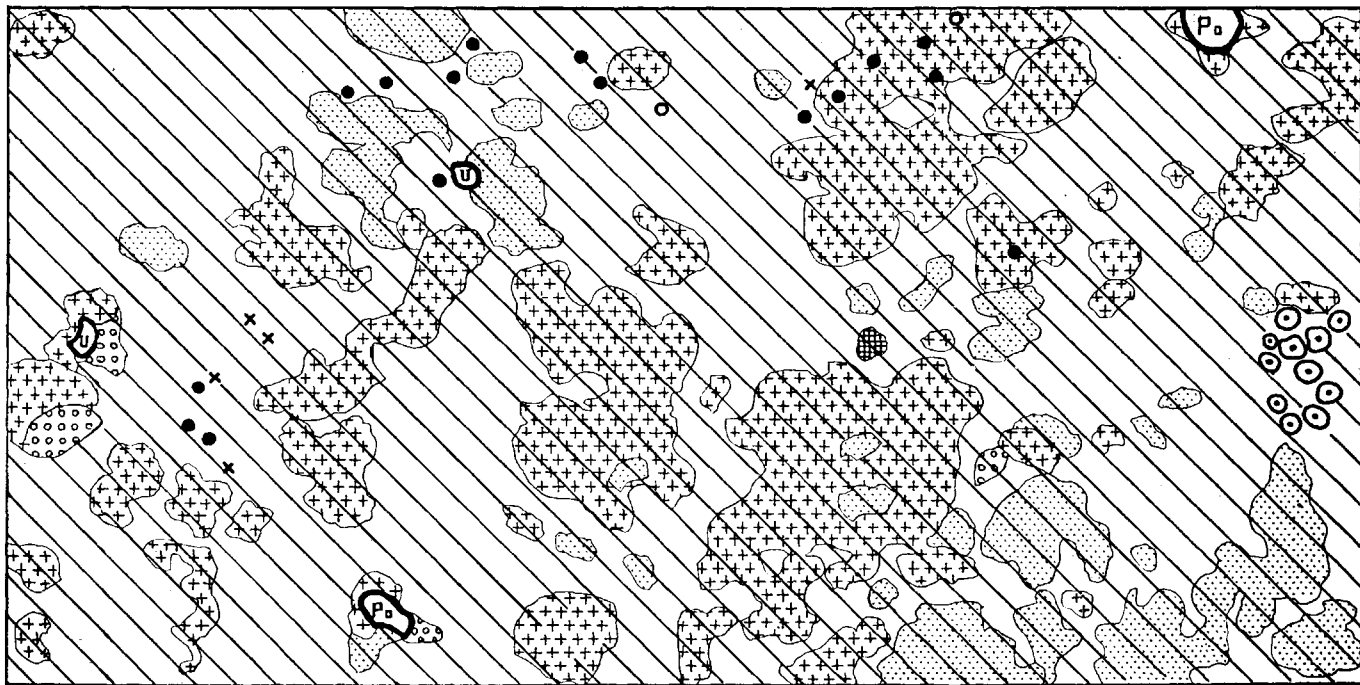


Fig. 8. 50 m² dans le bois mixte à épicéa. 1 — *Populus tremula*, 2 — *Ulmus montana*, 3 — *Corylus avellana*. Assoc. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum* (4 — *Lonicera xylosteum*, 5 — *Daphne mezereum*, 6 — *Ribes alpinum*). 7 — facies à *Asperula odorata* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*). 8 — assoc. à *Rhodiadelphus triquetrus*. 9 — assoc. à *Eurhynchium striatum*. 10 — *Isoetecium myurum*. 11 — *Mnium hornum*.

gravia. La surface couverte par le tapis muscinal du moins est toujours sensiblement plus grande ici. Il faut souligner le fait très intéressant que les associations muscinales qui se trouvent à l'abri de ces facies sont identiques. Dans toutes les deux, ce sont l'assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus* et l'assoc. à *Eurhynchium striatum*. Ce n'est que sous le facies à *Asperula odorata* que domine l'association à *Rhytidiadelphus*, tandis que sous le facies à *Aegopodium podagraria* c'est l'assoc. à *Eurhynchium*. Voici le résultat des analyses de ces associations:

Assoc. à *Eurhynchium striatum*.

	5	2	3	4	5	6
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp.	5.5	4.3	5.5	4.5	5.5	5.5
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	+1—2	1.1	—	1.2	+2	+1
<i>Rhodobryum roseum</i> Limpr.	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Thuidium recognitum</i> Hedw.	1.1	1.	+1	—	—	—
<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis.	—	—	—	+1	+1	1.2
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	+1	+2	2.1—2	—	—	—
<i>Thuidium tamariscifolium</i> Lindb.	—	—	—	—	—	1.1
<i>Plagiochila asplenioides</i> Dum.	—	—	—	—	—	1.1—2
<i>Hylocomium proliferum</i> Lindb.	—	+1	—	1.2	—	—
<i>Neckera complanata</i> Hüb.	2.1—2	—	—	—	—	—
<i>Cirriphyllum piliferum</i> Grout	+2	—	—	—	—	—
<i>Homalia trichomanoides</i> Br. eur.	—	—	—	+2	—	—
<i>Hypnum cupressiforme</i> L.	—	—	—	1.2	—	—

Remarques: Anal. 1: sur la base du tronc d'un frêne mort. Anal. 2: sur des pierres plates d'une hauteur de 20 cm. environ. Anal. 3 et 4: sur des souches en décomposition s'élevant jusqu'à 50 cm de hauteur. Anal. 5: sur des pierres plates et basses. Anal. 6: partiellement sur le sol, partiellement sur des pierres basses. Les analyses sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois, dans la forêt mixte à épicéa. Les aires échantillons à 2 m².

Assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*.

	1	2	3	4
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	4.5	5.5	4.5	4.5
<i>Hylocomium proliferum</i> Lindb.	—	1.2—1	+1	+1
<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis.	+1	1.2	1.1—2	2.1—2
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	—	+2	—	+2
<i>Cirriphyllum piliferum</i> Grout	—	+1	+1	+2
<i>Eurhynchium striatum</i> Schimp.	+2	+2	—	—
<i>Rhodobryum roseum</i> Limpr.	—	+1	—	—
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	—	—	—	+2

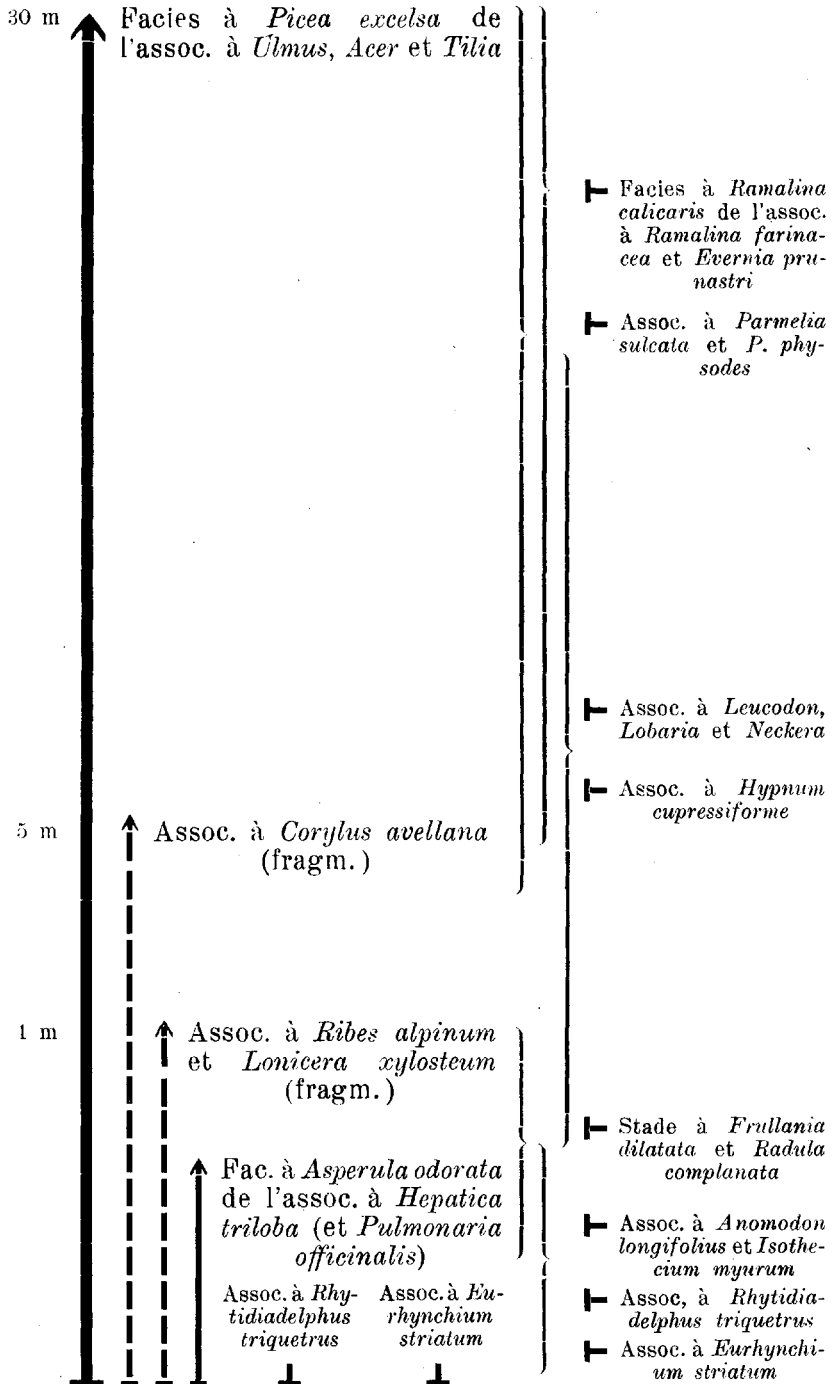
Remarques: Toutes les analyses sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois, dans la forêt mixte à épicéa avec des espèces arborescentes feuillues dominantes. L'association se trouve d'ordinaire directement sur le sol, çà et là aussi sur les pierres basses, les souches, la base des troncs. Les aires échantillons à 2 m².

Ces associations possèdent toutes les deux une seule espèce caractéristique qui est en même temps l'espèce dominante: le *Rhytidiadelphus triquetrus* ou l'*Eurhynchium striatum*. Dans une concordance parfaite avec les différences écologiques de ces espèces dominantes, l'association à *Eurhynchium striatum* est plus riche en espèces exigeantes que l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus*. Notons enfin que le *Hylocomium proliferum*, qui d'ordinaire se trouve comme espèce compagne dans la dernière association ailleurs en Estonie, est d'importance médiocre sur l'île d'Abruka.

Comme le montrent les recherches dans le bois d'Abruka et ailleurs en Estonie, l'association à *Eurhynchium striatum* préfère dans les forêts mixtes à épicéa les petites élévations du sol. (les racines qui s'élèvent au-dessus du sol, les bases des troncs, le sol entourant ces bases, des pierres basses, etc.). Les causes de ce phénomène ne sont pas claires. Wiśniewski, qui classe cette association parmi les associations épiphytes, trouve qu'elle réclame beaucoup d'humidité et qu'elle est caractéristique en Pologne pour les forêts dont le sol est imperméable.

Si nous réunissons dans un schéma toutes les associations de la forêt mixte à épicéa, comme nous l'avons fait avec les associations du bois à orme blanc et tilleul, le résultat ne diffère que dans les détails. Néanmoins, comme les conditions édaphiques sont différentes (l'humus beaucoup plus acide, la couche supérieure graveleuse remplacée par une couche sablonneuse, le niveau aquifère relativement élevé, cf. p. 38), un déplacement en faveur des associations moins exigeantes est évident:

L'association à orme blanc et tilleul est remplacée par le facies moins exigeant de cette association, dans lequel les espèces triviales — bouleau, tremble, épicéa — sont d'importance. Avec cela, le rôle de l'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* est sensiblement diminué, les troncs recourbés si ordinaires chez les vieux ormes et marseaux étant assez rares dans la forêt mixte à épicéa. Malgré le fait que cette association se développe aussi sur les troncs des trembles, les conditions y sont moins favorables, à cause des troncs dressés tout droit. Sur l'épicéa l'association en question manque toujours.



La végétation des bases des troncs a aussi subi des changements assez grands. L'association exigeante à *Anomodon* et *Neckera* s'est retirée et n'a pas d'importance. A sa place sont venues l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et l'association à *Eurhynchium striatum*. Il en est de même dans la strate muscinale, où l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* est devenue l'association dominante. Enfin, le facies à *Aegopodium podagraria* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) est remplacé par le facies de cette association à *Asperula odorata*.

Au contraire, dans les associations épiphytes des troncs d'arbres, aucun changement ne s'est produit. Le stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata* est très bien développé les troncs du tremble représentant pour lui un substratum très propice. Ce stade manque, ou bien il se trouve dans un état très pauvre, sur l'écorce d'épicéa. L'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes* est de composition ordinaire, de même que le facies à *Ramalina calicaris* de l'assoc. à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri* sur les arbres feuillus.

La forêt à épicéa est, sur l'île d'Abruka, d'importance modeste. On la trouve p. ex. par endroits dans la partie centrale du bois. Dans ces peuplements, l'épicéa domine complètement. Voici les résultats obtenus :

Assoc. à *Picea excelsa*.

	1	2	3
<i>Picea excelsa</i> (L a m.) Link	5.1	4.1	3.1
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	2.1	+1	2.1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	—	+1	+1
<i>Populus tremula</i> L.	+1	—	2.1
(<i>Acer platanoides</i> L.)	1 ex.	—	—
(<i>Quercus robur</i> L.)	—	1 ex.	—

Remarques : Ces analyses sont faites dans différentes parties du bois du nord-ouest. La hauteur de la futaie est de 30 m environ, les diamètres des arbres entre 30 et 50 cm à une hauteur de 1,5 m de la surface du sol.

Parmi les associations épiphytes dans la forêt à épicéa, seule l'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes* est bien développée. L'assoc. à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri* est représentée surtout sur la partie supérieure des troncs de tremble. Le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata*, l'assoc. à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* ne manquent pas,

ceux-ci se trouvant (quoique d'ordinaire dans un état fragmentaire) sur les troncs du tremble. Au contraire, l'écorce des épicéa est très pauvre en lichens foliacés et lichens fruticuleux. On ne les a pas analysés de plus près. A la base des troncs, l'association presque unique est l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* (souvent riche en *Hylocomium proliferum*). L'association à *Eurhynchium striatum* ne manque pas dans ces endroits, mais elle est tout de même de moindre importance. Sur 100 m² du tapis muscinal une analyse a donné le résultat que voici: *Rhytidiadelphus triquetrus* 4. 3—4; *Hylocomium proliferum* 3. 1—3; *Pleurozium Schreberi* 1. 2; *Dicranum majus* 2. 2—3; *Dicranum scoparium* 1. 2; *Brachythecium curtum* +.2; *Mnium cuspidatum* +.2; *Rhodobryum roseum* +.1—2; *Eurhynchium striatum* +.2.

L'association à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* (fragm.).

L'association hémicryptophyte-cryptophyte la plus importante de la forêt à épicéa, l'assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* n'est pas sans intérêt du point de vue de la théorie des associations végétales. Bien que la composition floristique ne permette pas de douter que la végétation en question appartienne à l'association à *Vaccinium myrtillus* et *Majanthemum bifolium* (Lippmaa, 1932), une des espèces les plus importantes — *Vaccinium myrtillus* — ne se trouve pas dans les relevés. Nous avons ici un bel exemple de la puissance du „facteur de la situation insulaire“ dans la composition floristique des associations végétales (cf. pp. 28, 44).

Ces relevés (à 100 m²) nous donnent une idée de la composition floristique de cette association. Elle est d'ailleurs modifiée ici par les nombreuses espèces étrangères appartenant à l'association à *Hepatica triloba* et *Pulmonaria officinalis* et à l'association à *Oxalis acetosella* et *Anemone nemorosa*.

La régénération de la forêt mixte à épicéa et de la forêt à épicéa sur l'île d'Abruka, après une exploitation à blanc, se déroule en général conformément à la régénération des forêts

Association à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* (fragm.).

<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Schm.	3.1—3	1.1—3	3.5
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1.1	+1	1.1
<i>Trientalis europaea</i> L.	+1	1.1	+1
<i>Aspidium</i> * <i>cuspidosum</i> Aschers.	+1	+2	+1
<i>Pyrola uniflora</i> L.	+1	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> Trin.	1.3	—	3.5
<i>Anemone nemorosa</i> L.	—	+1	—
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	—	—	+3
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	—	+1
<i>Ranunculus acris</i> L.	—	—	+2
<i>(Anemone ranunculoides</i> L.)	+1	—	—
<i>(Carex digitata</i> L.)	1.1	1.1	+1
<i>(Oxalis acetosella</i> L.)	2.5	1.3	+2
<i>(Melica nutans</i> L.)	+1	—	—
<i>(Hepatica triloba</i> Gil.)	—	1 ex.	—
<i>(Dentaria bulbifera</i> L.)	—	1 ex.	—
<i>(Athyrium filix femina</i> (L.) Roth)	—	+2	—
<i>(Fraxinus excelsior</i> L.)	+1	—	—
<i>(Sorbus aucuparia</i> L.)	+1	+1	—
<i>(Populus tremula</i> L.)	—	—	+1
<i>(Picea excelsa</i> (Lam.) Link)	—	—	+1

à orme blanc et bouleau. Vu le fait que la couche d'humus acide est suivie par une couche sablonneuse, l'installation des espèces psammophiles *Deschampsia flexuosa* et *Calamagrostis epigeios* se comprend bien. Sur des clairières d'une ancienneté suffisante, la *Calamagrostis epigeios* paraît souvent en masse. Ce stade à *Calamagrostis epigeios* peut se maintenir pendant un demi-siècle sans changements visibles, peut-être même davantage.

Peu à peu le bouleau s'installe. L'ombre, quoique peu profonde, change les conditions dans un sens défavorable à la *Calamagrostis epigeios*. Celui-ci devient de plus en plus souvent végétatif. Ces changements d'équilibre sont très favorables à la *Deschampsia flexuosa*, et c'est pourquoi le stade à *Calamagrostis epigeios* est suivi par un autre à *Deschampsia flexuosa*¹⁾.

Les analyses exécutées sur les terrains déboisés il y a 30 à 40 années, dans la partie nord-est du bois, nous ont donné le résultat que voici:

1) Sur les terrains occupés jadis par l'association à *Picea excelsa*. La régénération du stade à *Picea excelsa* de l'association à orme blanc et tilleul se produit comme la régénération de la dite association (cf. p. 35).

	1	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> Roth	3.1—3	4.5
<i>Pteridium aquilinum</i> Kuhn	4.1—5	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> Trin.	5.5	4.3—5
<i>Rubus idaeus</i> L.	+2	+2
<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Schum.	2.5	2.1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1.1—2	2.1—2
<i>Trientalis europaea</i> L.	+1	1.1
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+2	—
<i>Aspidium</i> * <i>euspinulosum</i> Aschers.	+1	—
<i>Ramischia secunda</i> Gareke	—	+1
<i>(Carex digitata</i> L.)	+2	—
<i>(Melica nutans</i> L.)	+1	—
<i>(Veronica officinalis</i> L.)	+2	—
<i>(Milium effusum</i> L.)	1 ex.	—
<i>(Mochringia trinervia</i> Clairv.)	2 ex.	—
<i>(Anemone ranunculoides</i> L.)	—	+1
<i>(Scrophularia nodosa</i> L.)	—	+1
<i>(Epilobium angustifolium</i> L.)	—	2 ex.
<i>(Sorbus aucuparia</i> L.)	+1	+1
<i>(Juniperus communis</i> L.)	—	+1
<i>(Populus tremula</i> L.)	—	+1

Remarques:

Anal. 1. Dans l'aire-échantillon de 100 m², le nombre des arbres surpasse 50, dont la moitié est morte. Ce sont des bouleaux de 15 à 20 m de hauteur, au diamètre de 10 à 18 cm à une hauteur de 1,5 m au-dessus du sol. On trouve des mousses seulement sur les souches décomposées de l'ancienne futaie. Beaucoup d'entre eux sont sans doute les survivants de cette futaie que les 30 à 40 années défavorables n'ont pu tuer. On y retrouve les espèces suivantes (souvent le nombre des individus est tout petit): *Cladonia bacilliformis*, *C. cenotea*, *C. fimbriata*, *Aulacomnium androgynum*, *Pleurozium Schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Eurhynchium striatum*, *Mnium affine*, *M. hornum*, *Georgia pellucida*, *Isopterygium repens*, *Buxbaumia indusiata*¹⁾. Tout près furent trouvées des fructifications mûres du *Phallus impudicus*¹⁾. La vitalité de la *Calamagrostis epigeios* est réduite. Elle est d'ordinaire en état végétatif et assez clairsemée. Au contraire, la *Deschampsia flexuosa* est très dense et bien développée, avec des fruits mûrs. 13. VIII 1931.

Anal. 2. La strate arborescente éparsée sur l'aire-échantillon est formée par le bouleau (hauteur: 15 m). On y trouve aussi quelques buissons isolés de *Corylus avellana* et de *Lonicera xylosteum*. Les propriétés du sol ne laissent aucun doute sur la nature du bois disparu: c'était une forêt à épicéa avec *Majanthemum bifolium* dominant dans la strate herbacée. On y trouve des mousses et lichens, comme dans l'anal. 1, seulement sur les souches en décomposition. Les espèces suivantes furent signalées: *Cladonia fimbriata*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hypnum cupressiforme*, *Isopterygium repens*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *Pleurozium Schreberi*, *Hypnum pallescens*, *Amblystegium serpens*. Leur recouvrement sommaire ne dépasse pas +1—2.

1) Lippmaa, T., Kahe huvitava taime leid Abruka saarel. Eesti Loodus 2, Tartu 1933.

Une comparaison des relevés des tableaux sur les pp. 51 et 52 montre nettement que l'association hémicryptophyte-cryptophyte s'est déjà assez bien régénérée, quoique les espèces dominantes des stades à *Calamagrostis epigeios* et à *Deschampsia flexuosa* ne soient pas encore complètement chassées par l'ombre de la strate arborescente. Dans la strate arborescente règne le bouleau. L'épicéa manque encore complètement. L'association caractéristique de la forêt à épicéa — l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum* — manque également. Ce cas nous semble être un exemple frappant de l'autonomie des associations unistrates.

3. La forêt marécageuse à bouleau et vergne.

Partout dans le bois d'Abruka, où la structure du sol le rend possible, la forêt marécageuse à bouleau, vergne et frêne se rencontre. Une futaie bien développée se trouve dans les parties nord-ouest et nord-est. Les analyses de cette association mésophanérophite nous ont donné le résultat suivant:

<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.	3.1	3.1	3.1—3	1.1	2.1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2.1	3.1	+1	+1	1.1
<i>Picea excelsa</i> (Lam.) Link	+1	+1	2.1	2.1	—
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	—	+1	—	—	—
<i>Populus tremula</i> L.	—	—	—	2.1	—
(<i>Ulmus montana</i> With.)	+1	—	—	—	—

Remarques:

Les anal. 1 et 2 sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois. La hauteur de la futaie est de 30 m environ, seules les épicéas sont plus basses. La surface du sol est peu inégale, l'alternance des élévations (formées par les bases des arbres) avec des dépressions humides si caractéristique pour certaines forêts marécageuses, y manque complètement. Anal. 3. Dans la partie sud-est du bois. Les conditions du sol et la hauteur de la futaie comme dans les anal. 1 et 2. Anal. 4. Dans la partie sud-ouest du bois. Anal. 5. Dans la partie sud-est du bois. Les conditions du sol, etc., comme dans les analyses précédentes. Aires-échantillons de 400 m².

La forêt marécageuse de bouleau et vergne se compose principalement des espèces suivantes: *Betula pubescens*, *Alnus glutinosa* et *Fraxinus excelsior*. L'épicéa y est assez fréquente. Comme le montrent les recherches, la prédominance du frêne pourrait être beaucoup plus considérable, si le renouvellement naturel de cette espèce n'avait pas été empêché par les chevreuils (*Capreolus capreolus* L.) très nombreux dans les forêts d'Abruka. Pendant l'hiver, la nourriture principale de ceux-ci

se compose des jeunes pousses du frêne. C'est une tâche difficile pour un arbrisseau de cette espèce de franchir „la zone de mort“, c'est à dire la hauteur qui est encore accessible aux chevreuils. Seulement après des tentatives très nombreuses (ce qui se constate très bien sur chaque arbrisseau), quelques-uns d'entre eux atteignent la hauteur qui les mette hors de danger. Comme résultat de ces attaques annuelles des peuplements plus

ou moins denses de jeunes frênes se forment; c'est de ceux-ci et de certaines associations hémicryptophytes que se compose le sous-bois de la forêt en question.

Les conditions pédologiques dans ces forêts marécageuses sont très caractéristiques.

Une couche de tourbe à bois marécageux (Bruchwaldtorf) bien décomposée, d'une couleur noirâtre et souvent saturée d'eau, est suivie, à une profondeur de 20 à 30 cm ou plus, par une couche graveleuse à cailloux et pierres de nature assez différente (calcaires, granits, etc.). Sous cette couche (souvent de 10—15 cm) se trouve l'horizon imperméable argilo-graveleux. C'est pourquoy, dans ces forêts, le sol en automne, hiver et printemps est d'ordinaire complètement saturé d'eau. Le pH de la rhizosphère (tourbe du bois marécageux) est 6.4.

Ces conditions particulières de l'habitat sont en concordance parfaite avec la végétation qu'on y trouve et qui diffère absolument de la forêt à orme blanc et tilleul, de la forêt mixte à épicéa et de la forêt à épicéa.

Dans cette forêt marécageuse à bouleau et vergne on trouve les associations épiphytes suivantes: Dans la partie inférieure (entre 0.5 m et 2 m d'ordinaire) les troncs des arbres (excepté l'épicéa et le bouleau) sont couverts assez souvent par le stade à *Radula complanata* et *Frullania dilatata*. Plus haut suivent les „associations grises“ — l'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes* et l'assoc. à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*. Leur composition floristique est la même que dans le bois à

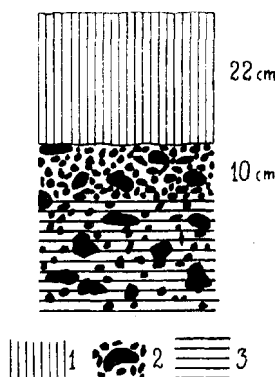


Fig 3. Le sol dans la forêt marécageuse à bouleau et vergne: 1 — tourbe du bois marécageux bien décomposée, subneutre (pH = 6.44); 2 — couche graveleuse contenant des cailloux et pierres (Ca, Si); 3 — couche argileuse.

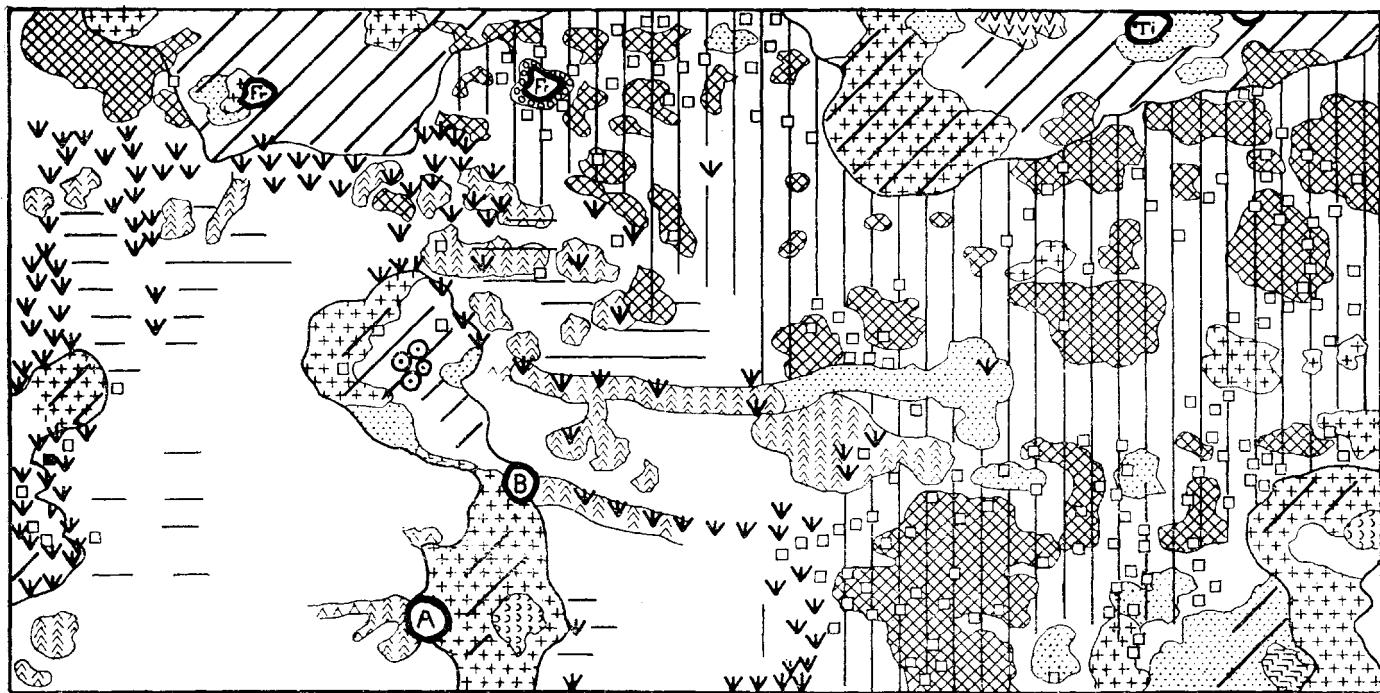
orme blanc et tilleul. Ça et là on trouve sur l'écorce du frêne et du vergne des coussins à *Hypnum cupressiforme*. L'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* est également représentée, quoique dans un état fragmentaire. On peut souvent y observer l'envahissement du *Leucodon sciuroïdes* dans les peuplements à *Radula* et *Frullania*, on trouve des coussins, quoique d'ordinaire petits, à *Neckera complanata* (surtout sur le tremble), de même à *Lobaria pulmonaria*. La base des troncs est occupée par les associations à *Rhytidiadelphus triquetrus* et à *Eurhynchium striatum*. Dans cette dernière, les *Thuidium tamariscifolium* et *T. recognitum* sont fréquents.

Les associations microphanérophytes et nanophanérophites manquent dans ce bois. Le stade à *Fraxinus excelsior* (cf. p. 54) seul est très commun.

Sur l'île d'Abruka, dans la forêt marécageuse à bouleau et vergne, deux associations hémicryptophytes sont répandues. Pendant des années, l'auteur les a considérées comme une seule association. Les recherches de l'été passé ont pourtant relevé des différences frappantes dans leur écologie. Ces associations sont: (1) l'association à *Carex remota* et (2) l'association à *Carex silvatica* et *Crepis paludosa*.

De ces associations l'assoc. à *Carex remota* est sensiblement plus hygrophile, comme le montre très bien le schéma (fig. 10). Sur ce schéma on voit la *Carex remota* formant une bordure caractéristique autour des dépressions de grandeur très variable, qui, en hiver surtout, sont remplies d'eau (ou de glace) et se dessèchent complètement en été. Ça et là la surface nue noirâtre est recouverte par quelques plantes de marécages (p. ex. *Galium palustre*).

Dans l'Estonie continentale, l'association caractéristique hémicryptophyte des forêts marécageuses à bouleau et vergne est l'association à *Carex loliacea* (*tenella*) et *Crepis paludosa*. Les espèces caractéristiques de cette association sont surtout *Crepis paludosa*, *Carex loliacea* et *C. tenella*. Parmi les espèces constantes nommons en premier lieu *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, etc. *Carex silvatica* n'est pas rare, mais elle est de moindre importance. Dans cette association on trouve encore *Cirsium oleraceum*, *Helleborine latifolia*, *Orchis maculatus*, *Paris quadrifolia*, etc. Or, *Carex tenella* et *C. loliacea* ne surpassant pas en Estonie les limites de l'Estonie continentale et



(A) 1 (B) 2 (Ti) 3 (Fr) 4 □ 5 ⊙ 6 — 7 // 8 | | 9 ∇ ∇ 10 ⊗ 11 ++ 12 ^ ^ 13 ⊞ 14 ≡ 15 ≡ 16 ∇ ∇ 17 ○ ○ ○ ○ 18 ≡ ≡

Fig. 10. 50 m² dans la forêt marécageuse à bouleau et vergne. 1 — *Alnus glutinosa*, 2 — *Betula pubescens*, 3 — *Tilia cordata*, 4 — *Fraxinus excelsior*. 5 — stade à *Fraxinus excelsior*. 6 — *Corylus avellana*. 7 — assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara* (fragm. dans des depressions). 8 — assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* (fragm.). 9 — facies à *Carex silvatica* de l'assoc. à [*Carex toliacea (tenella)* et] *Crepis paludosa*. 10 — assoc. à *Carex remota*. 11 — ass. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides*. 12 — assoc. à *Rhytidadelphus triquetrus*. 13 — assoc. à *Acrocladium cuspidatum*. 14 — ass. à *Eurhynchium striatum*. 15 — *Georgia pellucida*. 16 — *Dicranum scoparium*. 17 — *Isoetes myurum*. 18 — *Plagiothecium curvifolium*.

Le facies à *Carex silvatica* de l'assoc. à [*Carex loliacea* (tenella) et] *Crepis paludosa*.

	1	2	3	4
<i>Crepis paludosa</i> Moench	2.1	3.1-5	1.1-2	3.1-2
<i>Carex silvatica</i> Huds.	3.1-2	3.2-3	2.1	2.1-2
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Max.	2.5	1 ex.	4.5	3.2-3
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	1 ex.	+1	+1	+1
<i>Geum rivale</i> L.	2.1-2	—	1.1	2.1
<i>Brachypodium silvaticum</i> R. et Sch.	+2	1.1-2	+1	—
<i>Helleborine latifolia</i> Druce	1 ex.	—	1 ex.	—
<i>Orchis maculatus</i> L.	+1	+1	+1	1.1
<i>Listera ovata</i> R. Br.	1 ex.	1 ex.	1 ex.	—
<i>Paris quadrifolia</i> L.	1.1	1.1	1.1	+1
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	+1	+1	+1	+1
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+1	+1	+1	+1
<i>Fragaria vesca</i> L.	+1	+1	+1	—
<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Schm.	1.1	1.1	+1	+1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+1-2	—	+1	+1
<i>Viola Riviniana</i> Rchb.	+1	+1	+1	—
<i>Convallaria majalis</i> L.	—	1.1-2	—	—
<i>Angelica silvestris</i> L.	—	—	+1	—
<i>Myosotis* palustris</i> Herm.	+1	—	—	+2
<i>Ranunculus repens</i> L.	—	1.1	—	+1
<i>Carex remota</i> L.	+2	—	—	+2
<i>Equisetum palustre</i> L.	—	—	—	+1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	—	—	—	+1
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	—	+1	+1	—
(<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.)	—	(+1)	(+1)	—
(<i>Hepatica triloba</i> Gil.)	—	(2 ex.)	—	—
(<i>Viola mirabilis</i> L.)	—	(2 ex.)	—	—
(<i>Sanicula europaea</i> L.)	—	(3 ex.)	—	—
(<i>Vicia sepium</i> L.)	—	—	(1 ex.)	—
(<i>Epilobium montanum</i> L.)	—	—	(1 ex.)	—
(<i>Milium effusum</i> L.)	—	—	—	(+1)
(<i>Festuca gigantea</i> Vill.)	—	—	—	(+1)
(<i>Aegopodium podagraria</i> L.)	—	—	—	(+1)
(<i>Veronica chamaedrys</i> L.)	—	—	—	(1 ex.)
(<i>Asperula odorata</i> L.)	—	—	—	(2 ex.)
(<i>Deschampsia caespitosa</i> P. Beauv.)	—	1 ex.	(2 ex.)	—
(<i>Fraxinus excelsior</i> L.)	2.1-2	1.1+2	1.1	2.1
(<i>Sorbus aucuparia</i> L.)	+1	—	+1	+1
(<i>Viburnum opulus</i> L.)	—	+1	+1	—
(<i>Populus tremula</i> L.)	—	—	+1	—

Remarques: Dans ces analyses, les aires-échantillons sont de 20 m². Anal. 1. Dans la partie nord du bois. A la base des troncs et autour de ces bases les associations à *Rhytidiadelphus triquetrus* et à *Eurhynchium striatum* sont très ordinaires. Dans l'association à *Eurhynchium striatum* *Thuidium recognitum* et *T. tamariscifolium* se trouvent. A peu près ³/₄ de l'aire-échantillon sont couverts, sous l'association hémicryptophyte, par un tapis muscinal où domine l'assoc. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides*. Anal. 2. Dans la même partie du bois que l'anal. 1. La distance entre les endroits analysés est de 100 m environ. Les associations à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Eurhynchium striatum* se trouvent seulement sur les petites élévations du sol (pierres, racines des arbres, etc.), 80 p. c. de la surface examinée sont

couverts dans la strate muscinale par l'association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides*. Anal. 3. Dans la partie nord-ouest du bois. L'âge de la strate arborescente ne dépasse pas 50 années. L'espèce dominante est le bouleau (*Betula pubescens*). Les espèces accompagnantes sont : le tremble, le frêne, le vergne. Sur la surface analysée — des fragments des assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus* et à *Acrocladium cuspidatum*. L'association muscinale dominante est l'ass. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides* (couvre 50 p. c.). Anal. 4. L'âge de la strate arborescente ne dépasse pas 40 années. L'assoc. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides* couvre 25 p. c. de l'aire-échantillon. Dans les analyses 3 et 4 la strate arborescente n'est pas encore parvenue à un état d'équilibre avec les conditions de l'habitat. Néanmoins, l'association hémicryptophyte est déjà complète. Seulement le recouvrement de la *Filipendula ulmaria* est plus grand que dans la végétation en équilibre.

manquant par conséquent complètement en Estonie insulaire, cette association prend sur l'île d'Abruka une composition particulière : *Carex remota* et *Carex tenella* sont ici remplacées par *Carex silvatica*. „Le facteur de la situation insulaire“ se manifeste ici de nouveau avec une clarté surprenante et forme un facies nouveau d'une association bien répandue (cf. p. 28 et p. 50).

Le facies à *Carex silvatica* est un groupement ombrophile. Pour son développement normal, l'ombre de la strate arborescente est indispensable. Les autres facteurs essentiels sont 1° le niveau aquifère élevé, 2° l'humus subneutre (pH = 6.4 envir.) bien décomposé. Ce dernier facteur rend les parties du sol un peu élevées assez favorables pour les espèces du facies à *Asperula odorata* de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*). Ainsi la pénétration des espèces de ce facies dans le facies à *Carex silvatica* se comprend bien. L'association à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*, surtout le facies à *Rubus saxatilis*, fournit de même assez souvent des intrus (tableau p. 51).

Bien que l'association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides* se trouve quelquefois sous l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*), l'habitat optimal de cette association est certainement la forêt marécageuse. C'est une association ombrophile et hygrophile. Par endroits *Fissidens adianthoides* est fréquent dans la dite association.

La distribution des associations de la forêt marécageuse à bouleau et vergne est indiquée dans le schéma p. 59. *Quoique cette forêt soit très différente de la forêt mésophile à orme blanc et tilleul (le schéma p. 33), les associations épiphytes de ces forêts sont les mêmes,*

30 m ↑ Fac. à *Betula pubescens* de l'assoc.
à *Alnus glutinosa*

└ Assoc. à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*

└ Assoc. à *Parmelia sulcata* et *P. physodes*

└ Assoc. à *Leucodon, Lobaria* et *Neckera* (fr.)

└ Assoc. à *Hypnum cupressiforme*

↑ Stade à *Fraxinus excelsior*

└ Stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata*

↑ Assoc. à [*Carex loliacea* (tenella)] et *Crepis paludosa*
Assoc. à *Carex remota*

└ Assoc. à *Eurhynchium striatum*

↑ Assoc. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenoides*

↑ Assoc. à *Eurhynchium striatum* (fr.)

↑ Assoc. à *Rhytidelphus triquetrus* (fr.)

└ Assoc. à *Rhytidelphus triquetrus*

Assoc. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides*.

	1	2	3	4	5	6
<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis.	3.2-3	2.2	4.1-3	3.1-3	3.1-3	4.2-3
<i>Plagiochila asplenioides</i> Dum.	+2	+2	+1	+1	+1	+1
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	+2	+2	+2	+2	—	+1
<i>Thuidium tamariscifolium</i> Lindb.	2.1-2	—	1.1-2	2.1-2	1.2	1.1-2
<i>Cirriphyllum piliferum</i> Grout	—	+2	1.1	1.1	1.1	1.1-2
<i>Mnium affine</i> Bland.	2.2	1.2	1.1-2	—	—	—
<i>Mnium punctatum</i> Hedw.	+1-2	—	—	—	—	—
<i>Mnium medium</i> Bryol. eur.	—	—	+1	—	—	—
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh.) Dum.	+2	—	—	—	—	+1
<i>Furhynchium praelongum</i> cf.	—	—	—	+2	+2	—
<i>Brachythecium Mildeanum</i> Schimp.	—	—	—	+2	+2	+2
<i>Brachythecium rutabulum</i> Br. eur.	—	—	—	—	+2	—
<i>Brachythecium</i> sp.	—	1.2	—	—	+2	+2
<i>Campyllum hispidulum</i> (Brid.) Lindb.	—	+2	—	—	—	—
(<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.)	—	—	(+1)	(+1)	(+1)	—
(<i>Acrocladium cuspidatum</i> Lindb.)	—	—	(+1-2)	(+1)	—	(+1)
(<i>Calliergon cordifolium</i> Kindb.)	—	—	(+1-2)	—	(+1)	—

Remarques: Les anal. 1 à 5 sont exécutées dans des parties diverses du bois du nord-ouest, l'anal. 6 — dans le bois du nord-est. Les aires-échantillons de 4 m². La strate herbacée dans toutes les analyses bien développée (faciès à *Carex silvatica*), de même la strate arborescente (assoc. à *Betula*, *Fraxinus* et *Alnus*).

L'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* est seulement devenue très fragmentaire; celle à *Anomodon* et *Neckera* manque d'ordinaire complètement. L'autonomie des associations unistrates résulte clairement d'une comparaison de ces schémas.

Le renouvellement du bois marécageux à bouleau et vergne se produit assez rapidement, même dans le cas d'exploitation à blanc. Bien sûr, pendant les premières années qui suivent le déboisement, nombre d'espèces caractéristiques périssent; d'autres, comme p. ex. *Cirsium oleraceum*, se développent avec une vigueur extraordinaire.

Sur une clairière dont on avait abattu les arbres dans les années 1922 et 1923 (dans la partie sud-ouest du bois) et où, jugeant d'après les souches, la composition de la forêt était dans la strate arborescente *Betula pubescens* 3. 1, *Alnus glutinosa* 2.1-2, *Picea excelsa* 1.1, *Fraxinus excelsior* +1, et où jadis régnait sans doute dans le sous-bois une mosaïque des associations à *Carex remota* et à *Carex silvatica* et *Crepis paludosa*, la composition de la strate herbacée sur une surface de 100 m² était la suivante, en été 1931: *Cirsium palustre* (3.1-2), *Carex remota* (3.2-3), *Cirsium oleraceum* (2.1-2), *Carex silvatica* (1.2), *Carex diversicolor* (1.2), *Epilobium palustre* (1.1-2), *Cirsium arvense* (1.1), *Senecio silvaticus* (1.1), *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Scrophularia nodosa*, *Carex digitata*, *Oxalis acetosella* (surtout sur le côté nord des souches!), *Poa trivialis*, *Ranunculus acer*, *Luzula multiflora*, *Sesleria coerulea*, *Festuca pra-*

tensis, *Cerastium caespitosum*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis lanceolata*, *Epilobium parviflorum*, *Juncus lamprocarpus*, *Typha latifolia*, *Eupatorium cannabinum*, *Agrostis alba*, *Rubus idaeus*, *Lycopus europaeus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Cirsium lanceolatum*, *Equisetum palustre*, *Epilobium hirsutum*, *Mentha arvensis*, *Melica nutans*, *Carex pallescens*, *Fragaria vesca*, *Carex Pairaei*, *C. flava*, *Potentilla erecta*, *Brunella vulgaris*, *Leontodon autumnalis*, *Carex leporina*, *Juncus effusus*, *Plantago major* (1 exempl.!). Des jeunes plantules de *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia*, *Salix nigricans* et *Virburnum opulus* étaient présentes.

Ce stade de reconstitution est caractérisé par (1) le nombre considérable des espèces qui y participent et dont la plupart est tout à fait étrangère au sol forestier, et (2) par le développement luxuriant de certaines espèces de bois marécageux, surtout des composés (*Cirsium oleraceum*, *C. palustre*, *Crepis paludosa*). Pendant ce stade les conditions pour l'association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenoides* sont défavorables. Cette association ombrophile et hygrophile ne supporte pas le coupage à blanc et périt dans les premières années après celui-ci. Tout de même, un nombre restreint d'individus des espèces de l'association en question persistent. Sur une surface de 100 m², on a trouvé les espèces suivantes: *Mnium undulatum*, *M. cuspidatum*, *M. medium*, *M. punctatum*, *Campylium protensum*, *Thuidium tamariscifolium*, *T. recognitum*. Les autres espèces trouvées sont: *Bryum bimum*, *B. cirratum*, *Marchantia polymorpha*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium salebrosum*, *Polytrichum strictum*, *P. juniperinum*, *Cladonia fimbriata*, *Plagiothecium curvifolium*, *P. denticulatum*, *Isopterygium repens*, *Aulaconnium androgynum*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylacomium proliferum*, *Hypnum cupressiforme*. Ces dernières se trouvaient sur les souches, sur les pierres basses, etc.

Ce stade riche en espèces est suivi par un autre, caractérisé dans la strate herbacée en premier lieu par la prédominance de la *Calamagrostis lanceolata*. La strate arborescente est formée alors par le stade à *Betula pubescens*.

Une analyse de ce stade fut exécutée dans les parties nord-est et sud-est du bois, où l'âge de ce stade était de 20 à 24 années. La hauteur de la strate arborescente s'élevait déjà à 10 m. La régénération s'accomplit en partie par les rejets des souches et des racines, en partie au moyen des graines. La composition floristique ordinaire est: *Betula pubescens* (5.5), *Alnus glutinosa* (+.1), *Picea excelsa* (+.1). Sur une surface de 400 m² le nombre des troncs est de 300—500. Il en résulte que dans le stade à *Calamagrostis lanceolata*, qui se trouve sous la protection de cette strate arborescente, l'intensité du jour est sensiblement diminuée.

Stade à *Calamagrostis lanceolata*.

	1	2
<i>Calamagrostis lanceolata</i> Roth.	3.1—3	5.5
<i>Carex silvatica</i> Huds.	2.2	+1
<i>Crepis paludosa</i> Moench	1.1	+1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Max.	2.1	—
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	+1	—
<i>Helleborine latifolia</i> Druce	+1	—
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+1	+1
<i>Orchis maculatus</i> L.	—	+1
<i>Listera ovata</i> R. Br.	—	1 ex.
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	1.1	+1
<i>Rubus saxatilis</i> L.	—	+1
<i>Fragaria vesca</i> L.	1.1	—
<i>Majanthemum bifolium</i> F. W. Schm.	+1	+1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+1—2	—
<i>Viola Riviniana</i> Rehb.	+1	—
<i>Ranunculus repens</i> L.	+1	—
<i>Carex remota</i> L.	1.2	1.2
<i>Myosotis *palustris</i> Herm.	+2	—
<i>Geum rivale</i> L.	—	+1
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	+1	+1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+1—2	2 ex.
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	—	1 ex.
<i>(Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.)	(1 ex.)	—
<i>(Hepatica triloba</i> Gil.)	(5 ex.)	—
<i>(Vicia sepium</i> L.)	(+1)	—
<i>(Aegopodium podagraria</i> L.)	—	(+1)
<i>(Poa nemoralis</i> L.)	(+1)	(+1)
<i>(Aspidium filix mas</i> (L.) Sw.)	(+2)	—
<i>(Melampyrum pratense</i> L.)	(+1)	—
<i>(Melica nutans</i> L.)	(1.1)	—
<i>(Dentaria bulbifera</i> L.)	(1 ex.)	—

Ces relevés contenaient en outre : *Poa palustris*, *Aspidium* euspinulosum*, *Valeriana officinalis*, *Calamagrostis epigeios*, *Veronica officinalis*, *Urtica dioeca*, *Ranunculus acer*, *Brunella vulgaris*, *Epilobium parviflorum*, *Dactylis glomerata*, *Caltha palustris*, *Potentilla erecta*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex pallescens*, *Deschampsia caespitosa*. Aires-échantillons : 1 = 100 m², 2 = 20 m².

Remarques : Anal. 1. Dans la partie nord-est du bois. Le stade à *Betula pubescens* bien développé (de l'âge de 24 années). Anal. 2. Dans la partie sud-est du bois. Le stade à *Betula pubescens* assez dense (de l'âge de 20 années).

Une comparaison des données de ce tableau avec les résultats des analyses du stade précédent (p. 60) et du facies à *Carex silvatica* (p. 57) montre clairement que, dans la régénération de l'association hémicryptophyte étudiée, *Calamagrostis lanceolata* joue un rôle important en ce qui concerne le délogement des espèces accidentelles pénétrées par suite du coupage à blanc. Dans ce stade, les espèces du facies à *Carex silvatica* ne tiennent pas beaucoup de place. Peu à peu, avec l'augmentation de l'ombrage

de la strate arborescente, les conditions de vie deviennent de plus en plus défavorables pour la *Calamagrostis lanceolata*. Cette espèce devient végétative, puis elle disparaît souvent complètement, ou bien elle se maintient par individus isolés. Comme ces analyses le prouvent, déjà après 20—25 années la régénération de l'association hémicryptophyte est presque complète, seulement c'est une espèce étrangère à cette association qui figure comme espèce dominante: *Calamagrostis lanceolata*. Après un demi-siècle, la régénération est achevée.

Pour le développement de l'association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenoides* le stade à *Calamagrostis lanceolata* est peu favorable. Avec la raréfaction naturelle des peuplements à *Calamagrostis*, cette association s'installe pour devenir peu à peu l'association dominante de la forêt marécageuse à bouleau et vergne. Sous la strate herbacée dans l'analyse 1 (p. 62), l'association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenoides* est déjà assez bien développée. Voici le résultat obtenu:

<i>Mnium undulatum</i> (L.) Weis.	3.2—3
<i>Plagiochila asplenoides</i> Dum.	+1
<i>Thuidium tamariscifolium</i> Lindb.	2.2
<i>Cirriphyllum piliferum</i> Grout	+2
<i>Brachythecium rutabulum</i> Bryol. eur.	+2
<i>Mnium cuspidatum</i> Leyss.	+1—2
<i>Dicranum majus</i> Turn.	1.2

4. La forêt marécageuse à vergne.

Une forêt bien particulière sur l'île d'Abruka est représentée par la forêt marécageuse à *Alnus glutinosa*. On la trouve dans le bois entier, dans les dépressions où, en hiver, en automne et en printemps, le niveau aquifère est au-dessus du sol. Les arbres, souvent associés par groupes de 2 à 5, se trouvent sur des buttes de grandeur variable s'élevant jusqu'à 1 et 1,5 m. Ces buttes sont formées par les parties basses des troncs et des racines d'un certain nombre de générations de vergne plus ou moins décomposées. Les mousses (surtout le *Mnium hornum*) prennent aussi part à leur formation. Entre les buttes, les dépressions sont souvent remplies d'eau et rendent ces forêts presque impraticables. En été ces dépressions se dessèchent d'ordinaire et se présentent comme des terrains au sol tourbeux noirâtre et plat, par endroits sans aucune végétation, ou à la végé-

tation ombrophile des forêts marécageuses. Le profil caractéristique de ces forêts se voit dans la figure.

C'est surtout dans la partie nord-ouest du bois qu'on trouve une haute futaie de ce caractère.

Les conditions pédologiques sont assez compliquées. Elles diffèrent sensiblement sur les buttes et dans les dépressions. Sur les buttes, l'humus tourbeux relativement peu décomposé est d'une réaction acide prononcée (le $\text{pH} = 3,4 - 4,0$). Le niveau

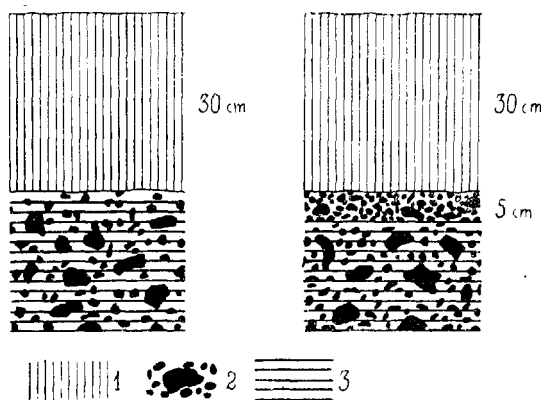


Fig. 11. Le sol dans la forêt marécageuse à vergne: 1 — tourbe du bois marécageux bien décomposée, subneutre ($\text{pH} = 6,4$); 2 — couche graveleuse contenant des cailloux et pierres (Ca, Si); 3 — couche argileuse.

aquifère s'y trouve souvent à une profondeur d'un mètre environ, vu que la couche imperméable est à une profondeur qui quelquefois dépasse 1,5 m — 2 m. Il en est autrement dans les dépressions. Ici la couche supérieure, souvent saturée d'eau et bien humide même en été, se compose d'un humus tourbeux bien décomposé, beaucoup plus foncé et d'une réaction subneutre ($\text{pH} = 6,4$). Immédiatement sous cette couche, à une profondeur de 30 cm environ, suit ordinairement sans aucune transition visible le sous-sol imperméable de nature argilo-graveleuse, riche en calcaire (fig. 11).

Revenons maintenant au profil caractéristique du bois en question. Quels sont les facteurs qui l'ont produit? Notons tout d'abord que dans le bois de l'île d'Abruka les fossés manquent complètement. Or, la formation des buttes n'est-elle pas un résultat indirect de l'activité de l'homme, comme on l'a déjà supposé parfois.

Comme le montrent les recherches sur l'île d'Abruka et ailleurs en Estonie, la formation des buttes des forêts marécageuses peut se produire de façon assez différente :

1°. Un certain nombre de ces buttes (leur nombre est assez grand) s'est formé sur des pierres recouvrant le fond de la lagune qui a donné naissance à la forêt marécageuse étudiée. Dans les buttes de cette origine, le „coeur“ de pierre constitue la preuve évidente de leur origine.

2°. Le sol tourbeux de ces forêts donnant un support comparativement faible aux espèces arborescentes à racines superficielles, les arbres sont assez souvent arrachés avec leurs racines pendant des tempêtes. La partie basale du tronc et les racines des arbres renversés se couvrent peu à peu de mousses et donnent naissance à une butte nouvelle. Simultanément une dépression s'est formée à l'endroit où poussait l'arbre avant sa chute. Surtout là où l'épaisseur de la couche à tourbe du bois marécageux est de 2 à 3 m, comme p. ex. dans des bois vastes de ce caractère au nord-est et sud-ouest de l'Estonie, c'est la cause presque unique provoquant la formation des buttes et des dépressions.

L'association mésophanérophyte de ces bois est l'association à *Alnus glutinosa* (cf. p. 63).

La composition floristique de cette association ressort des analyses suivantes :

	1	2
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.	4.2	4.2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	3.1	2.1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1.1	—
<i>Picea excelsa</i> (L. am.) Link	+1	—
(<i>Quercus robur</i> L.)	(+1)	—

Remarques: Les anal. 1 et 2 sont exécutées dans la partie nord-ouest du bois. La strate arbustive manque presque (des *Prunus padus* et *Picea excelsa* isolées dans l'analyse 1). Les aires-échantillons sont de 400 m².

Les associations épiphytes de la forêt marécageuse à vergne diffèrent assez profondément des associations épiphytes des autres forêts analysées dans cette étude. Le stade à *Frullania dilatata* et *Radula complanata* y est d'importance médiocre, parce qu'il se développe seulement sur l'écorce des troncs du frêne; c'est-à-dire sur un arbre qui n'est pas particulièrement fréquent dans ces bois. Sur le frêne on trouve aussi les associations à

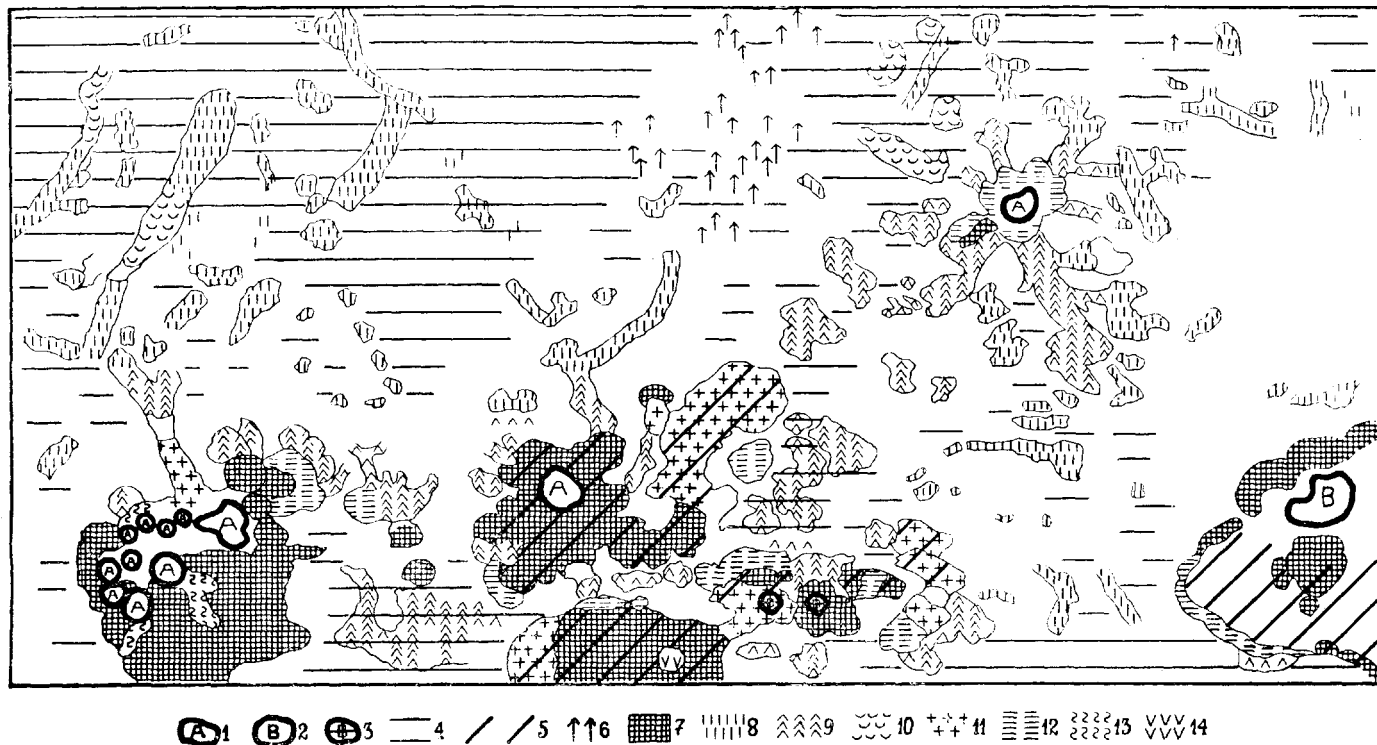


Fig. 12. 50 m² dans la forêt marécageuse à vergne. 1 — *Alnus glutinosa*, 2 — *Betula pubescens*, 3 — *Betula pubescens* morte. 4 — assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*. 5 — assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* (fragm.). 6 — *Iris pseudacorus*. 7 — stade à *Mnium hornum*. 8 — assoc. à *Amblystegium riparium*. 9 — assoc. à *Acrocladium cuspidatum*. 10 — assoc. à *Drepanocladus aduncus*. 11 — assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum*. 12 — *Brachythecium rutabulum*. 13 — *Hypnum cupressiforme*. 14 — *Dicranum majus*.

Parmelia sulcata et *Parmelia physodes* et à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri*. On y constate de même des „associations grises“, à partir d'une certaine hauteur, sur les troncs des bouleaux et des vergnes; pourtant ici elles sont plus pauvres en espèces.

	1	2	3
	<i>Betula</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>
	<i>pubesc.</i>	<i>pubesc.</i>	<i>glut.</i>
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	2.2	1.2	3.2—3
<i>Parmelia physodes</i> (L.) Ach.	3.2—3	3.2—3	+2
<i>Parmelia subaurifera</i> Nyl.	+2	1.2	+2
<i>Cetraria glauca</i> (L.) Ach.	+2	—	—

Remarque: Aires-échantillons d' 1 m².

	1	2
	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>
	<i>pubesc.</i>	<i>glut.</i>
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Fr.	+2	+2
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	3.2	3.2
<i>Alectoria implexa</i> (Hoffm.) Nyl.	+1	—
<i>Usnea</i> sp.	1.2	—

Remarque: Aires-échantillons d' 1 m².

Sur des troncs du vergne plus ou moins recourbés, on trouve assez souvent, sur le côté des courbures, des peuplements à *Hymnum cupressiforme*. A la base des troncs les coussins de *Rhytidiadelphus triquetrus* et d'*Eurhynchium striatum* sont fréquents par endroits. Sur les bouleaux le *Ptilidium pulcherrimum* est commun. L'espèce la plus importante sur la surface des buttes est incontestablement le *Mnium hornum*.

Les associations micro- et nanophanérophytes manquent complètement dans le bois marécageux à vergne.

En concordance parfaite avec la structure de l'habitat (cf. p. 63—65), deux associations hémicryptophytes-cryptophytes de composition floristique très différente forment le sous-bois de cette forêt. Sur les buttes à humus acide et peu décomposé, sont cantonnés l'association à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*, de même que le facies de cette association à *Rubus saxatilis*. Assez souvent une seule butte représente l'association nommée dans un état fragmentaire. Une sommation des buttes permet pourtant d'obtenir des surfaces suffisantes (à 20 m²) pour une analyse complète. Voici les résultats de ces analyses:

**Le facies à *Rubus saxatilis* de l'assoc. à (*Vaccinium myrtillus*
et) *Majanthemum bifolium*.**

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Majanth. bifolium</i> F.W. Schm.	2.1	1.1	1.1	3.5	2.5	1.1	3.5
<i>Rubus saxatilis</i> L.	2.1-2	2.2	2.1-3	+1	—	3.2-3	—
<i>Aspid.* dilatatum</i> Hoffm.	4.2-3	3.2	+2	3.2-3	—	—	—
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1.1	+1	+1	+1	2.1-2	+1	1.1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	1.1-2	2.2-3	+2	+1	2.5	+1	—
<i>Carex digitata</i> L.	1.1	+1	+1	1.1	—	—	+1
<i>Trientalis europaea</i> L. . . .	2.1	1.1-2	1.1	2.1	1.1	1.1	2.1-2
<i>Aspid.* euspinulosum</i> Asch.	+1	+1	+1-2	+2	1.2	+2	—
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	+1	+1	+1	—	—	—	—
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	+1	+1	—	—	—	—	—
<i>Paris quadrifolia</i> L.	—	+1	+1	+1	—	—	—
<i>Anemone nemorosa</i> L.	—	+1	+1	—	+1	—	—
<i>Athyrium fil. fem.</i> (L.) Roth	—	+2	—	+2	—	—	—
<i>Convallaria majalis</i> L.	—	—	+1	—	—	—	—
<i>Solidago virgaurea</i> L.	—	—	+1	+1	—	—	—
<i>Ramischia secunda</i> Garcke	—	—	+1	—	+2	—	—
<i>Moehring. trinervia</i> Clairv.	—	—	—	—	1 ex.	—	—
<i>Melampyrum pratense</i> L. . . .	—	—	—	—	—	+1	—
<i>Melampyrum silvaticum</i> L.	—	—	—	—	—	+2	+1
<i>Deschampsia flexuosa</i> Trin.	—	—	—	—	—	—	3.5
<i>(Sorbus aucuparia</i> L.)	+1	—	+1	+1	+1	+1	+1
<i>(Fraginus excelsior</i> L.)	1.1	1.1	+1	+1	—	—	—
<i>(Acer platanoides</i> L.)	+1	+1	+1	+1	—	—	—
<i>(Populus tremula</i> L.)	+1	+1	—	+1	—	—	+1
<i>(Picea excelsa</i> (Lam.) Link)	+1	+1	—	+1	—	—	—

Remarques: Les analyses 1 à 5 dans la partie nord-ouest du bois, les anal. 6 et 7 dans la partie nord-est. Anal. 1 et 2. Le sol est couvert surtout par l'association muscinale à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum*. Anal. 3: La strate muscinale manque complètement. Anal. 4: La strate muscinale très fragmentaire. Seule l'assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum* y est représentée. Anal. 5: La végétation n'est pas mûre. Outre les espèces données dans le tableau: *Orchis maculatus*, *Calamagrostis lanceolata*, *C. epigeios* (1.1). La strate muscinale très peu développée. On ne trouve sur le sol que *Rhytidiadelphus triquetrus*, sur les souches en décomposition: *Hylocomium proliferum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium Schreberi*, *Mnium hornum*, *Pohlia nutans*, *Lepidozia reptans*, *Georgia pellucida*. Anal. 6: Outre les espèces données dans le tableau: *Calamagrostis lanceolata*, *Fragaria vesca*, *Deschampsia caespitosa*, *Potentilla erecta*. Dans la strate muscinale, très pauvre: *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Eurhynchium striatum*. Anal. 7: L'état d'équilibre n'est pas encore établi (de même que dans l'analyse 6). Depuis l'exploitation à blanc, 30 années ont passé. Dans la strate muscinale il y a un peu de *Pleurozium Schreberi* et de *Hylocomium proliferum*.

Les analyses 5, 6 et 7 du tableau (p. 68) proviennent des bois jeunes où l'équilibre entre la végétation et l'habitat n'est pas encore établi. En conséquence, *Aspidium* dilatatum* — une espèce des forêts marécageuses mûres — manque dans ces relevés. On

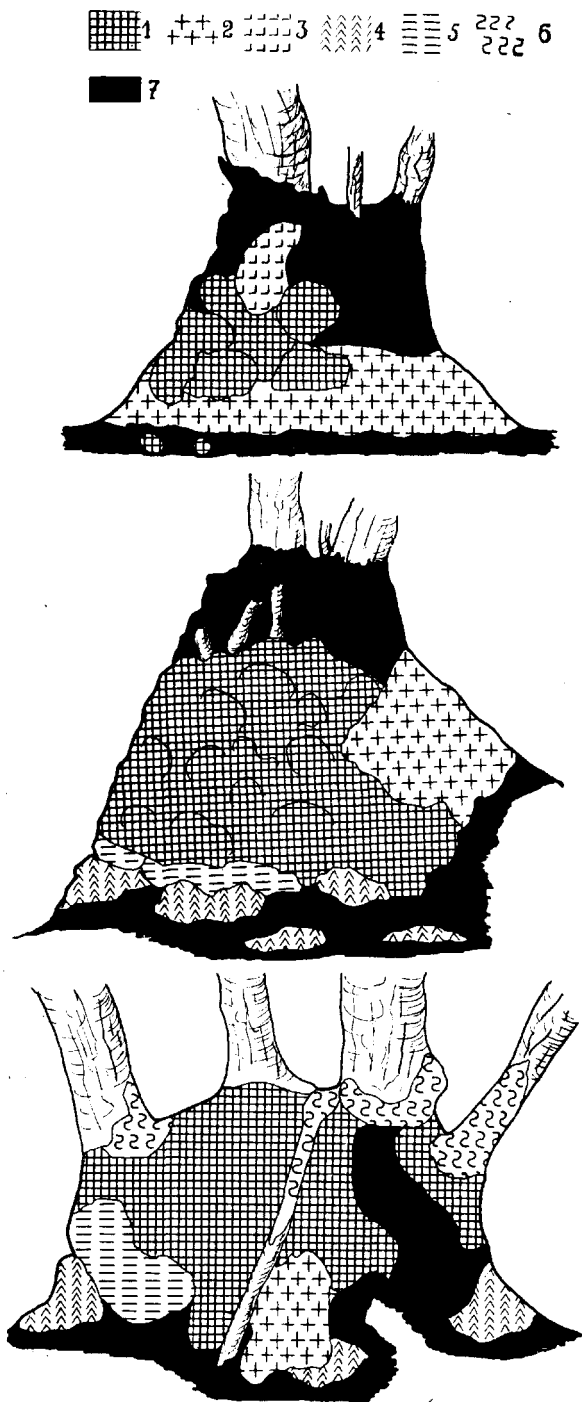


Fig. 13. La végétation des buttes de la forêt marécageuse à vergne. 1 — *Mnium hornum*. 2 — *Rhytidiadelphus triquetrus*. 3 — *Pleurozium Schreberi*. 4 — *Acrocladium cuspidatum*. 5 — *Plagiochila asplenioides*. 6 — *Hypnum cupressiforme*. 7 — tourbe nue sans mousses.

y trouve par contre beaucoup de *Deschampsia flexuosa* à vitalité complète. Dans le facies à *Rubus saxatilis* il y a beaucoup d'espèces à humus acide. Des espèces plus ou moins exigeantes, comme *Oxalis acetosella*, *Anemone ranunculoides*, etc., s'associent à celles-ci.

En concordance avec les propriétés du sol, les associations muscinales des buttes sont assez pauvres en espèces. L'association la plus importante est celle à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum*. Les analyses exécutées dans la partie nord-ouest du bois (aires-échantillons de 4 m²) nous ont donné le résultat suivant :

	1	2	3
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	4.5	4.5	5.5
<i>Hylocomium proliferum</i> Lindb.	3.1-2	2.2	1.1-2

Le stade à *Mnium hornum* est d'une importance très grande sur les buttes. Voici la composition floristique de ce stade :

	1	2
<i>Mnium hornum</i> L.	5.5	5.5
<i>Plagiochila asplenioides</i> Dum.	1.1-2	+1
<i>Climacium dendroides</i> Web. et Mohr	+1-2	—
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> Warnst.	—	+2
<i>Aulacomnium androgynum</i> Schwaegr.	—	+2

Ce stade se trouve à un niveau où l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum* est d'une vitalité excellente. Le *Mnium hornum* s'étend sur les buttes surtout pendant le renouvellement de la végétation. Peu à peu ce terrain est conquis par l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum*, sauf sur les côtés abrupts des buttes, où le *Mnium hornum* se maintient longtemps. Dans la partie basale des buttes on peut souvent distinguer un horizon assez marqué où domine la *Plagiochila asplenioides*. Encore plus bas se trouve l'association hygro- et hydrophile à *Acrocladium cuspidatum*. Celle-ci appartient cependant déjà à la végétation des dépressions humides.

L'association ombrophile de la strate herbacée de ces dépressions est l'assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara* et le facies de cette association à *Aspidium thelypteris*.

Comme le montre clairement le tableau p. 71, l'association à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara* est assez pauvre en espèces. L'habitat de cette association étant tout à fait particulier (la tourbe des bois marécageux pH = 6.4; les inondations

Assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*.

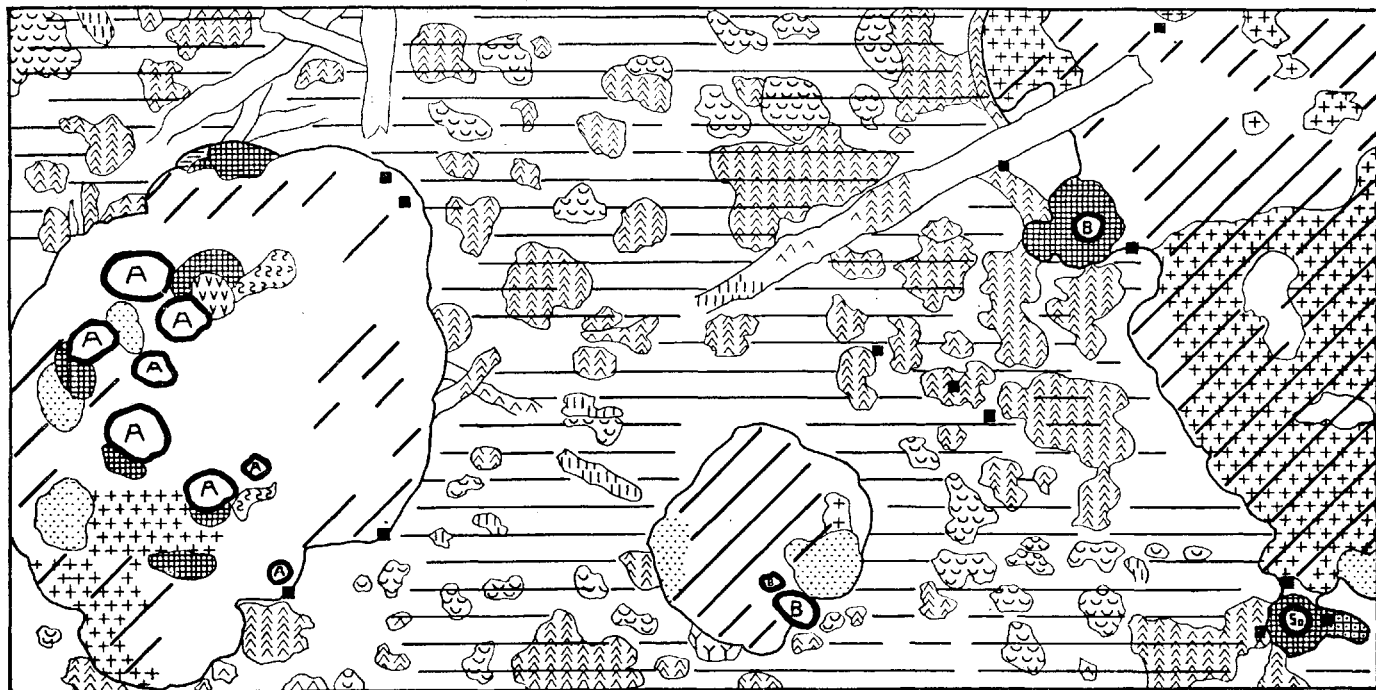
<i>Galium palustre</i> L.					
f. <i>elongatum</i> (Presl.) Beck.	5.5	4.5	4.5	2.3	3.2—3
<i>Solanum dulcamara</i> L.	+1	+1	1.1	+1	+1
<i>Aspidium thelypteris</i> (L.) Sw.	—	—	3.1—5	4.5	5.5
<i>Ranunculus repens</i> L.	+1	1.1	+1	+1	+1
<i>Mentha arvensis</i> L.					
var. <i>cuneifolia</i> L. et C. ¹⁾	2.2—3	2.2—3	2.1—3	3.1—3	—
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	2.1—2	2.1—3	2.1—3	2.1—2	—
<i>Caltha palustris</i> L.	1 ex.	+1	+1	—	—
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	—	—	2.1—3	1.2	—
<i>Iris pseudacorus</i> L.	—	—	+2	+1	—
<i>Lycopus europaeus</i> L.	+1	—	—	—	—
(<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.) (+1)	—	—	—	—	—

Remarques: Toutes ces analyses proviennent de la partie nord-ouest du bois, la distance entre les aires échantillons étant de 50 à 100 m. La futaie de 30 m de hauteur est bien développée et se compose surtout de la vergne.

pendant les périodes pluvieuses et l'eau persistant quelquefois pendant des années; le dessèchement complet de la surface du sol pendant les étés favorables; l'ombre souvent profonde), la sélection y est très rigoureuse. Il y a sur l'île peu d'espèces de plus pouvant vivre dans cet habitat (*Alisma plantago aquatica*, *Stachys palustris*). Les plantes aquatiques ne peuvent pas y exister longtemps, parce qu'elles y sont tuées inévitablement dans les périodes sèches de juin, juillet et août, où le sol devient ferme et se dessèche souvent de telle sorte que même en marchant on n'aperçoit aucune trace d'humidité. La plupart des espèces de cette association forment souvent des taches presque pures plus ou moins étendues (surtout *Galium palustre*, *Mentha aquatica*, *Aspidium thelypteris*). Assez souvent on y voit, parmi les taches d'espèces de l'association à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*, la surface nue noirâtre de la tourbe sans végétation.

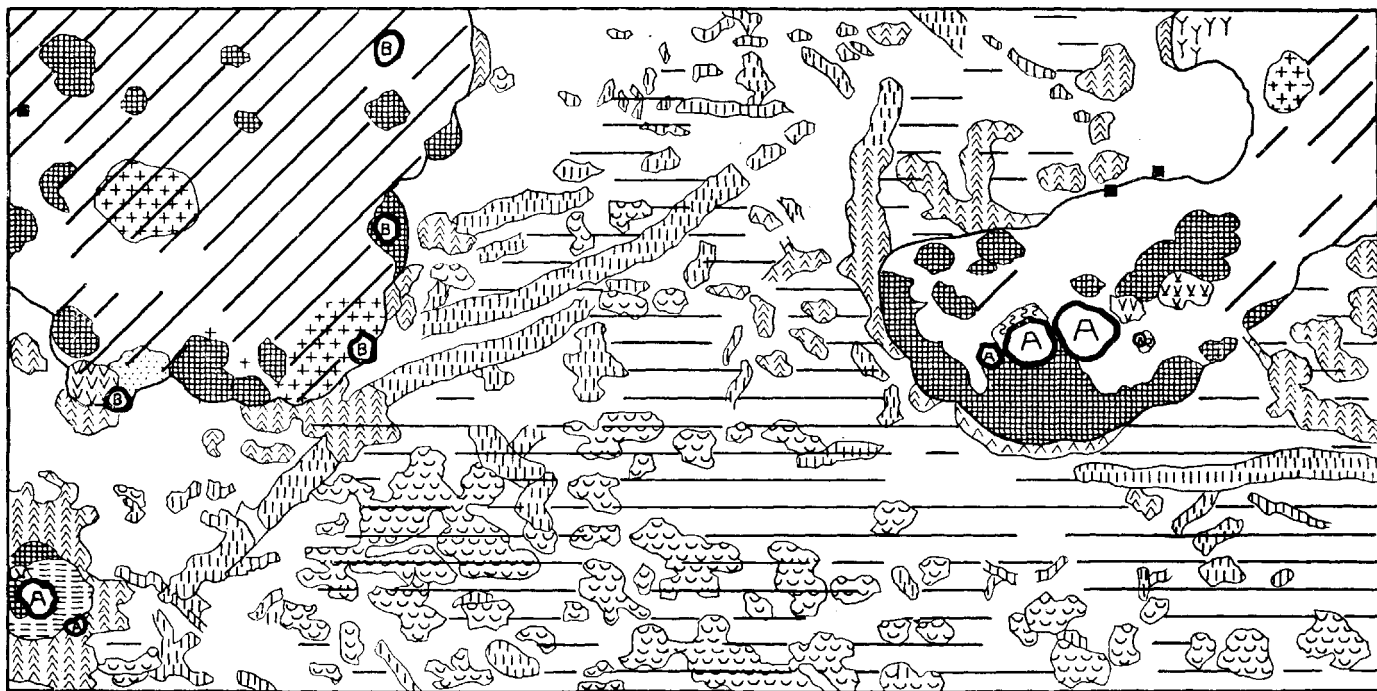
Trois associations muscinales existent dans les dépressions des bois marécageux à vergne, savoir: l'assoc. à *Acrocladium cuspidatum*, l'assoc. à *Amblystegium riparium* et l'assoc. à *Drepanocladus aduncus*. Ces associations y sont nommées dans l'ordre de l'hygrophilie croissante. Toutes les trois sont des associations à une espèce. Elles se maintiennent sur leurs habitats sans changement, car sur l'île d'Abruka il n'existe pas d'espèces pouvant les en chasser. Dans l'association à *Acrocladium cuspidatum*

¹⁾ Det. M. A. Topitz.



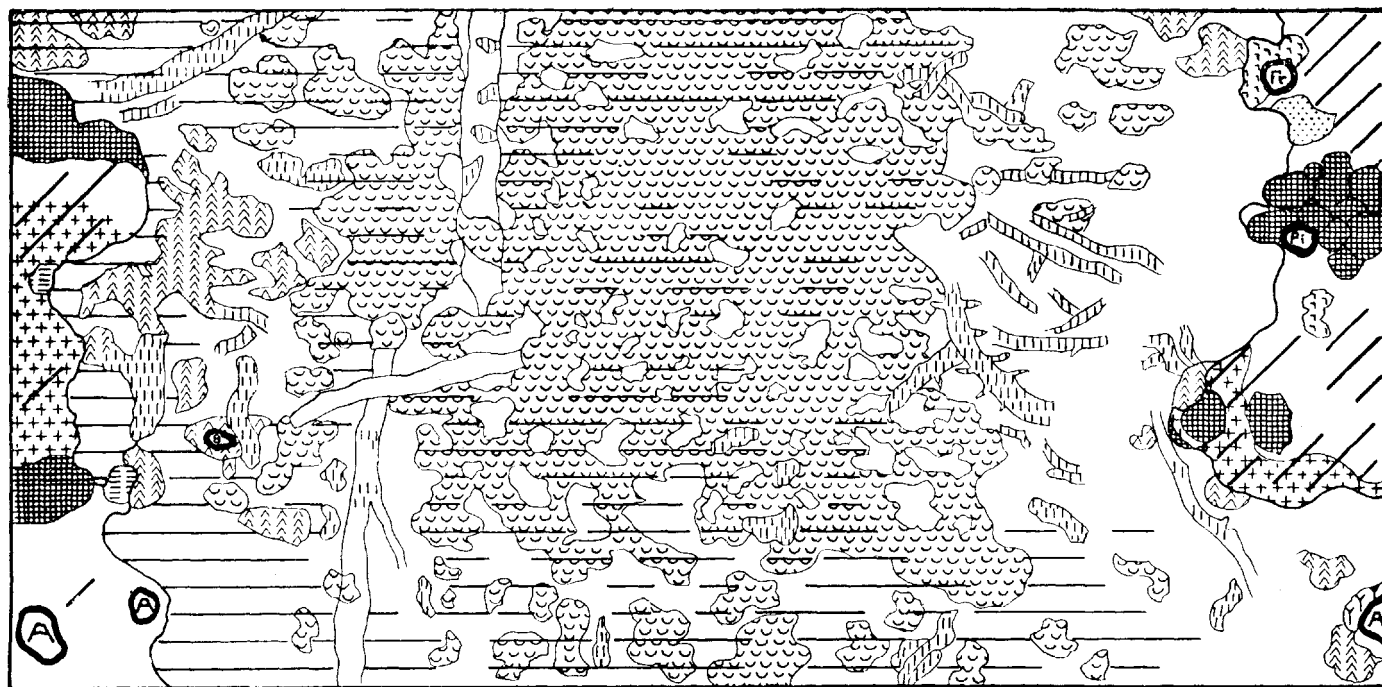
A 1
 B 2
 5b 3
 ■ 4
 — 5
 // 6
 ≋≋≋ 7
 +++ 8
 ||||| 9
 ~~~ 10   
 . . . 11   
 [ ] 12   
 [ ] 13   
 ~~~ 14   
 yyy 15
 vvv 16
 ||| 17

Fig. 14. 50 m² dans la forêt marécageuse à vergne. 1 — *Alnus glutinosa*. 2 — *Betula pubescens*. 3 — *Sorbus aucuparia*. 4 — *Fraxinus excelsior*. 5 — facies à *Aspidium thelypteris* de l'assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*. 6 — assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*. 7 — assoc. à *Acrocladium cuspidatum*. 8 — assoc. à *Rhynchospora triquetrus*. 9 — *Amblystegium riparium*. 10 — *Drepanocladus aduncus*. 11 — *Eurhynchium striatum*. 12 — *Mnium hornum*. 13 — *Mnium punctatum*. 14 — *Hypnum cupressiforme*. 15 — *Climacium dendroides*. 16 — *Dicranum scoparium*. 17 — *Plagiochila asplenioides*.



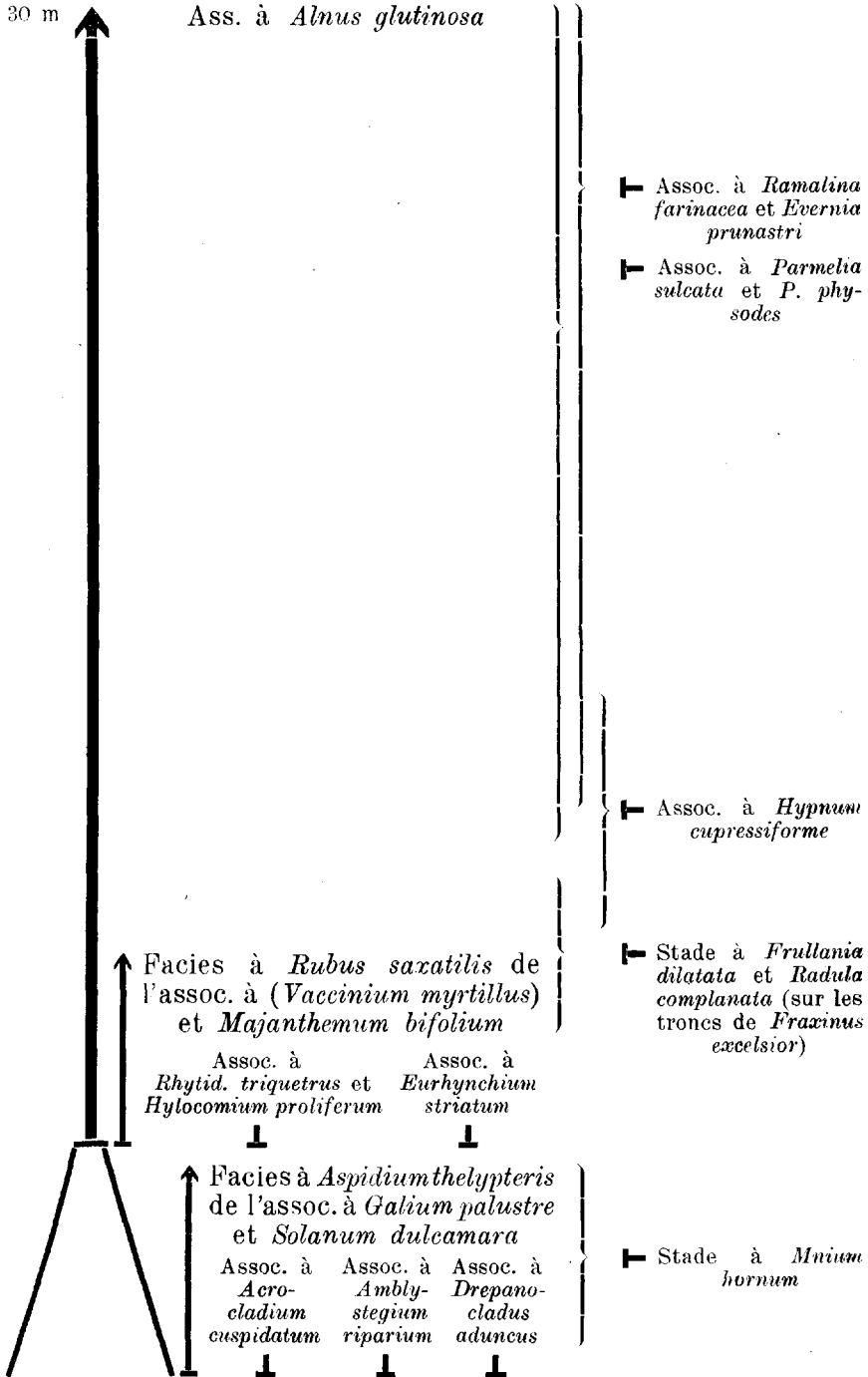
(A) 1 (B) 2 ■ 3 — 4 / / 5 ▣ 6 ||||| 7 ~ 8 ^ ^ ^ 9 + + + 10 . . . 11 ||| 12 v v v 13 v v v 14 y y y 15 z z z 16

Fig. 15. 50 m² dans la forêt marécageuse à vergne. 1 — *Alnus glutinosa*. 2 — *Betula pubescens* morte. 3 — *Fraxinus excelsior*. 4 — facies à *Aspidium thelypteris* de l'assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*. 5 — assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*. 6 — stade à *Mnium hornum*. 7 — assoc. à *Amblystegium riparium*. 8 — assoc. à *Drepanocladus aduncus*. 9 — assoc. à *Acrocladium cuspidatum*. 10 — assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*. 11 — *Eurhynchium striatum*. 12 — *Plagiochila asplenoides*. 13 — *Dicranum scoparium*. 14 — *D. majus*. 15 — *Climacium dendroides*. 16 — *Hypnum cupressiforme*.



A 1 B 2 Pi 3 Fr 4 — 5 / / 6 ☞ 7 ||||| 8 +++ 9 ^^^ 10 ■■■ 11 ●●● 12 ≡≡≡ 13 ~~~~ 14 YYY 15

Fig. 16. 50 m² dans la forêt marécageuse à vergne. 1 — *Alnus glutinosa*. 2 — *Betula pubescens*. 3 — *Picea excelsa*.
 4 — *Fraxinus excelsior*. 5 — facies à *Aspidium thelypteris*. 6 — assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*
 (fragm.). 7 — assoc. à *Drepanocladus aduncus*. 8 — assoc. à *Amblystegium riparium*. 9 — assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*.
 10 — assoc. à *Acrocladium cuspidatum*. 11 — stade à *Mnium hornum*. 12 — *Eurhynchium striatum*. 13 — *Plagiochila asple-
 nioides*. 14 — *Brachythecium rutabulum*. 15 — *Climacium dendroides*.



on trouve, dans quelques endroits de l'île d'Abruka, le *Calliergon cordifolium* — espèce caractéristique des forêts marécageuses d'Estonie. Comme espèces accidentelles, on trouve encore dans cette association les *Mnium hornum*, *Amblystegium riparium*, etc.

Les exigences de ces associations par rapport à l'habitat, de même que leur distribution dans l'ensemble des associations du bois marécageux à vergne, se voient bien sur les fig. 12, 14, 15 et 16. L'association à *Acrocladium cuspidatum* commence à un certain niveau, à la base des buttes. De là elle s'étend quelquefois d'une butte à l'autre (fig. 12 et 14). Dans les parties assez basses des dépressions, cette association est remplacée par l'assoc. à *Amblystegium riparium*. Souvent celle-ci se trouve surtout sur les troncs et les branches plongés dans le sol tourbeux (fig. 12 et 15). Puis vient l'association à *Drepanocladus aduncus* qui recouvre le fond des dépressions d'une couverture basse plus ou moins continue (fig. 16.).

La forêt marécageuse à vergne compte en Estonie parmi les ensembles les plus compliqués des associations forestières (cf. le schéma p. 75).

Après une exploitation à blanc, presque toutes les associations de la forêt marécageuse à vergne périssent dans peu de temps. Sans parler des associations épiphytes, les associations muscinales (sauf l'assoc. à *Acrocladium cuspidatum*), les associations de la strate herbacée (excepté parfois le facies à *Rubus saxatilis* qui se maintient en partie), sont tuées par la sécheresse et le jour. Dans la régénération de la strate herbacée de la végétation des dépressions, un stade à *Carex vesicaria* et *Carex riparia* joue un rôle important. Déjà dans les clairières relativement jeunes, on trouve ce stade bien développé. Les analyses nous ont fourni le résultat que voici :

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|-------|-------|-------|-------|-----|
| <i>Carex riparia</i> Curtius | 5.5 | 2.1—2 | 4.5 | 3.2—5 | — |
| <i>Carex vesicaria</i> L. | — | 4.5 | — | — | 5.5 |
| <i>Carex hirta</i> L. f. <i>major</i> Peterm. | 1.1—2 | — | — | — | — |
| <i>Calamagrostis lanceolata</i> Roth | 1.1—2 | — | — | 4.2—5 | — |
| <i>Equisetum palustre</i> L. | +1 | — | — | — | — |
| <i>Epilobium palustre</i> L. | — | — | 1 ex. | +1 | — |
| <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Max. | 1 ex. | — | +1 | — | — |
| <i>Cardamine pratensis</i> L. | — | — | +1 | — | — |
| <i>Carex Goodenowii</i> Gay | — | — | — | +2 | — |

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|--|----|-------|-----|------|-------|
| <i>Galium palustre</i> L. | +1 | 1.1—2 | 2.2 | +2 | +2 |
| <i>Solanum dulcamara</i> L. | +1 | 1 ex. | +1 | — | — |
| <i>Aspidium thelypteris</i> (L.) Sw. | — | — | — | 3.5 | — |
| <i>Ranunculus repens</i> L. | — | 1.1 | +1 | — | — |
| <i>Mentha aquatica</i> L. | — | — | +1 | — | — |
| <i>Scutellaria galericulata</i> L. | — | +1 | +1 | — | — |
| <i>Caltha palustris</i> L. | — | +1 | — | +1 | — |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> L. | +1 | +1 | +1 | +1—2 | 3.1—3 |
| <i>Iris pseudacorus</i> L. | — | — | — | +1—2 | +2 |
| <i>Lycopus europaeus</i> L. | — | — | — | — | 1 ex. |

Remarques: Les aires-échantillons dans les analyses 1 à 3 de 20 m², dans les anal. 4 et 5 de 100 m². Les analyses 1, 2 et 3 sont exécutées dans la partie sud-est du bois. Dans la strate arborescente le stade à *Betula pubescens* [*Betula pubescens* (5.5), *Alnus glutinosa* (+1), *Picea excelsa* (+1)]. La strate muscinale manque presque tout à fait. On y trouve, outre *Acrocladium cuspidatum*, le *Drepanocladus aduncus*. L'anal. 4 représente une surface déboisée en 1922 et analysée en 1931. La strate arborescente manque encore. La strate arbustive (de 3 à 4 m) est formée par le stade à *Betula pubescens* [*Betula pubescens* (2.2—1), *Alnus glutinosa* (1.2), *Fraxinus excelsior* (+1)]. La régénération se fait surtout au moyen des rejetons. Dans la strate muscinale, l'assoc. à *Acrocladium cuspidatum* est importante. Il n'y a pas d'autres espèces muscinales. Anal. 5. De la partie sud-est, où les arbres ont été coupés 18 années auparavant (1913). Composition de la strate arborescente: *Alnus glutinosa* 3.2—3; *Betula pubescens* 2.2—3; *Fraxinus excelsior* +1; *Picea excelsa* +1.

De ces analyses il résulte que la régénération de l'association hémicryptophyte-cryptophyte de la forêt marécageuse à vergne se produit assez rapidement. Déjà après 10 à 12 années, toutes les espèces de l'association à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara* sont là, bien que leur degré de recouvrement soit faible, à cause du développement exubérant des espèces héliophiles (*Carex vesicaria*, *C. riparia*, etc.). Ça et là on trouve aussi *Calamagrostis lanceolata*, de même que *Carex hirta* L. f. *major* Peterm. qui forme par endroits des peuplements de grandeur variable. D'autres espèces étrangères à l'association y sont relativement peu nombreuses. Déjà dans le stade de régénération décrit, les *Carex* sont en partie à vitalité réduite (ils restent toujours en état végétatif¹⁾). Il faut pourtant de longues années pour chasser complètement du sous-bois des forêts marécageuses ces espèces à reproduction très vivace au moyen des stolons.

¹⁾ *Carex hirta* L. f. *major* Peterm. ne se trouve qu'à l'état végétatif dans les forêts marécageuses d'Abruka.

Résumé. Sur l'utilité de la méthode des associations unistrates pour les analyses phytosociologiques.

Mieux qu'une longue description, le schéma suivant (fig. 17) nous permet de donner une idée générale de la structure des forêts de l'île d'Abruka. Dans ce schéma on voit le caractère général de la futaie, la structure du sol, le pH de la couche superficielle, ainsi que les associations végétales qu'on y rencontre. La dépendance de la végétation de l'habitat y est bien claire. Chaque association (ou facies d'association) mésophanérophyte a un profil pédologique à part. La situation du niveau aquifère dans les habitats de ces associations n'est pas moins différente. Ce niveau est le plus élevé dans l'assoc. à *Alnus glutinosa* et de plus en plus profond dans les associations suivantes: facies à *Betula pubescens* de l'assoc. à *Alnus glutinosa*, ass. à *Picea excelsa*, facies à *Picea excelsa* de l'assoc. à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*, et assoc. à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*.

L'association microphanérophyte à *Corylus avellana* ne se trouve sous la haute futaie que dans un état fragmentaire (cf. p. 13). Cette association exige un sol plus ou moins riche en calcaire et un niveau aquifère suffisamment profond. Pour cette association, le pH des couches superficielles du sol est d'importance moindre, du moins dans certaines limites. Nous trouvons des fragments de cette association sous l'abri de l'association à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*, du facies à *Picea excelsa* et parfois dans le facies à *Betula pubescens* de l'assoc. à *Alnus glutinosa*. Le même phénomène se manifeste dans l'assoc. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum*. Au contraire, le facies à *Aegopodium podagraria* de l'assoc. à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) se trouve seulement là où le sous-sol graveleux riche en calcaire est couvert d'une couche d'humus subneutre, tandis que là où l'humus devient acide (pH = 4—5), le facies à *Aegopodium podagraria* est remplacé par le facies à *Asperula odorata*. Aux endroits où le pH s'abaisse encore et où le niveau aquifère est assez bas, s'installent soit l'association à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium*, soit le facies de cette association à *Rubus saxatilis*. On trouve l'association nommée tant sous l'association à *Picea excelsa* que sur les buttes de l'assoc. à *Alnus glutinosa*. Très différentes de ces associations sont les associations hygrophiles du bois: le facies à *Carex silvatica* de l'assoc. à [*Carex loliacea*

(*tenella*) et] *Crepis paludosa*, assoc. à *Carex remota*, ass. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*. Ces associations diffèrent entre elles dans le degré de l'hygrophilie. Elles sont ici nommées dans l'ordre de l'hygrophilie croissante.

L'amplitude des associations muscinales à *Eurhynchium striatum* et à *Rhytidiadelphus triquetrus* qui s'attachent à la surface du sol (surtout l'assoc. à *Rhytidiadelphus*) ou à la base des troncs etc., est assez large. Tandis que la première association est répandue dans les forêts à humus subneutre, la seconde se trouve cantonnée surtout sur le sol à réaction intermédiaire (le pH entre 4 et 5). Sur l'humus acide on trouve l'association à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Hylocomium proliferum*. Des associations muscinales particulières (assoc. à *Acrocladium cuspidatum*, assoc. à *Amblystegium riparium* et assoc. à *Drepanocladus aduncus*) couvrent le sol des bois marécageux (cf. p. 71).

Il en résulte que l'amplitude des associations unistrates racinant dans le sol ou au ras du sol, varie dans de vastes limites. Il en existe dont les limites sont très étroites [p. ex. le facies à *Aegopodium podagraria* de l'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*)], il y en a d'autres à amplitude très large (p. ex. l'assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*).

Le même comportement se manifeste chez les associations épiphytes. Il suffit peut-être de nommer p. ex. l'association à *Parmelia sulcata* et *P. physodes* (amplitude très large) et l'assoc. à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum* (amplitude restreinte).

Dans une étude récente¹⁾, l'auteur a résumé à peu près dans les termes suivants les bases de la méthode des associations unistrates:

„On pourrait se demander, si le procédé qui consiste à traiter une végétation multistrate comme unité élémentaire de la végétation — association — est suffisamment fondé. Chaque strate ayant un habitat à part, très différent des habitats des autres strates, ne serait-il pas plus naturel de discerner chaque strate comme une association spéciale? Dans ce cas, p. ex. le bois où la strate arbustive est formée par *Corylus avellana*, la strate herbacée par *Hepatica triloba*, *Pulmonaria officinalis*, etc.,

1) Lippmaa, T., Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni (avec un résumé allemand). Acta Inst. et Horti Botan. Univers. Tartuensis, vol. III, fasc. 4, Tartu 1933.

devrait être considéré comme un complexe des *associations unistrates* suivantes:

1. Assoc. à *Ulmus*, *Acer* et *Tilia*. Elle ne comprend que les arbres formant la futaie.

2. Assoc. à *Corylus avellana*. Cette association est formée surtout par l'espèce dominante et se trouve dans le bois en état fragmentaire.

3. Assoc. à *Ribes alpinum* et *Lonicera xylosteum*.

4. Assoc. à *Hepatica triloba* et *Pulmonaria officinalis*.

5. Assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Plagiochila asplenoides*¹⁾.

Outre les associations nommées, il y existe plusieurs associations épiphytes composées de lichens et de mousses“.

La méthode des associations unistrates a été appliquée pour la première fois dans l'étude présente. Peut-être n'est-il pas inutile pour cette raison de souligner ici les avantages de la dite méthode comme l'auteur les voit.

1^o. En appliquant la méthode des associations unistrates, l'investigateur accorde inévitablement beaucoup plus d'attention à la strate arborescente, arbustive et muscinale qu'on ne le fait dans le cas où la base pour la distinction des associations forestières est donnée par la végétation de la strate herbacée, et où toutes les autres strates se trouvent dans les aires-échantillons autant qu'elles y „tombent“. Cette *objectivité envers toutes les strates* de la végétation est d'importance fondamentale.

2^o. La méthode des associations unistrates permet de choisir pour chaque association unistrate une aire-échantillon convenable. Pour la strate arborescente des bois de l'île d'Abruka, cette aire a la grandeur de 400 m², pour les associations de la strate herbacée de ces forêts de 20 m², et pour les associations des lichens et des mousses d' 1 à 4 m². En appliquant une aire-échantillon moyenne, p. ex. 100 m², il ne se présente en général aucun inconvénient dans l'analyse de la strate herbacée. Il en est autrement de la strate arborescente. Celle-ci n'est représentée, sur des aires-échantillons de cette grandeur, qu'à l'état

1) En vérité, trois associations: assoc. à *Rhytidiadelphus triquetrus*, assoc. à *Eurhynchium striatum* et assoc. à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenoides*.

fragmentaire. Cette grandeur des échantillons (100 m²) est tout à fait inapte pour les études de la strate muscinale. On n'en obtient que des mélanges accidentels des mousses habitant le bois.

3°. Les „strates indépendantes“ [overlapping layers], qui présentent une difficulté considérable pour la méthode ordinaire, ne causent aucune difficulté, cela va sans dire, à la méthode des associations unistrates. Les „strates inexorablement solidaires“ semblent être très rares et méritent d'être examinées de plus près. En admettant qu'elles existent en réalité, la méthode en question n'en souffrirait pas.

4°. Les associations unistrates sont incomparablement plus homogènes par rapport aux formes biologiques qui y règnent que les associations multistrates. C'est un avantage considérable, permettant une classification écologique des associations, ayans pour base 1) la forme biologique prédominante des espèces de l'association et 2) les conditions écologiques de l'habitat. Une classification préliminaire de ce caractère est donnée par l'auteur pour les associations de la végétation d'Estonie¹⁾.

5°. L'habitat des associations unistrates est mieux délimité que celui des associations multistrates, ce qui permet une analyse plus exacte des conditions pédologiques, climatiques, etc.

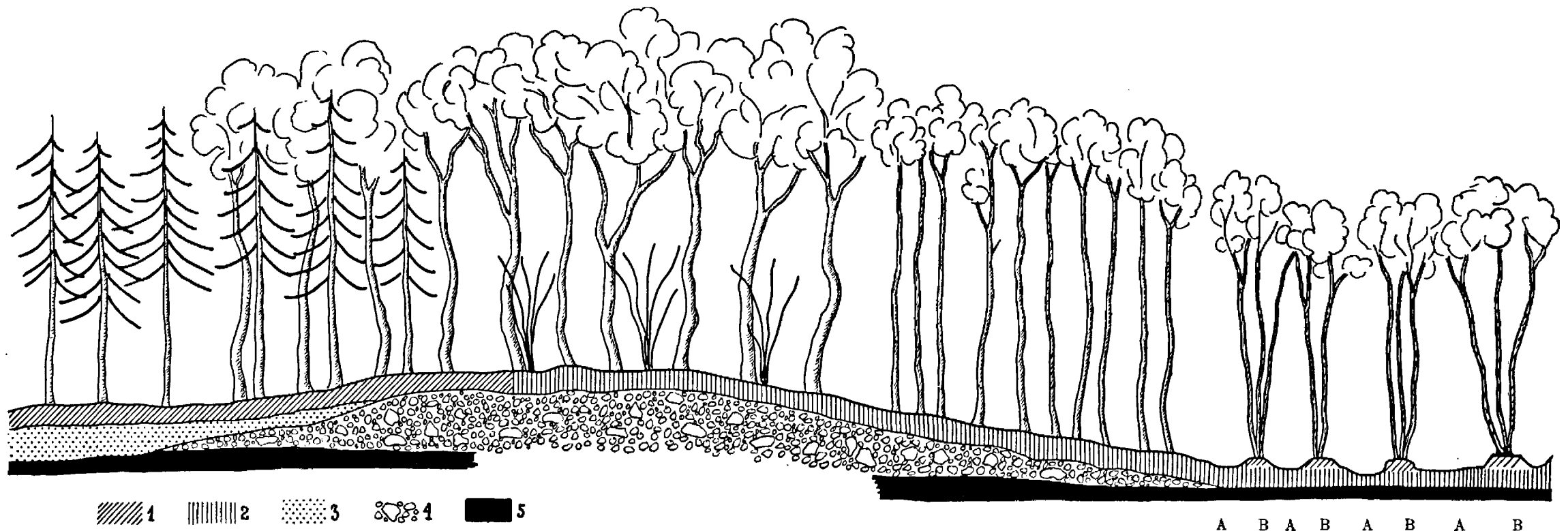
La question de la fidélité des espèces a joué un rôle important dans la littérature phytosociologique moderne. Dans une étude récente de l'auteur [Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes)] cette question fut discutée. L'accident jouant un rôle assez important dans la distribution des espèces, même dans leur *area geographica*, et les aires des espèces différant beaucoup, il est nécessaire de toujours ajouter à la dénomination „espèces caractéristiques“ — le mot limitant: „locales“.

Le rôle important joué par l'accident dans la composition floristique des associations se constate parfaitement dans la végétation en question, grâce à sa situation insulaire. Citons quelques exemples.

1) Lippmaa, T., op. c. p. 109—125.

L'association à *Hepatica triloba* (et *Pulmonaria officinalis*) sur l'île d'Abruka est parfaitement représentée par deux facies: le facies à *Asperula odorata* et le facies à *Aegopodium podagraria*. Les *Pulmonaria officinalis*, *Asarum europaeum* et *Lamium galeobdolon*, espèces qui dans l'Estonie continentale sont très ordinaires dans cette association, y manquent néanmoins. Il est évident qu'on ne peut créer des associations nouvelles chaque fois que l'une ou l'autre espèce, d'ordinaire présente, manque dans „l'ensemble spécifique“ d'une association quelconque. Car, procédant ainsi, on augmenterait inutilement le nombre des associations et on ne tiendrait pas compte du fait déjà bien établi que dans la composition floristique d'une parcelle d'une association quelconque l'accident joue inévitablement un rôle très important, même dans une végétation en équilibre avec les facteurs de l'habitat et non influencée par l'action de l'homme. Pourtant, vu que l'emploi d'un nom d'une espèce localement absente dans la dénomination d'une association pourrait causer des confusions, il serait peut-être utile de placer ces espèces entre parenthèses, comme dans l'ouvrage présent. Sur l'île d'Abruka, ce procédé s'est montré nécessaire encore dans les cas suivants: l'assoc. à (*Vaccinium myrtillus* et) *Majanthemum bifolium* (p. 50) et l'assoc. à [*Carex loliacea* (*tenella*) et] *Crepis paludosa* (p. 55), les *Carex loliacea* et *C. tenella* manquant complètement sur l'île d'Abruka et *Vaccinium myrtillus* n'y ayant aucune importance, bien qu'on y trouve la myrtille en peuplements insignifiants, dans deux localités.

Ce même fait s'observe également chez les associations à mousses et lichens. Dans l'association à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* de l'Estonie continentale, une espèce très commune est *Neckera pennata*. Or, cette espèce manque complètement sur l'île d'Abruka (mais pas ailleurs dans l'Estonie insulaire); elle est remplacée ici par *Neckera complanata*. Dans l'association à *Ramalina farinacea* et *Evernia prunastri* du bois d'Abruka, l'auteur n'a pas trouvé *Ramalina fraxinea*, bien que cette espèce soit très commune en Estonie. Soulignons enfin la pauvreté du bois d'Abruka en *Polytrichum* et surtout en espèces de *Sphagnum*. Du genre *Polytrichum* on a constaté cependant *P. juniperinum*, *P. gracile*, *P. attenuatum* et *P. strictum*.



A. Associations racinantes dans le sol ou s'attachant au ras du sol:

| | | | | |
|--|--|---|--|---|
| Ass. à <i>Picea excelsa</i> | Fac. à <i>Picea excelsa</i> de l'ass. à <i>Ulmus, Acer et Tilia</i> | Ass. à <i>Ulmus, Acer et Tilia</i> | Fac. à <i>Betula pubescens</i> de l'ass. à <i>Alnus glutinosa</i> | Ass. à <i>Alnus glutinosa</i> |
| | Ass. à <i>Corylus avellana</i> (fr.)
Ass. à <i>Ribes alpinum</i> et <i>Lonicera xylosteum</i> (fr.) | Ass. à <i>Corylus avellana</i> (fr.)
Ass. à <i>Ribes alpinum</i> et <i>Lonicera xylosteum</i> (fr.) | Stade à <i>Fraxinus excelsior</i> | A B |
| Ass. à (<i>Vaccinium myrtillus</i> et) <i>Majanthemum bifolium</i> | Fac. à <i>Asperula odorata</i> de l'ass. à <i>Hepatica triloba</i> (et <i>Pulmonaria officinalis</i>) | Fac. à <i>Aegopodium podagraria</i> de l'assoc. à <i>Hepatica triloba</i> (et <i>Pulmonaria officinalis</i>) | Ass. à [<i>Carex loliacea</i> (<i>tenella</i>) et] <i>Crepis paludosa</i>
Ass. à <i>Carex remota</i> | Ass. à <i>Galium palustre</i> et <i>Solanum dulcamara</i>
Fac. à <i>Aspidium thelypteris</i> |
| Ass. à <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> et <i>Hylocomium proliferum</i> | Ass. à <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>
Ass. à <i>Eurhynchium striatum</i> | Ass. à <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>
Ass. à <i>Eurhynchium striatum</i> | Ass. à <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>
Ass. à <i>Eurhynchium striatum</i>
Ass. à <i>Mnium undulatum</i> et <i>Plagiochila asplenioides</i> | Ass. à (<i>Vaccinium myrtillus</i> et) <i>Majanthemum bifolium</i>

Ass. à <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> et <i>Hylocomium proliferum</i>
Stade à <i>Mnium hornum</i>
Stade à <i>Plagiochila asplenioides</i> |
| | | | | Ass. à <i>Acrocladium cuspidatum</i>
Ass. à <i>Amblystegium riparium</i>
Ass. à <i>Drepanocladus aduncus</i> |

B. Associations épiphytes:

| | | | | |
|--|---|---|--|---|
| Ass. à <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> | Fac. à <i>Ramalina calicaris</i> de l'ass. à <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> | Fac. à <i>Ramalina calicaris</i> de l'ass. à <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> | Fac. à <i>Ramalina calicaris</i> de l'ass. à <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> | Ass. à <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> |
| Ass. à <i>Parmelia physodes</i> | Ass. à <i>Parmelia sulcata</i> et <i>P. physodes</i>
Ass. à <i>Neckera, Leucodon</i> et <i>Lobaria</i>
Assoc. à <i>Hypnum cupressiforme</i>
Stade à <i>Frullania</i> et <i>Radula</i>
Ass. à <i>Anomodon</i> et <i>Isothecium</i> | Ass. à <i>Parmelia sulcata</i> et <i>P. physodes</i>
Ass. à <i>Neckera, Leucodon</i> et <i>Lobaria</i>
Assoc. à <i>Hypnum cupressiforme</i>
Stade à <i>Frullania</i> et <i>Radula</i>
Ass. à <i>Anomodon</i> et <i>Isothecium</i> | Ass. à <i>Parmelia sulcata</i> et <i>P. physodes</i>
Ass. à <i>Neckera, Leucodon</i> et <i>Lobaria</i>
Assoc. à <i>Hypnum cupressiforme</i>
Stade à <i>Frullania</i> et <i>Radula</i> | Ass. à <i>Parmelia sulcata</i> et <i>P. physodes</i>

Assoc. à <i>Hypnum cupressiforme</i>
Stade à <i>Frullania</i> et <i>Radula</i> |

Fig 17. 1 -- humus acide [pH = 3,4 - 4 ou 4-5 (sous le facies à *Picea excelsa* de l'assoc. à *Ulmus, Acer et Tilia*)], 2 -- humus subneutre (pH = 6,4), 3 -- sable, 4 -- couche graveleuse contenant des cailloux et pierres (Ca, Si), 5 -- couche argileuse.

PLANCHES.

Planche I.

La partie nord-ouest du bois d'Abruka vue des champs du garde forestier. Au premier plan, des ormes blancs à cimes bien développées. Dans le bois: érable plan, orme blanc, tilleul, etc. Les conifères manquent complètement dans ce bois. 14. VII 1934.





Planche II.

Un tronc d'*Ulmus montana* dans le bois d'Abruka couvert de l'assoc. à *Neckera*, *Leucodon* et *Lobaria* (à gauche — *Neckera complanata* et *Leucodon sciuroides*, à droite — *Lobaria pulmonaria*). 14. VII 1934.

Planche III.

La forêt marécageuse à vergne d'Abruka. Le sol est couvert par le facies à *Aspidium thelypteris* de l'assoc. à *Galium palustre* et *Solanum dulcamara*. Au premier plan *Iris pseudacorus*. 20. VIII 1931.





Planche IV.

La forêt marécageuse à vergne d'Abruka. Au premier plan une butte recouverte surtout de *Mnium hornum*. 14. VII 1934.

Bibliographie.

- Alechin, W. W.: Die vegetationsanalytischen Methoden der Moskauer Steppenforscher. Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden v. Abderhalden, Abt. XI, T. 6, Berlin u. Wien 1932.
- Braun-Blanquet, J., Fuller, G. D. and Conard, H. S.: Plant Sociology, New York and London 1932.
- Braun-Blanquet, J. u. Jenny, H.: Vegetationsentwicklung u. Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. d. Schweiz. naturforsch. Ges. **63**, 2, 1926.
- Braun-Blanquet, J. et Pavillard, J.: Vocabulaire de sociologie végétale, 3-e éd., Montpellier 1928.
- Davis, T. A. W. and Richards, P. W.: The Vegetation of Moraballi Creek, British Guiana, an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I and II. Journ. of Ecology **21**, 2 (1933); **22**, 1 (1934).
- Domin, K.: The Beech Forests of Czechoslovakia. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.
- Du Rietz, E.: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handbuch der biol. Arbeitsmeth. v. Abderhalden, Abt. XI, T. 5, 1932.
- Eichwald, K., Frisch, K., Härms, M., Luha, A. ja Tamme-kann, A.: Koguteos „Eesti“ VI, Saaremaa. Eesti Kirjanduse Seltsi kirjastus. Tartu 1934.
- Gams, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich **63**, Zürich 1918.
- Girgensohn, G. K.: Naturgeschichte der Laub- und Lebermoose Liv-, Ehst- und Kurlands. Archiv f. Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands, 2. Ser., **2**, Dorpat 1860.
- Gröntved, J.: Die Flora der Insel Runö. Svensk Bot. Tidskr. **23** (1929).
- Häyrén, E.: Über d. Landvegetation und Flora d. Meeresfelsen von Tvärminne, Helsingfors. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **39**, 1914.
- Humbert, Henri: La destruction d'une flore insulaire par le feu, etc. Mémoires de l'Acad. Malgache, Tananarive 1927.
- Issler, E.: Die Buchenwälder der Hochvogesen. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.

- Klika, J.: Remarques sur quelques associations forestières en Tchécoslovaquie et en Pologne. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.
- Kujala, Viljo: Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. Acta Forestalia Fennica **34**, Helsinki 1929.
- Kupffer, K. R.: Grundzüge d. Pflanzengeographie des ostbaltischen Gebietes. Abhandl. d. Herder-Institut. zu Riga **1**, 6, Riga 1925.
- Lindquist, B.: The Beech Forests of Sweden. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.
- Linkola, K.: Zur Kenntnis der Waldtypen Estis. Acta Forestal. Fennica **34**, Helsinki 1929.
- Lippmaa, T.: Pflanzensoziologische Betrachtungen. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis **2**, fasc. 2/3; Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuur. Seltsi Aruand. **38**, 1—2, Tartu 1931.
- „ Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes) avec des remarques critiques sur quelques notions phytosociologiques. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis **3**, fasc. 3; Acta et Comment. Univers. Tartuensis (Dorpatensis) A **24**, 4, Tartu 1933.
- „ Taimetüingute uurimise meetodika ja Eesti taimetüingute klassifikatsiooni põhiõooni (Referat: Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands), Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis **3**, fasc. 4; Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuur. Seltsi Aruanded **40**, 1—2, Tartu 1933.
- „ Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands. Eesti Loodust. Arhiiv, II seer., **13**, 3, Tartu 1932; Acta Inst. et Horti Botan. Universit. Tartuensis **2**, 3—4.
- „ La méthode des associations unistrates et le système écologique des associations. Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuur. Seltsi Aruand. **41**, 3—4, Tartu 1934; Acta Inst. et Horti Bot. Universit. Tartuensis **4**, 1—2.
- „ Kahe huvitava taime leid Abruka saarel. Eesti Loodus **1**, 2, Tartu 1933.
- Malta, N. u. Strautmanis J.: Übersicht der Moosflora des Ostbaltischen Gebietes I. Acta Horti Bot. Univers. Latv. **1**, Riga 1926.
- Malta, N.: Übersicht der Moosflora des Ostbaltischen Gebietes II. Acta Horti Bot. Univers. Latv. **5**, 1—3, Riga 1930.
- Markgraf, Fr.: Der deutsche Buchenwald. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.
- Mikutowicz, J.: Bryotheca Baltica. Bog. 1—14. Riga 1908—1913.
- Ostenfeld, C. H.: The Danish Beechforest. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8**, Bern 1932.
- Pavillard, J.: v. Braun-Blanquet, J. et Pavillard, J.
- Räsänen, V.: Die Flechten Estlands. Annal. Acad. Scientiar. Fennicae, Ser. A, **34**, 4, Helsinki 1931.
- Regel, C.: Assoziationen und Assoziationskomplexe der Kola-Lappmark. Engler's Botanische Jahrbücher **58**, Leipzig 1923.
- Richards, P. W.: v. Davis, T. A. W. and Richards, P. W.

- Rübel, E.: Die Buchenwälder Europas. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 8, Bern 1932.
- Schmidt, F.: Flora d. silur. Bodens v. Ehstland, Nord-Livland u. Ösel. Arch. f. Nat. Ehstl., Livl. u. Kurl. 1, Dorpat 1854.
- Skottsberg, C. und Vestergren, T.: Zur Kenntn. d. Veget. d. Insel Ösel. Bihang till K. Svensk. Vet. Akad. Handlingar 27, Afd. III, 7, Stockholm 1901.
- Tansley, A. G.: Practical Plant Ecology, London 1923.
- Tansley, A. G.: v. Watt, A. S. and Tansley, A. G.
- Watt, A. S. and Tansley, A. G.: British Beech Woods. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 8, Bern 1932.
- Wiśniewski, T.: Les associations des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en partic. celles de la forêt vierge de Białowieża. Bull. de l'Acad. Pol. des Sc. et d. Lettres., Cl. d. Sc. Mathém. et Nat., Série B: Sciences Nat., 1, 1929, Cracovie 1930.
-

Kokkuvõte.

Ühes äsja ilmunud töös¹⁾ esitas autor seisukohti taimeühingute uurimise alalt, mis tunduvalt erinevad praegu valitsevaist ja mida kokkuvõtlikult võib sõnastada järgmiselt:

Taimeühingud on üherindelised stabiliseerunud vegetatsiooni põhiühikud. Kus stabiliseerunud taimekattes on mitu rinnet, on tegemist ühingute-kompleksiga. Sellest seisukohast vaadelduna on metsavegetatsioon mitte ainult keeruline kompleks horisontaalses tasapinnas, kus, olenedes maapinna niiskusemäärast, mullastiku iseärasusist jne., kõrvuti esinevad mitmesugused ühingud ja nende fragmendid, vaid ka vertikaalses suunas, kus teatavad ühingud esinevad n. ö. ülekti. Need ülekti asetsevad ühingud erinevad omayahel neis valitsevate eluvormide seisukohalt õige tunduvalt. Kõige kõrgemale ulatuvad mesofanerofüütide ühingud, neile järgnevad mikro-, siis nanofanerofüütide ühingud, edasi kamefüütide ühingud, hemikrüptofüütide ja krüptofüütide ühingud ning lõpuks sammalde ja põõsassamblikkude ühingud, peale nende veel kooriksamblikkude, maksja lehtsammalde ja põõsassamblikkude ühingud puukoorel. Iga seesugust üherindelist ühingut tuleb vegetatsiooni analüüsil käsitleda eri ühikuna, uurides teda pindadel, mis ta miinimareaalist pole vähemad. Metsas kõiguvad selleks tarvilikud pindalad (näit. teatavates Eesti lehtmetsades) 1 ja 400 m² vahel (1—4 m² sammalde ja samblikkude ühinguil, 20 m² hemikrüptofüütide ja krüptofüütide ühinguil, 400 m² mesofanerofüütide ühinguil).

Ka mõned teised autorid on väljendanud seisukohti, mis kõnelevad siin-esitatud meetodi kasuks [Gams (1918), Regel

1) Lippmaa, T., Taimeühingute uurimise meetodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni. Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuensis 3, 4, Tartu 1933.

(1923), Du Rietz (1932)], ent tegelikult figureerivad ka nende autorite töis ikka veel mitmerindelised ühingud vegetatsioonipõhiühikutena.

Lähtudes neist alustest oli huvitav rakendada üherindeliste ühingute meetodit täies ulatuses mõne mitmerindelise ühingute-kompleksi puhul, et selgitada ta paremusi võrreldes hariliku analüüsi viisiga, kus üheskoos analüüsitakse kõiki rindeid alates puurindest kuni sammalrindeni. Kuna juba autori töös „Taimeühingute uurimise meetodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni“ oli kasutatud ühingute-kompleksi näitena *Ulmus-Acer-Tilia* üh. + *Corylus avellana* üh. + *Ribes alpinum-Lonicera xylosteum*'i üh. + *Hepatica triloba-Pulmonaria officinalis*'e üh. + *Rhytidiadelphus triquetrus*'e ühingu kompleksi, siis oli loomulik selle huvitava kompleksi valik, seda enam, et meil siin tegemist on õieti kesk-euroopalise vegetatsiooniga, mida hiljuti analüüsisid mitmed Lääne-Euroopa autorid (Rübel, Markgraf, Klika, Domin, Soo, Issler, Lindquist, Ostenfeld, Watt ja Tansley koguteoses „Die Buchenwälder Europas“) ning mis just Eestis on oma levimisala põhjapiiri lähedal.

Kavatsetud töö jaoks sobiva ala valikul jäi autor peatuma Abruka saare metsadel järgmisil põhjusil: (1) Nimetatud vegetatsioon on sel saarel väga hästi välja kujunenud. Seal on ka teisi huvitavaid metsakomplekse (lodumetsad!) just eriti keerulise taimesotsioloogilise struktuuriga. (2) Abruka saare metsad on osalise looduskaitse alaks ning tohib loota, et nende metsade kaitse tulevikus muutub veel intensiivsemaks.

Kui tahame lühidalt kokku võtta Abruka saare metsade analüüsi tulemusi, siis on selleks vahest kõige sobivam skeem, millel ühelt poolt on edasi antud vastava metsa üldine iseloom, mullastiku ehitus, huumusekihi pH, teiselt poolt aga vastavas kompleksis esinevad ühingud (joon. 17). Taimeühingute olenevus asukoha tegureist ilmneb siin otsekohe. Maas juurduvail mesofanerofüütide ühinguil, samuti ühingu teiseleil on igaljuhul eriline mullaprofiil (vt. lk. 13, 38, 54, 64), samuti erinev on neis põhjaveetaseme asend. Järjekord on siin järgmine: jalaka-vahtra-pärna üh.¹⁾, selle ühingu kuuse teisend, kuuse üh., sanglepa ühingu

1) Ühingute floristiline (liigiline) koosseis selgub prantsuskeelses tekstis olevatest tabelitest.

sookase teisend, sanglepa ühing. Viimases on põhjavesi ka suvel võrdlemisi maapinna lähedal. Mikrofanerofüütide üh. — sarapuu ühing — mis heliofiilse ühinguna väljakujunenud metsas muidugi esineb vaid fragmentaarselt, kasvab kohtadel, kus leidub lubjarikast kruusa küllalt sügaval asuva põhjaveega. Ülemiste mullakihtide pH osutub siin kaunis tähtsusetuks. Nii leiame seda ühingat nii saare-pärna lehtmetsas kui ka kuuse-segametsas ja sanglepa-sookase lodumetsas (viimases vähem!). Sama kordub ka *Ribes alpinum-Lonicera xylosteum*'i ühinguga. Sellevastu esineb *Hepatica triloba* (-*Pulmonaria officinalis*'e) ühingu *Aegopodium podagraria* teisend (lk. 26) ainult kohtadel, kus lubjarikal kruusasel aluspinnal leidub enam-vähem neutraalse huumuse kiht. Kus huumuse iseloom teine, kus see on happelisem, astub tema kohale ühingu *Asperula odorata* teisend (lk. 43). Veel madalama pH'ga kohtadel, kus põhjavesi küllalt sügaval, valitseb (*Vaccinium myrtillus*-) *Maianthemum bifolium*'i üh. (lk. 51) või selle *Rubus saxatilis*'e teisend (lk. 68). Teda leidub niihästi kuuse ühingu all, kui ka mättail sanglepa ühingu varjus. Neist ühinguist erinevad täielikult hügro-(kuni hüdro-)fiilsed [*Carex loliacea* (*tenella*)-]*Crepis paludosa* üh. *Carex silvatica* teisend (lk. 57), *Carex remota* üh., *Galium palustre-Solanum dulcamara* üh. (lk. 71). Omavahel lähevad nad lahku hügrofiilsuse määra poolest. Järjekord, milles nad praegu nimetatud, on suureneva hügrofiilsuse järjekord. Maapinnale, kividele, kändudele jne. kinnituvate tähtsamate samblaühingute — *Eurhynchium striatum*'i üh. (lk. 46) ja *Rhytidiadelphus triquetrus*'e üh. (lk. 46) — amplituud on küllalt suur, nagu näha skeemist. Kuna neutraalse huumusega metsades on esimene tähtis, on teine rohkem iseloomulik keskmise reaktsiooniga metsamuldadele. Madala pH'ga toorhuumusel leiame *Rhytidiadelphus triquetrus-Hylocomium proliferum*'i ühingu. — Erilised samblaühingud ja staadiumid esinevad lodumetsades (*Acrocladium cuspidatum*'i üh., *Amblystegium riparium*'i üh., *Drepanocladus aduncus*'e ühing) ¹⁾.

Nii leiame maapinnal ja maapinnas juurduvaid üherindelisel ühinguil väga mitmesuguse amplituudi. Mõned esinevad väga kitsas piirkonnas (näit. *Hepatica triloba* (-*Pulmonaria officinalis*'e) ühingu

1) Samblaühingute paigutus mitmesugustes Abrika saare metsades selgub vastavatest üksikasjalistest vegetatsiooni-kaartidest ja joonistest (lk. 21, 31, 45, 56, 66, 69, 72, 73 ja 74).

Aegopodium podagraria var.), teiste amplituud on suure ulatusega (näit. *Rhytidiadelphus triquetrus*'e ühing).

Lähtudes epifüütide ühinguist võib Abruka lehtmetsas eraldada kõrgusastmeid A, B, C, D (vt. joon. lk. 15). Puutüvede alusel on lehtpuudel (kask välja arvatud) *Anomodon longifolius*-*Isothecium myurum*'i ühing sage (koosseis lk. 24). See ühing ei tõuse harilikult üle 60—80 sm (kõrgusaste A) ning koosneb tihedaist samblapolstreist. Ühel puualusel on ta harilikult puudulikult esindatud. On vaja 5—6 puutüve alust, et saada enam-vähem täielik koosseis. Järgneb kõrgusaste B, mis ulatub sageli 3 m. See on väga iseloomulik siin esineva *Frullania dilatata*-*Radula complanata* järgu tõttu (lk. 16), sest *Frullania* laigud on mustjaspruunid kuni punakasmustad, *Radula* laigud aga kollakasrohelised. Sellele järgule on võistlejaks: 1) pealetungiv *Anomodon longifolius*-*Isothecium myurum*'i ühing ja 2) eriline epifüütne ühing, mis tõuseb selleks sobiva kallakuga tüvedel ja suurte okste pealmisel pinnal ligi 20 m kõrguseni. Koosneb see peamiselt *Neckera complanata*'st, *Leucodon sciurooides*'est ja *Lobaria pulmonaria*'st (lk. 24). Sageli võib tähele panna eriti just *Leucodon sciurooides*'e sissetungimist *Frullania*-*Radula* järku. Seal, kus viimasena nimetatud ühing puudub, järgnevad kõrgusastmeis C ja D samblikkude ühingud. Need on silmapaistvad hallika värvi tõttu. Nad on tunduvalt kserofiilsemad metsa alumises osas kasvavaist niiskuse- ja varjulembesist samblauhinguist. Kõrgusastmeis C ja D kasvab *Parmelia physodes*-*Parmelia sulcata* ühing (lk. 17, 67). See on harukordselt laia amplituudiga, esinedes pea kõikjal Abruka saare metsades, nii kuivas salu-lehtmetsas kui märjas lodumetsas, mis ju ka arusaadav, sest teatavas kõrguses puukoorel on neis metsades elutingimused vaevalt erinevad.

Viimases kõrgusastmes D seltsib praegu käsitletud samblikkude ühinguiga veel teine, mis koosneb põõsassamblikest — *Ramalina farinacea*-*Evernia prunastri* ühing ning selle ühingu *Ramalina calicaris*'e teisend (lk. 18, 67).

Käesolevas töös on üherindeliste ühingute meetod esmakordselt tegelikult rakendatud suuremas ulatuses. Selgus, et ka väga keerulist vegetatsiooni, nagu lodumetsad, on kasulik analüüsida sel viisil.

Võib-olla pole üleliigne siin esile tõsta üherindeliste ühingute meetodi paremusi, mis autorile selgusid töö juures.

1) Lähtudes üherindelisist ühinguist osutab uurija mõõdapääsamatult märksa suuremat tähelepanu puurinde, põõsaside ja samblarinde struktuurile, kui seda sünnib tavalise analüüsi puhul, kus lähtekohaks ühingute eraldamisel on harilikult rohurinne, sest ta peab ig a rindega korraldama vaatlusi ja analüüse, mis muidu kuulusid vaid rohurindele ja haarasid teisi rindeid vaid sedavõrt, kui need „satuvad“ vastavasse ruutu. See on üherindelise ühingu meetodi suurim ja tähtsaim paremus.

2) „Üleulatuvate rinnete probleem“, mis tekitab palju raskusi harilikul analüüsimisel, laheneb iseenesest käesolevas töös tarvitatud meetodi puhul. Just metsades on seesugused rinded harilikud.

3) Üherindelised ühingud on homogeensed nii neis valitsevate eluvormide kui ka asukoha tegurite poolest. Ühingu eluruum on neis palju teravamalt piiritletud ning seega antud soodsamad alused ühingu asukoha faktorite igakülgseks uurimiseks.

4) Üherindelised ühingud võimaldavad ühingute ökoloogilist klassifikatsiooni, mis rahuldab juba kaua tagasi taimeühingute uurijate poolt (Flahault, Warming) püstitatud nõuet, et taimeühingute klassifikatsioonil tuleb lähtuda nii ühingu valitsevast eluvormist kui ka ühingu asukohast. Vastav esialgne Eesti taimeühingute klassifikatsioon on antud eespool-tsiteeritud autori töös lk. 109—125.

Kõrvuti ühingu piiritletu küsimusega on taimetsotsioloogias alati omanud suurt tähtsust ka taimeliikide „truuduse“ küsimus, ka autor on selles küsimuses sõna võtnud (Lippmaa, 1932), väites, et karakterliikide eraldamisel on üsna tarvilik juurde lisada sõnale „karakterliigid“ veel teine: kohalikud. Kui suurt tähtsust omab juhus taimeühingute koosseisu kujunemisel, näitavad väga kujukalt Abruka saare metsaühingud, sest et insulaarse asendi tõttu selle teguri mõju on eriti suur. Toome sellest mõned näited.

(1) *Hepatica triloba* (-*Pulmonaria officinalis*'e) ühing on Abruka saarel väga hästi esindatud, pealegi kahe variandiga. Vaatamata sellele puuduvad *Pulmonaria officinalis*, *Asarum europaeum* ja *Lamium galeobdolon*, mis kõik kolm on Eesti mandriosas selles

ühingus väga harilikud. On selge, et pole alust püstitada igal korral uusi ühinguid, kui teatavas karakterises liikide koosseisus puudub üks või teine liik, sest nii saaksime ühinguid õige palju, ilma et kaugeltki läheneksime nende sügavamale mõistmisele. Teiselt poolt võiks viia eksharvamisele vastaval alal üldse mitte esineva või ühingu komponendina tähtsusetu liigi figureerimine ühingu nimetuses. Autor on seesugused liigid ühingute nimetustes paigutanud sulgudesse. Seda tuli teha Abruka saarel veel järgmiste ühingute puhul: (*Vaccinium myrtillus*-) *Majanthemum bifolium*'i üh., [*Carex loliacea* (*tenella*)]-*Crepis paludosa* üh., sest et Abruka saarel täielikult puuduvad *Carex loliacea* ja *C. tenella*, mustikas aga ei oma tähtsust ühingu komponendina, kuigi temast leidis üks väike laik metsas saare keskosas, sihi läheduses, ning teine saare lääneosas, puisniidul.

(2) Ka sammalde ja samblikkude ühinguis kordub sama. *Neckera-Leucodon-Lobaria* ühingus on puutüvel Eesti mandriosas *Neckera pennata* harilik. Abrukal ei leidu seda liiki ning ühingu on astunud *N. pennata* asemel *N. complanata*, mis muidu on harilik lubjakividel (näit. Eesti põhjarannikul). *Ramalina farinacea-Evernia prunastri* ühingus ei leidnud autor Abruka metsas *R. fraxinea*'t, kuigi see liik mujal Eestis on üsna harilik. Edasi võiks esile tõsta *Polytrichum*-liikide, eriti aga *Sphagnum*'ite vähest tähtsust Abruka taimkattes, kuigi esimesest perekonnast on konstateeritud saarel rida liikisid: *Polytrichum juniperinum*, *P. gracile*, *P. attenuatum*, *P. strictum*.

Abruka saare metsade kasutamisel tarvitati kauemat aega paljasraiet. Kuna raieastikude vanus on täpselt teada, oli võimalus võrrelda nende taimestikku kõigis uuritud metsades ajavahe-
mikus kuni 40 a. Selgus, et metsa uuendumine paljasraie puhul toimub suhteliselt kiirelt ja normaalselt sanglepa lodumetsades (*Alnus glutinosa* üh., lk. 65), samuti kase-sanglepa lodumetsades (*Alnus glutinosa* ühingu *Betula pubescens*'i teisend, lk. 53). Vahestadiumiks on kasemets (*Betula pubescens*'i järk), rohuringes aga sanglepa metsas tarnaderikas järk (lk. 76, 77), sanglepa-sookase metsas *Calamagrostis lanceolata* järk (lk. 62). Täielikult erinev eelmistest on uuendumiskäik jalaka-vahtra-pärna metsas (lk. 13, 40). Peale paljasraiet tekivad siin tihedad *Calamagrostis epigeios*'e väljad (lk. 36), millel metsa uuendumine on äärmiselt visa. Siit järgneb, et seesugustes metsades paljasraie on lubamatu.

Kõigil raiestikel püsib rida metsataimi uue metsa tekkimiseni, kuigi see arv esimesil aastakümneil peale raiet väheneb iga aastaga. Sama ilmneb ka arvukate sissetungijate juures, kuna võistlus ka nende vahel on väga tugev (lk. 37). Võitjaiks osutuvad siin kõrrelised ja tarnad (*Calamagrostis epigeios*, *C. lanceolata*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex vesicaria*, *C. riparia*, *C. hirta*). Lõpuks kaovad ka need, kui puurinne on täiesti väljakujunenud; asemele astuvad lõplikult metsataimed.