



Croissance et accumulation de sels chez deux salicornes annuelles du littoral méditerranéen

M. GROUZIS *, G. HEIM et A. BERGER

Département de Physiologie écologique
du C.E.P.E. Louis Emberger, Montpellier **

RÉSUMÉ

La croissance et l'accumulation de sels ont été étudiées chez deux espèces annuelles du genre *Salicornia*, qui occupent sur le littoral méditerranéen des situations écologiques contrastées. *S. patula* DUVAL-JOUVE se trouve sur des sols lourds, où la salinité est très élevée, tandis que *S. brachystachya* (G. W. F. MEYER) KÖNIG occupe des sols à texture plus grossière, où la salinité est nettement plus faible. Les résultats indiquent que les deux espèces sont des halophytes obligatoires, qui exigent une certaine teneur en sel pour assurer leur plein développement. La comparaison de leurs réponses à la salinité montre qu'elles diffèrent davantage par les exigences en sel que par la résistance au sel, et que les racines sont moins sensibles que les parties aériennes au manque tout comme à l'excès de sel.

SUMMARY

Growth and salt accumulation were studied in two annual species of *Salicornia* living in contrasting ecological situations on the Mediterranean coast. *S. patula* DUVAL-JOUVE is found on heavy soils where salinity is very high while *S. brachystachya* (J. W. F. MEYER) KÖNIG grows on coarser soils where the level of salinity is much lower. Results show that the two species are obligatory halophytes requiring a certain salt concentration to attain full development. Comparison between their responses to salinity indicates that they differ more in their requirement in salt than by their resistance to it and their roots are less sensitive than their aerial parts to an excess as well as a lack of salt.

INTRODUCTION

Les halophytes peuvent être définis comme étant des plantes en contact, par une partie quelconque de leur organisme, avec des concentrations anormalement fortes de sel (BINET, 1970). On les oppose souvent aux glycophytes (STOCKER, 1928), incapables de se développer sur des milieux très riches en sels solubles. Les observations de terrain et l'étude du comportement physiologique montrent que, sur la base de cette définition

* Actuellement, O.R.S.T.O.M., B. P. n° 182, Ouagadougou, Haute-Volta.

** B. P. n° 5051, 34033 Montpellier Cedex.

26 NOV. 1983

assez large. les halophytes constituent un groupe très hétérogène, à l'intérieur duquel on peut faire des distinctions sur la base du milieu (nature du sel, degré de salinité, etc.) ou du comportement physiologique.

Sur le plan du comportement physiologique les halophytes se caractérisent par leur aptitude à fonctionner activement en présence de fortes concentrations salines grâce à un certain nombre de caractéristiques physiologiques, résumées dès 1922 par ILJIN. Leur comparaison montre qu'il existe deux catégories d'halophytes, les halophytes *facultatifs* et les halophytes *obligatoires* (BINET, 1970).

Les halophytes dits facultatifs peuvent se développer en milieu salin, mais le font encore mieux en milieu imprégné d'eau douce; leur absence dans les milieux non salés pourrait s'expliquer par la concurrence avec les glycophytes, leur installation sur les sols fortement salés étant liée à une faculté plus grande que chez les glycophytes de leur protoplasme à résister aux fortes concentrations salines (REPP, 1964).

Les halophytes dits obligatoires (VAN EIJK, 1939) ou halophytes *sensu stricto* (ADRIANI, 1945), dont la croissance est maximale en milieu salé, exigent une certaine teneur en sel dans le milieu pour assurer leur plein développement; il y aurait donc chez ces dernières espèces un aspect « exigence en sel » venant s'ajouter aux problèmes posés par la résistance au sel.

BOUCAUD (1972) a montré que ces deux catégories d'halophytes pouvaient coexister au sein d'une espèce polymorphe, *Suaeda maritima*, sous forme de variétés ou d'écotypes correspondant à des situations écologiques bien définies rencontrées sur le littoral de la Manche.

Sur le littoral méditerranéen on rencontre, dans des situations écologiques assez comparables, deux espèces annuelles du genre *Salicornia*, systématiquement très proches (*S. herbacea* s. l.). Il s'agit de *S. patula* DUVAL-JOUBE qui se trouve sur des sols lourds de texture argilo-limoneuse, où la salinité est très élevée, et de *S. brachystachya* (G. W. F. MEYER) KÖNIG, qui colonise des sols à texture plus grossière, où les sables prédominent, et où la salinité est nettement plus faible.

Des expériences dont les résultats ont été exposés dans un précédent article ont montré que, chez les deux espèces, les conditions optimales pour la germination correspondent à des milieux peu ou pas salés (GROUZIS *et al.*, 1976). Dans le présent travail il s'agit d'analyser les effets de la salinité sur la croissance et la composition chimique des deux espèces, afin d'élucider leur appartenance à l'une ou l'autre des deux catégories d'halophytes dont il vient d'être question ainsi que de préciser les notions d'exigence en sel et de résistance au sel chez les halophytes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les graines des deux espèces ont été récoltées en novembre 1973 dans deux stations du littoral languedocien situées respectivement à Carnon, soit à une dizaine de kilomètres au sud de Montpellier pour *Salicornia brachystachya* et à proximité du phare de la Gacholle, soit à 12 km à l'est des Saintes-Maries-de-la-Mer pour *Salicornia patula*.

1. LES STATIONS

Les prélèvements de sol ont été effectués tous les 5 cm, jusqu'à une profondeur maximale de 30 cm. Les terres sont séchées à l'air; après dessiccation elles sont tamisées mécaniquement à 2 mm, broyées puis repassées au tamis de 0,1 mm, et stockées. Le dosage des différents éléments porte sur l'extrait salin, c'est-à-dire le filtrat obtenu après traitement de la terre par l'eau dans un rapport sol/eau de 1/10. Les analyses ont été faites à la Section des Analyses de Séries du C.E.P.E. Les méthodes et techniques ont été décrites en détail par ESPIAU *et al.* (1967).

Le résidu sec de l'extrait salin est exprimé en milligrammes par litre; tous les autres résultats sont donnés en milliéquivalents pour 100 g de terre. Les résultats de ces analyses (fig. 1 et tableau I) ainsi que des observations de terrain concernant les périodes de submersion, permettent de caractériser les deux espèces de la manière suivante.

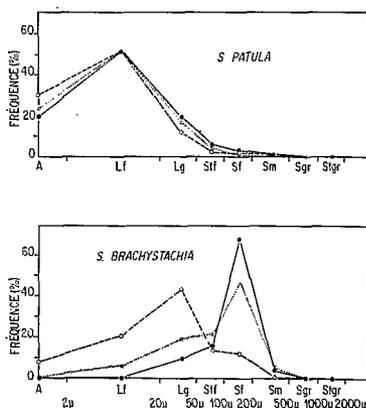


FIG. 1. — Granulométrie des sols des stations à *Salicornia patula* (La Gacholle) et *S. brachystachya* (Carnon). Prélèvements effectués en novembre 1972 à 3 niveaux : 0-5 cm (· - ·), 5-10 cm (× ... ×) et 10-15 cm (○ - - ○). Les fréquences réparties en ordonnées correspondent aux quantités d'argiles, de limons et de sables exprimés en pour-cent pondéral de la fraction minérale fine séchée à 105°C.

S. patula se trouve sur un sol lourd, de texture argilo-limoneuse, où la salinité est particulièrement élevée. Une période de submersion hivernale précède des périodes de sécheresse édaphique très accentuée. En Camargue cette espèce se localise souvent dans les zones nues de l'*Arthrocnemum*.

S. brachystachya colonise les sols à texture plus grossière où les sables prédominent. La salinité est moins élevée et la submersion est rare, caractère qui peut être lié aux bonnes conditions de drainage.

2. CONDITIONS DE CULTURE

Les conditions de culture ayant été déjà décrites par l'un d'entre nous (GROUZIS, 1974), nous les résumerons brièvement.

Les cultures ont été réalisées en serre sur sable siliceux avec subirrigation par une solution nutritive de type Homes 7 (CHOUARD, 1951), préconisée par LANGLOIS (1967) pour les cultures de *Salicornia*, additionnée de quantités variables de NaCl (0-35 g.l⁻¹), et ajustées à un pH de 6,2. Pour des raisons d'ordre pratique l'expérimentation s'est déroulée en deux temps.

TABLEAU I

Caractéristiques chimiques des sols (novembre 1972). Matière organique en pourcentage de la fraction fine totale séchée à 150°C; pH à l'eau 1/2,5; résidu sec en mg.l^{-1} d'extrait salin; anions et cations en milliequivalents pour 100 g de terre.

Niveau (cm)	Matière organique %	pH	Résidu sec (mg.l^{-1})	HCO_3^-	SO_4^{--}	Cl^-	Na^+	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}
<i>Salicornia patula</i>										
0-5	13,3	8,3	6 580	—	13,1	97,5	84,8	1,9	4,3	16,3
5-10	13,1	8,3	4 268	0,7	6,0	63,8	59,5	1,5	2,2	7,6
10-15	15,6	8,3	3 960	0,04	6,3	59,8	59,4	1,4	1,9	6,8
<i>Salicornia brachystachya</i>										
0-5	1,7	8,4	776	0,4	0,9	11,5	9,7	0,3	1,6	1,9
5-10	3,7	8,4	1 722	0,4	2,5	27,2	23,3	0,6	2,4	4,8
10-15	5,6	8,0	2 140	0,4	7,4	27,7	24,8	0,7	5,2	5,1

Une première série, consacrée aux fortes salinités ($3-35 \text{ g.l}^{-1}$), s'est déroulée du 12 avril au 22 juin 1973. La capacité de germination étant diminuée par les fortes salinités (GROUZIS *et al.*, 1976), les graines ont été mises à germer à 1 g.l^{-1} , l'augmentation de la salinité se faisant à partir de la levée, par paliers quotidiens de 40 %. Il y a donc une phase d'adaptation aux fortes salinités, dont les effets n'ont pu être analysés, mais qui est relativement courte par rapport à la durée totale de l'expérience.

Une seconde série, consacrée aux faibles salinités ($0-1 \text{ g.l}^{-1}$), s'est déroulée du 13 décembre 1973 au 14 mars 1974, les semis étant effectués directement dans la solution d'origine. Les plantules de la solution de base n'ayant pas survécu, les résultats correspondants font défaut.

3. RÉCOLTE ET TRAITEMENT DU MATÉRIEL

Les récoltes, réparties sur plusieurs jours, ont été effectuées lorsque les plantes étaient âgées de 66 jours en moyenne dans le cas des fortes salinités, de 75 jours en moyenne dans le cas des faibles salinités.

Après séchage à 85°C les échantillons ont fait l'objet d'une série d'analyses chimiques, effectuées par la Section d'Analyses du C.E.P.E. Ces analyses, dont les techniques ont été décrites par ESPIAU *et al.* (1967), ont porté sur les éléments suivants : carbone (Carmhograph Wösthoff), azote (Kjeldahl), chlore (potentiométrie à électrode d'argent), calcium, magnésium, sodium, potassium (spectrophotométrie), phosphore (colorimétrie).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les quantités de matière sèche récoltées (tableaux II et III) montrent que les conditions optimales pour la croissance sont réalisées aux salinités moyennes (3 g.l^{-1}). Quoique difficile à situer avec précision cette concentration optimale est cependant nettement plus faible que les valeurs observées précédemment sur des espèces du genre *Salicornia* : entre 10 et 20 g.l^{-1} (VAN EIJK, 1939; BINET, 1960; BAUMEISTER et SCHMIDT, 1962). Il semble donc que d'autres facteurs tels que le pH, l'éclairement ou l'humidité atmosphérique, soient susceptibles de modifier la réponse à la salinité. C'est ainsi que GALE *et al.* (1970) ont montré que chez *Atriplex halimus* la salinité optimale pour la croissance est fonction de l'humidité atmosphérique, et qu'elle est décalée vers les salinités plus faibles en atmosphère humide. Or nos expériences ont été réalisées en serre, dans des conditions d'humidité atmosphérique relativement élevée.

TABLEAU II

Poids de la matière sèche récoltée par plante (âge moyen 73 jours) aux faibles salinités.
Moyenne de 6 groupes de 25 individus, suivies de l'écart-type

<i>Salicornia patula</i>					<i>Salicornia brachystachya</i>				
[NaCl] (g.l^{-1})									
0,05	0,2	0,4	0,6	1,0	0,05	0,2	0,4	0,6	1,0
Parties aériennes (mg)									
311 $\pm 7,6$	393 $\pm 4,3$	562 $\pm 19,3$	551 $\pm 47,9$	562 $\pm 9,5$	271 $\pm 6,4$	327 $\pm 6,4$	407 $\pm 9,0$	398 $\pm 21,4$	405 $\pm 7,3$
Racines (mg)									
90 $\pm 2,9$	97 $\pm 1,2$	120 $\pm 6,3$	107 $\pm 10,1$	98 $\pm 2,6$	95 $\pm 3,3$	97 $\pm 3,1$	105 $\pm 3,1$	97 $\pm 6,6$	93 $\pm 1,6$

La quantité de matière sèche récoltée est nettement plus élevée chez *S. patula* que *S. brachystachya* : 30-40 % en plus à la concentration optimale. En l'absence de mesure de photosynthèse il n'est pas possible d'expliquer cette différence; il n'est toutefois pas exclu que le mode de croissance des deux espèces joue un rôle déterminant. *S. patula* est en effet beaucoup plus ramifiée que *S. brachystachya*. Par ailleurs la fraction de la matière sèche consacrée à la croissance des racines est beaucoup plus importante chez *S. brachystachya*. C'est ainsi qu'à la concentration optimale de 3 g.l^{-1} la différence entre les deux espèces est de l'ordre de 40 %; cette différence augmente par ailleurs avec la salinité du milieu, tout comme la différence entre les quantités de matière sèche produite. Cette constatation est à rapprocher du

fait que *S. brachystachya* colonise des milieux beaucoup plus sableux que *S. patula*, c'est-à-dire des milieux où le développement d'un appareil racinaire abondant représente un avantage sélectif certain.

Quant aux différences importantes entre les deux séries de cultures, malgré des âges (73 et 66 jours) et des conditions thermiques très proches, elles sont vraisemblablement liées à l'intensité et à la durée de l'éclairement, lesquelles n'ont pu être mesurées avec précision en raison de l'hétérogénéité de la répartition de la lumière, à l'intérieur de la serre.

TABLEAU III

Poids de la matière sèche récoltée par plante (âge moyen 66 jours) aux fortes salinités. Moyenne de 15 individus, suivies de l'écart-type

	<i>Salicornia patula</i>					
[NaCl] (g.l ⁻¹).....	3	8	13	18	26	35
Parties aériennes (mg).	1 940 ± 210,9	2 058 ± 174,3	1 584 ± 135,9	1 408 ± 105,9	690 ± 68,7	488 ± 41,9
Racines (mg).....	161 ± 17,8	139 ± 11,9	106 ± 12,2	104 ± 7,6	52 ± 5,4	37 ± 3,9
	<i>Salicornia brachystachya</i>					
[NaCl] (g.l ⁻¹).....	3	8	13	18	26	35
Parties aériennes (mg).	1 469 ± 148,0	1 170 ± 60,7	921 ± 93,4	1 012 ± 66,9	448 ± 42,2	283 ± 16,0
Racines (mg).....	183 ± 16,2	137 ± 7,1	109 ± 9,6	135 ± 11,0	64 ± 4,8	40 ± 2,9

Comme chez tous les halophytes l'interprétation des courbes de réponse de la croissance à la salinité se complique du fait de modifications parallèles importantes dans la composition chimique de la plante, notamment en ce qui concerne les teneurs en eau et en éléments minéraux.

1. TENEUR EN EAU ET SUCCULENCE

L'évolution de la teneur en eau en fonction de la salinité (*fig. 2*) est pratiquement la même chez les deux espèces : elle passe par un maximum qui coïncide avec les salinités moyennes, optimales pour la croissance. La teneur en eau pouvant être considérée comme liée à la succulence (LANGLOIS, 1969) nos résultats corroborent pour ce qui est de la gamme des faibles salinités les faits généralement admis à savoir que la succulence augmente avec la concentration en NaCl du milieu (VAN EIJK, 1939; BLACK,

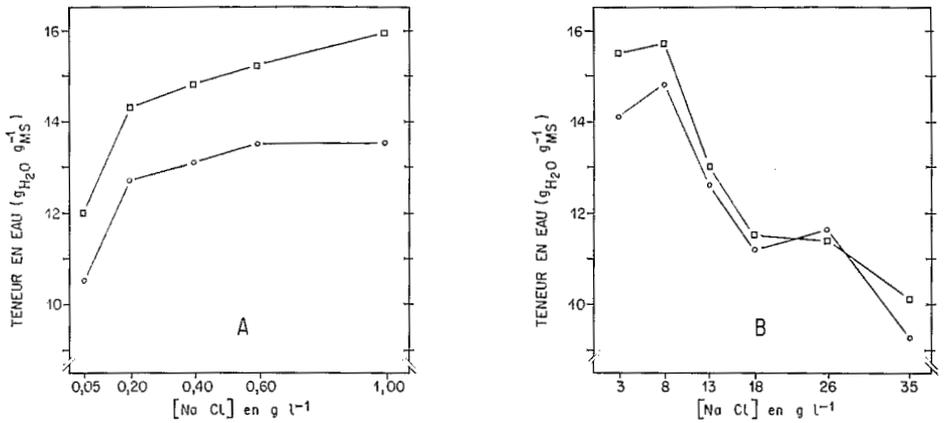


FIG. 2. — Influence de la salinité sur la teneur en eau des parties aériennes chez *S. brachystachya* (—○—) et *S. patula* (—□—).

1956; BAUMEISTER et SCHMIDT, 1962). Dans la gamme des fortes salinités, par contre, on observe une diminution de la teneur en eau. Dans la mesure où celle-ci peut être considérée comme un indice du degré de succulence, celui-ci est donc maximal aux salinités moyennes, optimales pour la croissance; un déficit, tout comme un excès de NaCl dans le milieu provoquent une diminution de la succulence.

2. IMPORTANCE DE LA FRACTION MINÉRALE

Dans tous les cas, même aux salinités les plus faibles, les parties aériennes sont fortement minéralisées; c'est ainsi que la somme des cations majeurs (Na, K, Ca, Mg) est toujours supérieure à 5 meq. g⁻¹ MS (fig. 3). Elle est deux à trois fois plus élevée que celle des racines, différence qui est du même ordre de grandeur que celle qui a été rapportée par LANGLOIS (1968) pour *Salicornia stricta*.

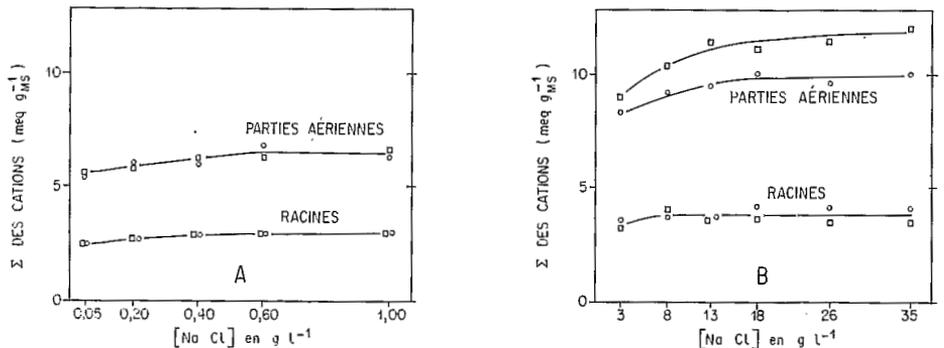


FIG. 3. — Influence de la salinité sur la somme des cations (Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺) chez *S. brachystachya* (—○—) et *S. patula* (—□—).

Cette teneur globale varie relativement peu en fonction de la salinité dans le cas des racines, en outre, aucune différence significative entre les deux espèces n'a été enregistrée. Dans le cas des parties aériennes, par contre, on note une augmentation relativement importante de la somme des cations en fonction de la salinité, ainsi qu'une différence très nette entre les deux espèces aux fortes salinités.

3. BILAN IONIQUE

A ces différences de nature globale viennent s'ajouter des différences d'ordre qualitatif: C'est ainsi que les bilans cationiques des racines et des parties aériennes (fig. 4 et 5) diffèrent profondément, notamment en ce qui concerne les rapports entre les ions Na^+ et K^+ : dans les racines il y a toujours davantage de potassium et moins de sodium que dans les parties aériennes.

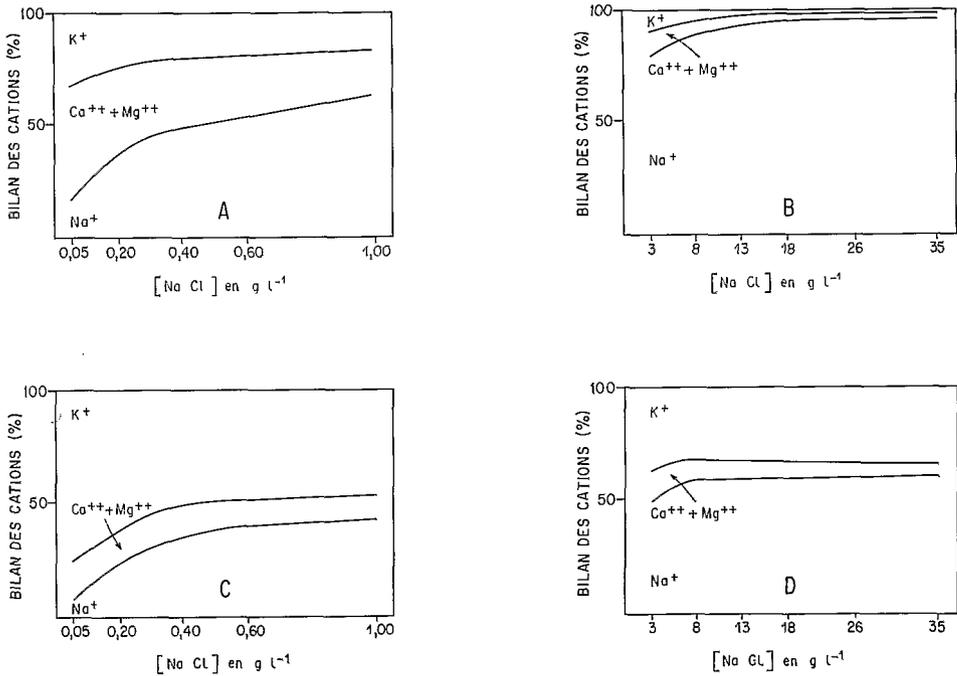


FIG. 4. — Influence de la salinité sur le bilan des cations des parties aériennes (A, B) et souterraines (C, D) de *S. brachystachya*.

Le bilan cationique subit des modifications importantes en fonction de la salinité. On assiste en effet à un remplacement progressif des ions K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} par l'ion Na^+ , nettement plus accentué d'ailleurs dans le cas des parties aériennes: alors que le sodium ne constituait encore que 20% de la somme des quatre cations à la salinité la plus faible, il en constitue plus de 95% à la salinité la plus forte.

La diminution chez les halophytes de l'absorption d'ions K^+ et Ca^{++} en fonction de la concentration en sodium a déjà été signalée à plusieurs reprises. C'est ainsi que HEIMANN (1966) rapporte que chez les halophytes, contrairement aux plantes sensibles au sel, l'absorption du potassium diminue en fonction de la concentration en sodium du milieu. Cet antagonisme ne se retrouve cependant pas toujours, et une absorption préférentielle du potassium en présence de concentrations élevées en sodium a même pu être mise en évidence chez *Avicennia marina* (RAINS et EPSTEIN, 1967). La diminution de l'absorption du calcium a été également constatée chez d'autres espèces telles que *Suaeda monoica*, *Atriplex halimus* (WASEL, 1972) ou *Cochlearia anglica* (LE SAOS, 1968). Inversement le calcium a souvent été considéré comme jouant un rôle primordial dans la réponse des plantes à la salinité en réduisant l'effet dépressif de l'ion Na^+ (EPSTEIN, 1961; HYDER et GREENWAY, 1965).

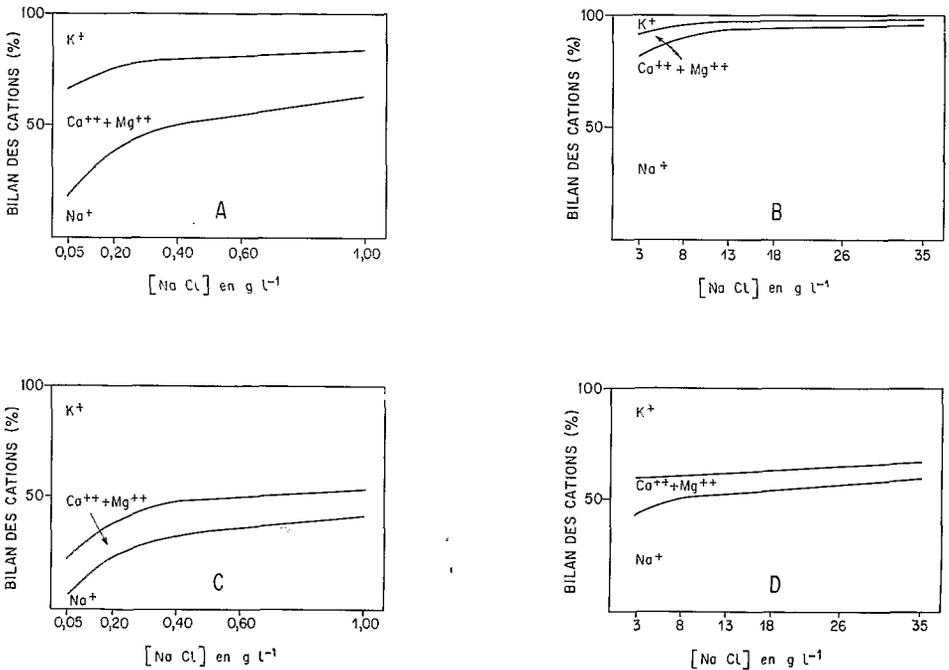


FIG. 5. — Influence de la salinité sur le bilan des cations des parties aériennes (A, B) et souterraines (C, D) de *S. patula*.

L'accroissement de la salinité entraîne donc, comme il fallait s'y attendre, un accroissement de la teneur en sodium (*fig. 6*). Celui-ci est particulièrement rapide aux faibles salinités, un freinage efficace n'intervenant qu'aux salinités les plus élevées. Il en résulte des teneurs en éléments minéraux extrêmement élevées pouvant atteindre 60 % de la matière sèche dans le cas des parties aériennes de *S. patula*.

L'évolution des teneurs en Cl^- en fonction de la salinité est très semblable à celle des teneurs en Na^+ (fig. 6); on observe toutefois, pour ce qui concerne les parties aériennes tout au moins, des teneurs légèrement inférieures si exprimées en milliéquivalents. On se trouve donc en présence d'une absorption non équivalente des deux ions, en faveur de l'ion Na^+ , telle qu'elle avait déjà été signalée par VAN EIJK (1939) et par GREENWAY (1968). Il en résulte un déficit anionique dont l'équilibre pourrait être rétabli par des acides organiques (WILLIAMS, 1960; OSMOND, 1963) ou par des anions minéraux, tels que les nitrates; des teneurs en nitrates relativement élevées ont en effet été observées dans les parties aériennes de plantes cultivées aux faibles salinités (résultats non publiés).

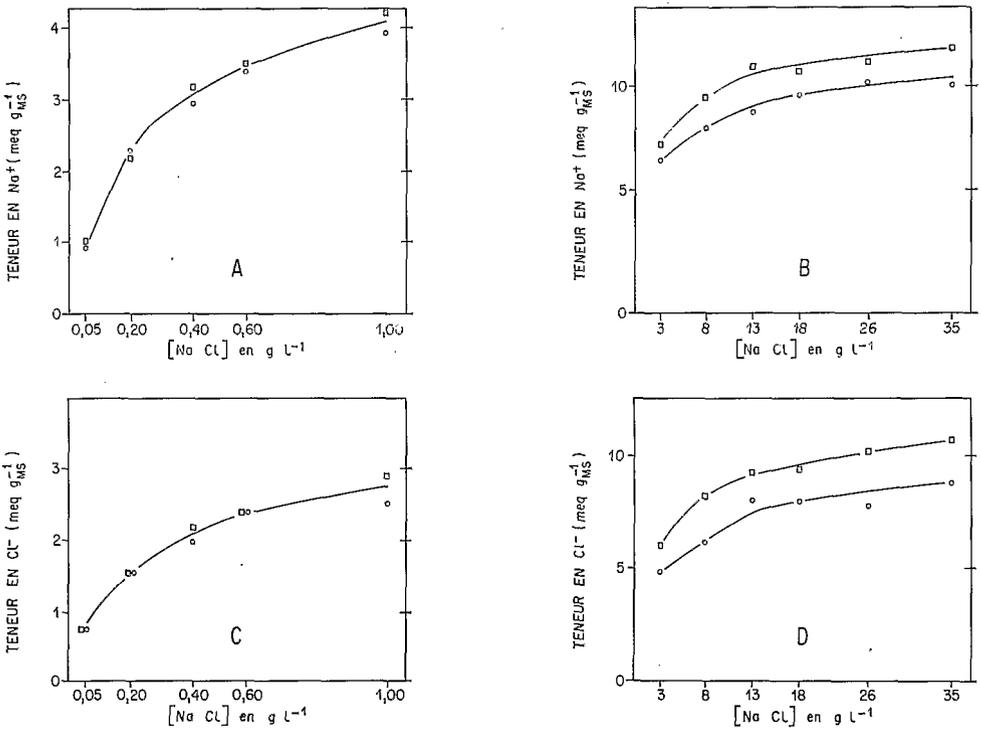


FIG. 6. — Influence de la salinité sur la teneur en Na^+ et en Cl^- des parties aériennes chez *S. brachystachya* ($\text{---}\circ\text{---}$) et *S. patula* ($\text{---}\square\text{---}$).

Les résultats plus fragmentaires dont nous disposons en ce qui concerne les racines semblent par contre indiquer que l'équilibre des deux ions y est à peu près réalisé.

4. RÉPARTITION ENTRE RACINES ET PARTIES AÉRIENNES

L'influence de la salinité sur la répartition entre les racines et les parties aériennes est complexe en raison des différences de comportement entre éléments entrant dans la composition de la matière sèche (fig. 7 et 8). C'est ainsi que chez *S. brachystachya*, à la

salinité considérée comme optimale pour la croissance (3 g.l^{-1}), les racines représentent 11 % de la matière sèche, mais 17 % environ du carbone et du potassium contre 4 % seulement du sodium. Contrairement aux non-halophytes qui retiennent une grande partie du sodium absorbé au niveau des racines, les deux espèces le transfèrent préférentiellement dans les parties aériennes, alors que le potassium est retenu davantage dans les racines.

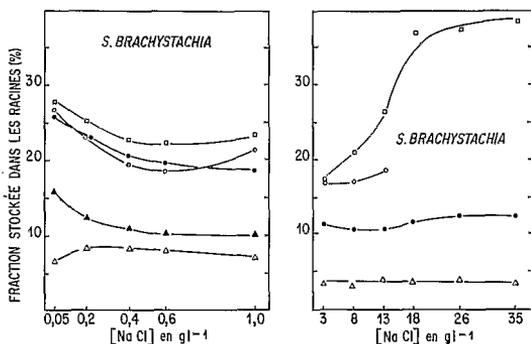


FIG. 7. — Influence de la salinité sur la répartition entre les parties aériennes et les racines de la matière sèche (●), du carbone (O), du Na^+ (Δ), du K^+ (\square) et du Cl^- (\blacktriangle) chez *S. brachystachya*.

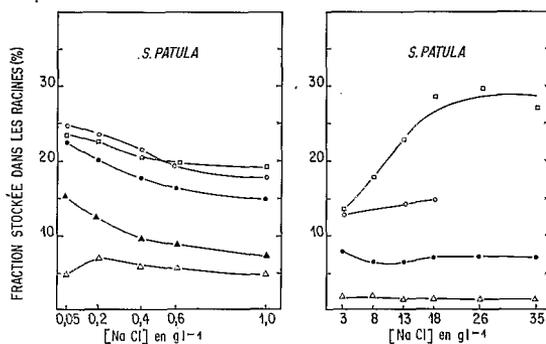


FIG. 8. — Influence de la salinité sur la répartition entre les parties aériennes et les racines de la matière sèche (●), du carbone (O), du Na^+ (Δ), du K^+ (\square) et du Cl^- (\blacktriangle) chez *S. patula*.

Une diminution de la salinité en partant de la concentration optimale entraîne un accroissement de la fraction présente dans les racines pour tous les éléments, le sodium excepté. On peut donc en conclure que les effets d'un manque de sel sur la croissance se répercutent davantage sur les parties aériennes que sur les racines.

Une augmentation de la salinité au-delà de la concentration optimale aboutit à un résultat plus complexe. Le cas le plus spectaculaire est celui du potassium, puisque la fraction présente dans les racines double entre 3 et 18 g.l^{-1} et atteint ensuite un palier,

alors que la fraction du sodium présente dans les racines demeure constante, quelle que soit la salinité. Il n'est donc pas étonnant que l'évolution en fonction de la salinité de la fraction de matière sèche des racines, s'avère relativement compliquée. En ce qui concerne le carbone enfin, l'absence de données se rapportant aux salinités les plus fortes ne permet pas de se prononcer définitivement; il semble toutefois que l'accroissement de la salinité au-delà de la concentration optimale se traduise, tout comme sa diminution en-deçà de cette limite, par une augmentation de la fraction présente dans les racines. Les effets d'un excès de sel sur la croissance se répercuteraient donc également davantage sur les parties aériennes que sur les racines, tout au moins lorsque la croissance est exprimée par la quantité de carbone fixé.

5. PRODUCTION DE MATIÈRE SÈCHE ET FIXATION DE CARBONE

Compte tenu des grandes variations en fonction de la salinité de la composition chimique de la matière sèche, une comparaison de la quantité de matière sèche produite avec la quantité de carbone fixée s'impose (fig. 9).

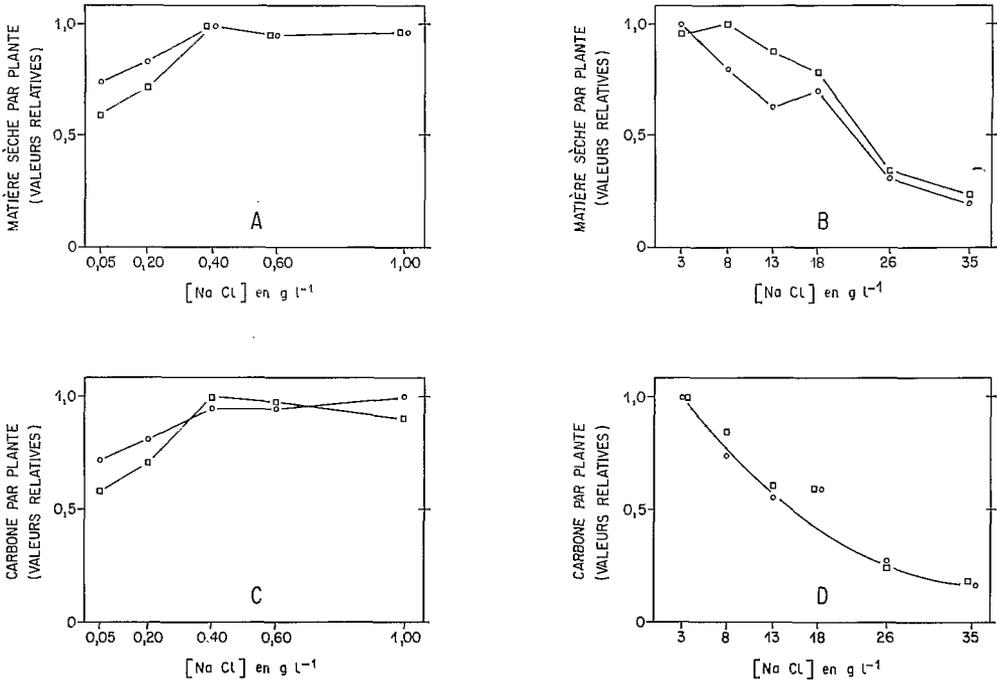


FIG. 9. — Influence de la salinité sur la croissance exprimée en quantité de matière sèche (A, B) ou de carbone (C, D) chez *S. brachystachya* (— ○ —) et *S. patula* (— □ —). Valeurs relatives rapportées au maximum.

Aux faibles concentrations l'influence de la salinité sur la croissance est la même pour les deux modes d'expression. Aux très faibles salinités (par exemple à $0,05 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) la croissance est considérablement freinée, tout en étant encore relativement importante, puisque la quantité de matière sèche récoltée (ou son contenu en carbone) dépasse 50 % du maximum. Ces plantes sont toutefois très sensibles à des variations du régime hydrique. C'est ainsi qu'au cours d'une expérience antérieure un début de flétrissement a été observé chez une espèce voisine, *S. emerici*, à l'occasion d'un mauvais fonctionnement du système d'irrigation dans le cas de plantes cultivées dans une solution à $0,05 \text{ g}_{\text{NaCl}} \cdot \text{l}^{-1}$, mais non chez les plantes cultivées dans des solutions plus concentrées (GROUZIS, 1972). Il est donc probable que, dans des conditions correspondant à une évapotranspiration plus forte, une réduction plus importante de la croissance aurait été observée. Lorsqu'enfin NaCl fait complètement défaut dans la solution nutritive les graines germent normalement, mais les plantules des deux espèces présentent des symptômes de carence et périssent rapidement (résultats non publiés).

Les deux espèces sont donc des halophytes *sensu stricto* (ADRIANI, 1945) ou halophytes obligatoires (VAN EIJK, 1939). Selon BOUCAUD (1972) l'activation du métabolisme de ces plantes « halophiles » au sens de BINET (1970) sous l'action de fortes concentrations salines pourrait être liée à des particularités du métabolisme azoté, impliquant notamment des modifications importantes au niveau enzymatique.

Les deux espèces se distinguent par leur réaction au manque de sel. *S. patula* s'avère comme étant la plus sensible à une diminution de la salinité du milieu, et peut par conséquent être considérée comme la plus « exigeante en sel » des deux. Cette constatation est à rapprocher des observations selon lesquelles *S. brachystachya* peut coloniser des terrains nettement moins salés que *S. patula*.

Aux fortes concentrations l'influence de la salinité sur la croissance dépend du mode d'expression adopté pour cette dernière. Lorsque la croissance est exprimée en matière sèche on constate que les deux espèces se comportent différemment vis-à-vis d'un accroissement de la salinité, l'espèce la plus sensible étant *S. brachystachya*. Lorsque par contre la croissance est exprimée en carbone, les courbes de réponse de la croissance à la salinité des deux espèces ne diffèrent plus, et on observe une décroissance d'allure exponentielle qui traduit la résistance au sel des deux espèces.

Cette résistance au sel est très grande chez les deux espèces; même à une concentration en NaCl voisine de celle de l'eau de mer ($35 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) on observe encore un développement normal de la plante, qui fleurit et produit des graines capables de germer normalement. A cette concentration la croissance est toutefois considérablement freinée, car elle n'atteint que 10-15 % des valeurs observées dans les conditions optimales.

Les causes précises de cette diminution de la croissance en fonction de l'accroissement de la salinité restent à élucider. Différentes hypothèses, résumées notamment par HAYWARD (1956) et par GREENWAY (1962) ont été avancées à ce sujet :

a) réduction de la disponibilité de l'eau, due à l'augmentation de la pression osmotique;

b) accumulation excessive d'ions Na^+ et Cl^- dans les tissus de la plante, entraînant un effet de toxicité;

c) déséquilibre ionique causé par l'absorption réduite de cations essentiels en liaison avec cette accumulation excessive.

Plus récemment BOUCAUD (1972) a émis l'hypothèse selon laquelle il y aurait, lorsque la concentration en NaCl du milieu devient trop importante, un ralentissement, puis un blocage de l'incorporation de l'azote soluble organique, aboutissant à l'apparition de produits plus ou moins toxiques, tels que la putrescine ou la proline. Les effets d'un excès de sel se manifesteraient par conséquent davantage au niveau des synthèses organiques qu'au niveau de la photosynthèse proprement dite. Ceci semble confirmé par les expériences d'ECKARDT (1972) sur *Salicornia fruticosa* qui montrent qu'une réduction de la photosynthèse n'intervient qu'à partir de salinités relativement élevées, de l'ordre de $30 \text{ g}_{\text{NaCl}} \cdot \text{l}^{-1}$. Notons enfin qu'après avoir cultivé différentes espèces en présence de NaCl ou de KCl , BAUMEISTER et SCHMIDT (1962) ont conclu que le sodium pouvait remplacer, parfois même avantageusement, le potassium en ce qui concerne la photosynthèse, mais pas dans son rôle dans les synthèses protéiques.

CONCLUSION

Les deux espèces étudiées appartiennent à la catégorie des halophytes obligatoires ou halophytes *sensu stricto*, qui exigent une certaine teneur en sel dans le milieu pour assurer leur plein développement. C'est *S. patula* qui est la plus sensible à la diminution de la salinité en-deça de la concentration optimale pour la croissance; elle peut, par conséquent, être considérée comme étant la plus exigeante en sel des deux, ce qui semble d'ailleurs confirmé par le fait que *S. brachystachya* peut coloniser des terrains nettement moins salés que *S. patula*.

Les deux espèces sont des halophytes de type accumulateur dont les parties aériennes sont fortement minéralisées, même aux faibles salinités. L'accroissement de la salinité entraîne une augmentation de la teneur en sodium, qui n'est que partiellement compensée par une diminution des autres cations, du potassium notamment. Un freinage efficace de l'absorption du sodium n'intervenant qu'aux salinités les plus élevées, on aboutit à des teneurs en éléments minéraux très élevées des parties aériennes, où le sodium et le chlore représentent à eux seuls plus de 50 % de la matière sèche.

Parallèlement à l'augmentation de la teneur en éléments minéraux on observe une diminution importante de la teneur en carbone, ce qui fait que l'influence de la salinité sur la croissance n'est pas la même lorsqu'on l'exprime par la quantité de carbone présente. C'est ainsi que, contrairement à ce qui se passe lorsque la croissance est exprimée en matière sèche, les courbes de réponse aux fortes salinités de la croissance

exprimée en carbone sont les mêmes pour les deux espèces. L'influence de la salinité se traduit par une décroissance exponentielle de la quantité de carbone présente, qui permet de caractériser la résistance au sel des deux espèces.

Les racines sont moins sensibles que les parties aériennes au manque tout comme à l'excès de sel : c'est donc aux salinités considérées comme optimales pour la croissance que le rapport entre les parties aériennes et les racines est le plus élevé, tout au moins lorsqu'il est calculé sur la base des quantités de carbone présentes. On observe un phénomène analogue en ce qui concerne la teneur en eau des parties aériennes laquelle passe par un maximum qui coïncide également avec la salinité optimale pour la croissance.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIANI M. J., 1945. — *Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau des halophytes de la région néerlandaise méridionale, ainsi que la Méditerranée française*. J. B. Wolters, Groningen, 217 p.
- BAUMEISTER W. et SCHMIDT L., 1962. — Ueber die Rolle des Natriums im Pflanzlichen Stoffwechsel. *Flora*, **132**, 24-56.
- BINET P., 1960. — Cultures sans sol de plantes halophiles. Les enseignements de quelques essais préliminaires. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10^e série, **1**, 28-39.
- BINET P., 1970. — Halophytes. In *Encyclopedia Universalis*, Laffont, Paris, **8**, 224-225.
- BLACK R. F., 1956. — Effects of NaCl in water culture on the ion uptake and growth of *Atriplex hastata* L. *Aust. J. Biol. Sc.*, **9**, 68-80.
- BOUCAUD J., 1972. — Caractéristiques écophysiologiques et aspects particuliers du métabolisme azoté de deux écotypes de *Suaeda maritima* (L.) Dum. (*S. m. macrocarpa* Moq. et *S. m. flexilis* Focke) en relation avec leur halophilie. Thèse de Doctorat d'État. Université de Caen, 207 p.
- CHOUARD P., 1951. — *Cultures sans sol*, « La Maison Rustique », Paris, 64 p.
- ECKARDT F. E., 1972. — Dynamique de l'écosystème, stratégie des végétaux et échanges gazeux : cas des enganes à *Salicornia fruticosa*. *Œcol. Plant.*, **7**, 333-345.
- EPSTEIN E., 1961. — The essential role of calcium in selective transport by plant cells. *Plant. Physiol.*, **36**, 437-444.
- ESPIAU P. et al., 1967. — *Méthodes et techniques des analyses de terres*, Document n° 34, C.N.R.S.-C.E.P.E., 154 p.
- GALE J., NAAMAN R., POLJAKOFF-MAYBER A., 1970. — Growth of *Atriplex halimus* L. in sodium chloride salinated culture solutions as affected by the relative humidity of the air. *Aust. J. Biol. Sc.*, **23**, 947-952.
- GREENWAY H., 1962. — Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment. *Aust. J. Biol. Sc.*, **15**, 16-38.
- GREENWAY H., 1968. — Growth stimulation by high chloride concentrations in halophytes. *Is. J. Bot.*, **17**, 169-178.
- GROUZIS M., 1972. — Étude comparée de la germination et de la croissance de trois halophytes : *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris., *Salicornia fruticosa* L. et *Salicornia emerici* DUVAL-JOUVE, D.E.A. d'Écologie, U.S.T.L., Montpellier, 45 p.

- GROUZIS M., 1974. — Écophysiologie comparée de trois espèces annuelles du genre *Salicornia*. Croissance et accumulation des sels. Thèse de 3^e Cycle, U.S.T.L., Montpellier.
- GROUZIS M., BERGER A. et HEIM G., 1976. — Polymorphisme et germination des graines chez trois espèces annuelles du genre *Salicornia*. *Æcol. Plant.*, **11**, 41-52.
- HAYWARD H. E., 1956. — La croissance des plantes en milieu salin. In: UNESCO, Arid Zone Res. Utilisation of saline water, **4**, 39-75.
- HEIMANN H., 1966. — Plant growth under saline conditions and the balance of the ionic environment. In BOYCO H. (ed.), *Salinity and aridity: new approaches to old problems*. Dr. W. JUNK, The Hague, 408 p.
- HYDER S. Z., GREENWAY H., 1965. — Effects of Ca^{++} on plant sensitivity to high NaCl concentrations. *Plant and Soil*, **23**, 258-260.
- ILJIN W. S., 1922. — Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkung von Salzen. *Biochem. Zeits*, **132**, 526-540.
- LANGLOIS J., 1967. — Cultures sans sol de *Salicornia stricta* Dumort. *Rev. Gén. Bot.*, **74**, 176-196.
- LANGLOIS J., 1968. — Matières minérales et azote total chez *Salicornia stricta* Dumort. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10^e série, **9**, 149-157.
- LANGLOIS J., 1969. — Na et succulence chez *Salicornia stricta* Dumort. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **116**, 393-398.
- LE SAOS J., 1968. — Action du NaCl et du $CaCl_2$ sur l'absorption et la répartition du calcium chez *Cochleria anglica* L. C. R. Ac. Sc., Paris, Série D, **266**, 2075-2077.
- OSMOND B., 1963. — Oxalates and ionic equilibria in Australian salt-bushes (*Atriplex*). *Nature*, **198**, 503-504.
- RAINS D. W. et EPSTEIN E., 1967. — Preferential absorption of potassium by leaf tissue of the mangrove *Avicennia marina*: an aspect of halophytic competence in coping with salt. *Aust. J. Biol. Sc.*, **20**, 847-857.
- REPP G., 1964. — L'écophysiologie des halophytes au niveau cellulaire. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.*, **4**, 209-224.
- STOCKER O., 1928. — Das Halophytenproblem. *Ergeb. Biol.*, **3**, 265-353.
- VAN EIJK M., 1939. — Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster tripolium*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, **36**, 559-657.
- WAISEL Y., 1972. — *Biology of Halophytes*, Academic Press, New York. 395 p.
- WILLIAMS M. C., 1960. — Effect of sodium and potassium salts on growth and oxalate content of Halogeton. *Plant Physiol.*, **35**, 500-505.