

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur de Spécialité en

ÉCOLOGIE VÉGÉTALE

ÉCOPHYSIOLOGIE COMPARÉE DE TROIS ESPÈCES ANNUELLES DU GENRE SALICORNIA Germination, Croissance et Accumulation de sels

TEXTE

par

Michel GROUZIS

Maître ès Sciences

soutenue le 14. 11. 74 , devant la Commission d'Examen

Jury :

M. Ch. SAUVAGE

Président

Mme N. PARIS-PIREYRE

M. F.E. ECKARDT

Assesseurs

M. A. BERGER

U N I V E R S I T E
DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DU LANGUEDOC

- I -

LISTE DES PROFESSEURS

Président : J. ROUZAUD

Vice-Présidents : B. CHARLES - G. SAUMADE.

Doyens Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

P. MATHIAS
B. CHARLES
A. CASADEVALL

Professeurs Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

R. JACQUES	G. DENIZOT	M. MOUSSERON
M. CASTERAS	J. GRANIER	P. CHATELAIN
E. CARRIERE	CH. BOUHET	A.M. VERGNOUX
E. TURRIERE	J. MOTTE	E. KAHANE
C. CAUQUIL	J. SALVINIEN	P. VIELES

Secrétaire Général ; E. SIAU

Professeurs Titulaires :

- M.	J.P. ROIG.....	Physique
- M.	G. COUCHET.....	Mécanique supérieure
- M.	J. AVIAS.....	Géologie
- M.	R. MAURY....(I:P:A:)	Droit
- M.	J.J. MOREAU.....	Mécanique Rationnelle
- M.	B. CHARLES.....	Mathématiques pures
- M.	R. JOUTY.....	Physique
- M.	P. DUMONTET.....	Physique
- M.	R. LEGENDRE.....	Zoologie
- M.	I. ASSENMACHER.....	Physiologie Animale
- M.	B. PISTOULET.....	Physique
- M.	Ch. ROUMIEU.....	Analyse Supérieure
- M.	J. ROBIN.....	Physique
- M.	A. POTIER.....	Chimie Minérale
- M.	R. LAFONT.....	Physique
- M.	R. JACQUIER.....	Chimie

../..

- M.	J. FALGUEIRETTES.....	Minéralogie
- M.	J. REGNIER.....	Chimie
- Mme	J. CHARLES.....	Mathématiques
- M.	P. CAILLON.....	Physique
- M.	J. ROUZAUD.....	Chimie
- M.	Ch. SAUVAGE.....	Botanique
- M.	H. CHRISTOL (E.N.S.I.).....	Chimie
- Mme	G. VERNET.....	Biologie Animale
- M.	L. CECCHI.....	Physique
- M.	H. ANDRILLAT.....	Astronomie
- M.	M. SAVELLI.....	Physique
- M.	M. MATTAUER.....	Géologie
- M.	L. EUZET.....	Zoologie
- M.	C. DELOUPY.....	Physique
- M.	L. GRAMBAST.....	Botanique
- M.	A. BONNET.....	Botanique
- M.	G. LAMATY.....	Chimie
- M.	R. MARTY.....	Psychophysiologie
- Mme	S. ROBIN.....	Physique
- M.	R. CORRIU (I.U.T.).....	Chimie
- Mme	N. PARIS.....	Physiologie végétale
- M.	J. ZARZYCKI.....	Sciences des Matériaux
- M.	S. GROMB.....	Chimie Physique
- M.	F. SCHUE.....	Chimie organique
- M.	M. MAURIN.....	Chimie Minérale
- M.	P. SABATIER.....	Mathématiques
- M.	L. THALER.....	Paléontologie
- M.	E. GROUBERT.....	Physique
- M.	M. ROUZEYRE.....	Physique
- M.	Ch. CASTAING.....	Mathématiques
- M.	F. PROUST.....	Géologie

Professeurs sans chaire :

- M.	G. TOURNE.....	Chimie
- M.	J. REMY.....	Géologie
- M.	P. DEMANGEON.....	Géologie
- Mme	H. GUASTALLA.....	Biologie Physico-Chimique
- M.	R. LENEL.....	Biologie animale

- M.	A. BASSOMPIERRE.....	Physique
- M.	N. ROBY.....	Mathématiques
- M.	R. GAUFRES.....	Chimie
- M.	J. PARIS.....	Zoologie
- M.	G. BOUGNOT.....	Physique
- M.	P. MOLINO.....	Mathématiques
- M.	J. LEGRAND.....	Physiologie Animale
- M.	R. JONARD.....	Botanique
- M.	R. CANO (I.U.T.).....	Mesures Physiques
- M.	J.P. FILLARD (I.U.T. NIMES).....	Génie Electrique
- M.	J.M. MORETTI.....	Biochimie
- M.	J.L. IMBACH.....	Chimie
- M.	J. DAUZAC.....	Physiologie végétale
- M.	G. BOUIX.....	Zoologie
- M.	L. GIRAL.....	Chimie Organique
- M.	M. AMANIEU (Sciences et Techniques).....	Hydrologie et mariculture
- M.	M. DENIZOT.....	Biologie Végétale
- M.	B. BRUN.....	Chimie Physique
- M.	J.D. BAYLE.....	Physiologie Animale
- M.	J.P. QUIGNARD.....	Biologie Animale
- M.	Ph. VIALLEFONT.....	Chimie
- M.	G. LECOY (I.U.T.).....	Génie Electrique
- M.	J. GARCIA (I.U.T.)-(NIMES).....	Génie Mécanique
- M.	P. LOUIS.....	Géophysique Appliquée

Professeurs Associés :

- M.	E. AKUTOWICZ.....	Mathématiques
- M.	A. MICALI.....	Mathématiques
- M.	C. VAGO.....	Biologie Animale
- M.	L. DAUZIER.....	Physiologie Animale
- M.	F. WINTERNITZ.....	Chimie Organique
- M.	R. SENOUILLET.....	Economie et gestion
- M.	C. MAURIN.....	Biologie Animale
- M.	I. HIRSCHMAN.....	Mathématiques
- M.	R. LYNDON.....	Mathématiques
- Mme	M. VAN CAMPO.....	Biologie végétale
- M.	P. GALZY.....	Biochimie
- M.	E. VERDIER.....	Chimie Générale
- M.	E. SERVAT.....	Géologie.

Maitres de Conférences :

- M.	G. LOUPIAS.....	Mathématiques
- M.	R. HAKIM.....	Mathématiques
- M.	F. HALLE.....	Biologie Végétale
- M.	G. MASCHERPA.....	Chimie
- M.	F. LAPSCHER.....	Mathématiques
- M.	L. LASSABATERE (I.U.T.).....	Mesures Physiques
- M.	C. GOUT.....	Physique
- M.	J.P. TRILLES (I.U.T.).....	Biologie appliquée
- M.	G. BORDURE (I.U.T.).....	Génie Electrique
- M.	Y. PIETRASANTA (E.N.S.I.).....	Chimie Appliquée
- M.	J. CROUZET (Sciences et Techniques).....	Biochimie appliquée
- M.	A. COMMEYRAS.....	Chimie Organique
- M.	P. MATHIEU.....	E.E.A.
- M.	J.L. ROBERT (I.U.T. NIMES).....	Génie électrique
- M.	C. DURANTE.....	Automatique
- Mlle M.	M. LEVY (I.U.T.).....	Chimie
- M.	L. LAGARRIGUE (I.U.T.).....	Biologie appliquée
- M.	Cl. DROGUE (Sciences et Techniques).....	Hydrogéologie
- M.	P. GENESTE (E.N.S.I.).....	Chimie Physique Appliquée
- M.	J. CHEFTEL (Sciences et Techniques).....	Biochimie appliquée à l'alimentation
- M.	M. AVEROUS (I.U.T.NIMES).....	Génie électrique
- M.	B. LEMAIRE (Sciences et Techniques).....	Mathématiques appliquées Informatique
- M.	M. VALADIER.....	Mathématiques
- M.	O. MAISONNEUVE (I.U.T.).....	Informatique
- M.	R. BRUNEL René.....	Physique
- M.	C. BENOIT.....	Physique
- M.	P. DELORD.....	Physique
- M.	P. JOUANNA (I.U.T. NIMES).....	Génie civil
- M.	M. GODRON.....	Ecologie Végétale
- M.	M. LEFRANC.....	Mathématiques
- M.	R. BEN AIM.....	Génie Chimique et Traite- ment des Eaux
- M.	P. BESANCON.....	Physiologie de la nutri- tion appliquée à l'alimen- tation
- M.	J. PETRISSANS.....	Chimie
- M.	J.Y. GAL.....	Chimie analytique appliquée
- M.	Ph. JEANTEUR.....	Biochimie
- M.	H. GIBERT (Sciences et Techniques).....	Génie Alimentaire
- M.	A. GROTHENDIECK	Mathématiques

Maîtres de Conférences Associés :

- M. I. FREIBERGS..... Informatique

Chargés d'Enseignement :

- M. Y. ESCOUFIER (I.U.T.)..... Informatique
- M. B. FILLIATRE..... Informatique
- M. A. LIEGEOIS..... Chimie
- M. B. TARODO de la FUENTE..... Biochimie appliquée
et Technique des Mat.
alimentaires

Chargé des Fonctions de Maître de Conférences :

- M. G. SAUMADE (I.U.T.)..... G.E.A. (Economie des
Entreprises)

Chargés de Cours :

- M. J. GUIN (I.P.A.)
- M. M. MOUTON (I.U.T.)

SOMMAIRE

	Pages
REMERCIEMENTS	
INTRODUCTION.....	1
Chapitre I. GENERALITES SUR L'ECO-PHYSIOLOGIE DES HALOPHYTES ET EN PARTICULIER DE <i>SALICORNIA HERBACEA</i> L. <i>SENSU</i> <i>LATO</i>	3
1. TAXONOMIE ET AUTECOLOGIE.....	3
1.1. Taxonomie.....	3
1.2. Autécologie.....	4
2. LA GERMINATION EN MILIEU SALE.....	5
2.1. Influence de la salinité du milieu sur la germination.....	5
2.2. Influence du prétraitement par le froid humide des graines sur la germination.....	5
3. LA CROISSANCE EN MILIEU SALE.....	6
3.1. Effets du sel sur la croissance.....	6
3.2. Différentes hypothèses sur le mode d'action des sels. Adaptation particulières chez les halophytes.....	7
4. ACCUMULATION ET REPARTITION DES SELS EN MILIEU SALE.....	8
4.1. Introduction.....	8
4.2. Teneur en éléments minéraux chez quelques halophytes et leur répartition dans la plante.....	9
4.3. Effets du Na ⁺ sur l'absorption des autres ions.....	10
Chapitre II. MATERIEL ET METHODES.....	12
1. LE MATERIEL VEGETAL - ORIGINE - TRAITEMENTS.....	12
1.1. Matériel végétal et origine.....	12
1.2. Prélèvement et stockage des graines.....	12
2. ETUDES DE TERRAIN.....	13
2.1. Etudes pédologiques.....	13
2.1.1. Les stations.....	13
2.1.2. Echantillonnage et préparation du matériel.....	13
2.1.3. Techniques analytiques.....	13

2.2. Etudes sur la végétation.....	14
2.2.1. Evaluation de la densité.....	14
2.2.2. Biomasse aérienne.....	14
3. ETUDES AU LABORATOIRE.....	14
3.1. Précisions taxonomiques.....	14
3.1.1. Etude biométrique des graines.....	15
3.1.2. Dénombrement chromosomique.....	15
3.2. Germination.....	15
3.2.1. Influence de la concentration en NaCl et de la durée du prétraitement sur la germination : conditions expérimentales.....	16
3.2.2. Effets de l'éclairement sur la germination : conditions expérimentales.....	16
3.2.3. Dispositif et répétition.....	16
3.3. Morphologie et croissance.....	17
3.3.1. Conditions de cultures.....	17
3.3.1.1. Conditions générales de culture.....	17
a) dispositif de culture.....	17
b) solution nutritive de base.....	17
c) origine des graines.....	18
3.3.1.2. Conditions particulières à la culture à faibles salinités (0 à 1 g l ⁻¹).....	18
a) mise en place de la culture.....	18
b) répartition de l'échantillonnage-récolte..	19
3.3.1.3. Conditions particulières à la culture à salinités moyennes (1 à 18 g l ⁻¹).....	19
a) mise en place de la culture.....	19
b) répartition de l'échantillonnage-récolte..	19
3.3.1.4. Conditions particulières à la culture à salinités de moyennes à fortes (3 à 35 g l ⁻¹)	20
a) mise en place de la culture.....	20
b) répartition de l'échantillonnage-récolte..	20
3.3.1.5. Justification des techniques expérimentales	20
a) le pH.....	20
b) mise en place des cultures.....	21
3.3.2. Les paramètres.....	22
3.3.2.1. Etudes morphologiques.....	22
3.3.2.2. Croissance pondérale.....	22

a) poids de matière fraîche (M.F.) et de matière sèche (M.S.).....	22
b) teneur en eau.....	22
c) quantité de C fixé par la plante.....	22
d) préparation des échantillons.....	23
3.3.3. Principe des calculs.....	23
3.4. Répartition des sels dans la plante.....	23
3.4.1. Préparation du matériel - Echantillonnage.....	23
3.4.2. Techniques analytiques.....	24
3.4.3. Expression des résultats.....	24
Chapitre III. RESULTATS ET DISCUSSIONS.....	25
1. TAXONOMIE ET AUTÉCOLOGIE.....	25
1.1. Taxonomie.....	25
1.1.1. L'appareil végétatif.....	25
1.1.2. L'appareil reproducteur.....	26
1.1.3. Morphologie et étude biométrique des graines...	28
1.1.3.1. Morphologie.....	28
1.1.3.2. Etude biométrique des graines.....	28
1.1.3.3. Discussion.....	29
1.1.4. Morphologie des plantules.....	30
1.1.5. Dénombrement chromosomique.....	31
1.2. Autécologie.....	31
1.2.1. Texture minérale fine du sol.....	32
1.2.2. Caractéristiques chimiques du sol.....	33
1.2.3. La submersion.....	34
1.2.4. Discussion - Conclusion.....	35
2. GERMINATION.....	
2.1. Terminologie.....	37
2.2. Résultats.....	37
2.2.1. Effet de la salinité sur la germination.....	38
2.2.1.1. <i>S. emericci</i>	38
2.2.1.2. <i>S. brachystachya</i>	38
2.2.1.3. <i>S. patula</i>	39
a) graines centrales.....	39
b) graines latérales.....	39
2.2.2. Influence du prétraitement des graines.....	40
2.2.2.1. <i>S. emericci</i>	40
2.2.2.2. <i>S. brachystachya</i>	41
2.2.2.3. <i>S. patula</i>	42

a) graines centrales.....	42
b) graines latérales.....	42
2.2.3. Action de l'éclairement.....	43
2.2.4. Etablissement dans la nature.....	44
2.2.4.1. Densité au stade cotylédonnaire.....	44
2.2.4.2. Densité au stade adulte.....	45
2.2.5. Discussion.....	45
2.2.5.1. Effet de la salinité sur la germination...	45
2.2.5.2. Influence du prétraitement des graines....	46
2.2.5.3. Action de l'éclairement	46
2.2.5.4. Signification écologique de ces diverses particularités.....	47
3. MORPHOLOGIE, CROISSANCE ET PRODUCTIVITE.....	48
3.1. Morphologie en conditions contrôlées.....	48
3.1.1. Le port.....	48
3.1.2. Longueur d'entre-noeud de l'axe principal....	49
3.1.3. Degré de ramification.....	49
3.1.4. Appareil racinaire.....	50
3.2. Croissance pondérale.....	51
3.2.1. Cultures à faibles salinités (0 à 1 g de NaCl/ 1 de solution nutritive).....	51
3.2.2. Cultures à salinités moyennes (1 à 18 g de NaCl/1 de solution nutritive).....	54
3.2.3. Cultures à salinités moyennes à fortes (3 à 35 g NaCl/1 de solution nutritive).....	54
3.3. Biomasse sur pied et production.....	55
3.3.1. Evolution de la biomasse en fonction du temps.	55
3.3.2. Variation de la biomasse en fonction de la densité.....	56
3.4. Discussion.....	56
4. ACCUMULATION ET REPARTITION DES SELS MINERAUX.....	59
4.1. Teneurs en éléments minéraux et répartition dans la plante.....	59
4.1.1. Importance de la fraction minérale.....	59
4.1.2. Importance relative des différents ions.....	60
4.1.3. Action du NaCl sur les teneurs en C et en N...	61
4.2. Effets de la concentration en NaCl du milieu sur l'absorption des cations majeurs et du Cl^-	61

4.2.1. Variations du contenu ionique des parties aériennes en fonction du NaCl extérieur.....	61
4.2.2. Migration préférentielle vers les parties aériennes.....	62
4.3. Discussion.....	64
CONCLUSION GENERALE.....	66
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	70
ANNEXES : Tableaux (1 - 19)	
Figures (1 - 23)	
Planches (I - IV)	2e volume

REMERCIEMENTS

Avant d'exposer les résultats de mes recherches, qu'il me soit permis de remercier toutes les personnes qui se sont intéressées à ce travail et m'ont permis de le mener à bien.

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur SAUVAGE, qui m'a permis de réaliser ce travail au Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques L. Emberger et pour l'honneur qu'il me fait en acceptant la présidence de ce jury.

Mes remerciements vont à Monsieur ECKARDT, qui m'a toujours témoigné une grande bienveillance et a suivi avec beaucoup d'intérêt l'avancement de mon travail.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance à Madame le Professeur PARIS-PIREYRE pour le soutien qu'elle m'a toujours apporté, et qui malgré ses nombreuses obligations a bien voulu accepter de siéger au sein du jury.

C'est à Monsieur HEIM et à Monsieur BERGER que je dois l'orientation de mes recherches. Les discussions que nous avons eues ensemble, m'ont toujours été très profitables. Leurs conseils et leurs encouragements tout au long de ce travail ont été pour moi un puissant stimulant ; c'est pourquoi je suis heureux de leur exprimer mes très sincères remerciements.

Je tiens à renouveler mes sincères remerciements à Madame PUECH pour l'aide qu'elle m'a apportée dans les études cytologiques et pour l'accueil, toujours très cordial, qu'elle m'a réservé. Monsieur PASSAMA m'a toujours soutenu moralement, qu'il en soit vivement remercié.

Que Madame SONIE, Messieurs BARBRY, FABREGUETTES, JARDON, et tout le personnel des Sections Techniques du C.E.P.E. L. EMBERGER, soient remerciés pour l'aide efficace qu'ils m'ont apportée dans la réalisation de ce travail.

I N T R O D U C T I O N

L'étude des halophytes entreprise au laboratoire d'Eco-Physiologie du C.E.P.E. L. Emberger, est abordée sous l'aspect des échanges gazeux (ECKARDT), de l'analyse de croissance ainsi que de l'estimation de la production primaire nette et de son équivalent énergétique (HEIM), et du régime hydrique (BERGER) (Section d'Eco-Physiologie - Rapport annuel 1973-74).

Notre travail s'insère dans le cadre de ces recherches et porte plus particulièrement sur l'étude de la réponse à la salinité des halophytes succulents, qui sont reconnus pour être les plus résistants au sel. Ces halophytes succulents sont représentés dans la flore régionale par des espèces appartenant aux genres *Salicornia* et *Arthrocnemum*. Notre choix s'est porté sur *Salicornia herbacea sensu lato* et cela pour trois raisons essentielles qui sont les suivantes :

1) un certain nombre de points ont été déjà abordés au laboratoire sur les Salicornes annuelles (ECKARDT, 1972 ; GROUZIS, 1973 ; HEIM, 1974) ; il était donc souhaitable de continuer à travailler sur ces espèces.

2) ces plantes étant par ailleurs des halophytes, c'est-à-dire des plantes en contact par une partie quelconque de leur organisme avec des concentrations anormalement fortes de sel (BINET, 1970), constituent un matériel de choix pour des études se rapportant au problème de l'halophilie,

3) ces espèces se prêtent aisément à l'expérimentation du fait de la durée de leur cycle.

Toutefois une difficulté de ce matériel réside dans le fait qu'il s'agit d'une espèce collective dont la Systématique est assez mal connue et comporte en outre de nombreuses contradictions. Une étude préalable de la Systématique de cette espèce collective a donc été nécessaire. Il s'est avéré qu'elle est constituée le long du littoral Languedocien et en Camargue de trois taxons que nous avons pu rattacher à des espèces décrites antérieurement. En effet deux des trois espèces figurent dans la Flore de France de GUINOCHET et VILMORIN (1973), tandis que le troisième taxon a pu être identifié à une espèce décrite par DUVAL-JOUVE (1868).

L'étude parallèle des trois espèces devait permettre de dégager les caractéristiques essentielles de la réaction des halophytes au facteur sel. Elle a porté sur la réponse à la salinité en ce qui concerne :

1) la germination parce que c'est une phase essentielle du cycle de la plante,

2) la croissance et l'accumulation de sels qui constituent des résultats globaux du fonctionnement de la plante, résultats globaux qu'il est essentiel de connaître avant d'entreprendre des études plus fines.

La première partie de ce travail exposera des généralités sur l'éco-physiologie des halophytes et plus particulièrement sur celle de *Salicornia herbacea sensu lato*. Nous y rapporterons et analyserons un certain nombre de travaux concernant successivement la taxonomie et l'écologie, la germination, la croissance et l'absorption de sels des halophytes.

La deuxième partie sera consacrée à l'exposé des méthodes utilisées dans ce travail.

La troisième partie traitera des résultats se rapportant successivement à la taxonomie et l'autécologie, la germination, la croissance et l'accumulation de sels des espèces que nous avons reconnues.

C H A P I T R E I.

GENERALITES SUR L'ECOPHYSIOLOGIE DES HALOPHYTES EN PARTICULIER DE *SALICORNIA HERBACEA* L. *SENSU LATO*.

1. TAXONOMIE ET AUTECOLOGIE

1.1. Taxonomie

L'étude systématique des Salicornes annuelles (Chénopodiacees, Cyclolobées) regroupées dans l'espèce collective *Salicornia herbacea* L., a suscité depuis plusieurs années de nombreuses controverses.

MEYER (1824 in KONIG 1960) distingue pour l'Allemagne deux espèces : *Salicornia brachystachya*, à épis courts, obtus et *Salicornia stricta*, à épis longs, fusiformes. De même DUVAL-JOUVE (1868) signale deux espèces dans l'Hérault : *Salicornia patula*, à rameaux étalés, à épis courts, et *Salicornia emerici*, à rameaux dressés, à épis longs et à floraison plus précoce que la précédente. MOSS (1911) et BALL et TUTIN (1959) comptent respectivement neuf et huit espèces pour l'Angleterre, tandis que CHEVALIER (1922) en reconnaît pour la France une douzaine, parmi lesquelles *Salicornia duvalii* qui lui paraît appartenir presque exclusivement au littoral méditerranéen. KONIG (1960) distingue pour l'Allemagne deux espèces réparties en six taxons. Ce sont *S. brachystachya* Meyer et *S. stricta* Meyer. KNOERR (1962) cite en Provence quatre espèces ou formes, nombre qu'il réduit à deux espèces ou groupes d'espèces, car ce terme lui paraît plus prudent, dans ses travaux de 1966 à 1968. Il identifie "sans hésitation possible" sa première espèce avec *S. emerici* Duv.-Jouve, et nomme *S. brachystachya* Meyer son deuxième taxon, dont l'identité à *S. patula* Duv.-Jouve lui paraît certaine.

Il faut par ailleurs noter que les opinions divergent non seulement sur le nombre d'espèces mais encore sur la synonymie. C'est ainsi que, si KONIG (1960) rapporte avec des doutes *S. emerici* Duv.-Jouve à *S. brachystachya* Meyer, CHEVALIER (1922) la considère plutôt comme synonyme de *S. stricta* Meyer.

En ce qui concerne la caryologie, la plupart des auteurs, dont KONIG (1960), DALBY (1962) et CONTANDRIOPOULOS (1968), s'accordent pour admettre l'existence de deux groupes : l'un diploïde avec $2n = 18$, et l'autre tétra-ploïde avec $2n = 36$, à l'exception toutefois de HAMBLER (1954) qui a compté

chez *Salicornia pusilla* Woods 2 n = 16, mais il n'est pas sûr lui-même de ce nombre aneuploïde.

1.2. Autécologie

Divers auteurs se sont ainsi penchés sur l'écologie des Salicornes annuelles.

ADRIANI (1934) montre que la teneur en sel, exprimée en % Cl^- dans le sol humide, pour le *Salicornietum herbaceae*, c'est-à-dire un faciès à *S. herbacea* de l'Association à *Salsola soda* L. et *Suaeda splendens* (Pourr.) G., varie dans la couche superficielle, de 2,2 % au printemps à environ 20 % en été. CORRE (1961) rapporte que *S. herbacea* a un optimum de fréquence dans les milieux où la submersion dure longtemps (jusqu'à 9 mois). La salure de la nappe y est très forte puisqu'elle se situe au-dessus de 70 g.l^{-1} , tandis que la salure de l'extrait à saturation de la strate superficielle se situe entre 30 et 50 g.l^{-1} . CORRE et RIOUX (1969) caractérisant une "souillère" de l'Espiguette, notent au niveau de *S. herbacea*, des teneurs en Cl^- de l'ordre de 100 meq pour 100 g de sol, entre - 2 et - 5 cm.

Les publications concernant les espèces mieux définies, font apparaître les divergences déjà signalées dans la classification. Ainsi pour DUVAL-JOUE (1868), *S. patula* Duv.-Jouve se trouve "tout à fait au bord des flaques d'eau saumâtre, et souvent même dans l'eau", alors que KNOERR (1966, 1968) la situe dans "des zones salées, pouvant être très desséchées l'été et probablement rarement submergées". De même *S. emericii* Duv.-Jouve, occupe selon le premier auteur "les bords desséchés des étangs et des flaques d'eau salée", tandis que pour le deuxième cette espèce "recherche les zones mouillées, humides en permanence, même au plus fort de l'été, parfois submergées".

A l'issu de cette analyse bibliographique, un certain nombre de remarques s'imposent :

1) Les auteurs n'adoptent pas le même mode d'expression des résultats, ce qui complique les comparaisons.

2) Les salicornes annuelles correspondent dans l'ensemble à des milieux relativement salés.

3) De nombreuses divergences apparaissent dans la classification, et deux tendances peuvent être notées : l'une allant vers la pulvérisation du groupe, et l'autre qui consiste à réduire le nombre d'espèces.

2. - LA GERMINATION EN MILIEU SALE

Nous verrons successivement l'influence de la salinité et l'action du prétraitement sur la germination.

2.1. Influence de la salinité du milieu sur la germination

L'étude de la germination des semences d'halophytes a suscité de nombreux travaux. POMA dès 1922 (cité par KNOERR, 1961) remarque d'une part que toutes les plantes étudiées peuvent germer dans l'eau douce, et d'autre part que le temps de latence augmente avec la concentration saline du milieu de germination. Parmi des travaux plus récents, on peut citer ceux de LANGLOIS (1966) qui par l'étude de l'aptitude à germer de trois espèces du genre *Salicornia*, montre que c'est dans les solutions à faible salinité que la levée est la meilleure. BINET et BOUCAUD (1968), sur *Suaeda*, confirment que la germination est d'autant plus faible et lente que la salinité est élevée. Il convient toutefois de signaler que pour *Suaeda depressa* (Pursh.) S. Wats. et *Spergularia marina* (L) Griesb., UNGAR (1962) obtient une germination plus rapide et presque deux fois plus importante en présence de NaCl à 0,75 % qu'avec l'eau distillée.

2.2. Influence du prétraitement par le froid humide des graines sur la germination

L'influence de la salinité sur la germination est, en réalité fort complexe, en raison notamment des phénomènes de dormance fréquemment observés chez les halophytes (BINET, 1968). De nombreux exemples montrent en effet que de basses températures affectent la tolérance au sel des graines, en améliorant leur vitesse et leur capacité de germination. Ainsi selon CHAPMAN (1942), des graines préréfrigérées de *Spergularia media* germent à 80 %, alors que la levée des graines témoins n'atteint que 6 %. De même LANGLOIS (1966), signale qu'un séjour préalable des graines au froid humide favorise la germination chez *Salicornia stricta* Dum., et *Salicornia disarticulata* Moss., ainsi que chez *Salicornia radicans* Sm., à condition toutefois que la durée du prétraitement excède trente jours chez cette dernière. WASEL (1972) rapporte que des graines de *Spergularia* germent dans des concentrations supérieures à 3 % de NaCl, après une période d'exposition à des basses températures. BOUCAUD (1962) obtient des résultats similaires sur *Suaeda maritima* Dum., mais il ajoute que

l'action du froid est plus efficace si elle a lieu en milieu salé que dans l'eau distillée.

La plupart des auteurs s'accordent donc pour admettre que, chez les halophytes, comme chez les glycophytes, la capacité de germination est plus élevée dans les milieux non salés. La présence de NaCl dans le milieu de germination entraîne une augmentation de la durée des processus de germination et retarde par conséquent la levée. Il convient toutefois de noter que la diminution de la capacité de germination en fonction de la concentration est plus lente chez les halophytes que chez les glycophytes (LOTSCHERT, 1970). La germination est par ailleurs affectée par un prétraitement par le froid humide des graines ; ce prétraitement a pour effet de modifier les réactions de la graine vis-à-vis du facteur sel, et permet notamment aux graines prétraitées de germer dans des milieux plus concentrés que les graines non prétraitées.

3. - LA CROISSANCE EN MILIEU SALE

3.1. Effets du sel sur la croissance

Il est communément admis que le sel retarde la croissance chez la plupart des plantes. Chez les glycophytes, la croissance est retardée par des concentrations en NaCl inférieures à 50 mM (WASEL, 1972) ; elle décroît au fur et à mesure que la salinité du substrat augmente. Chez les halophytes, l'inhibition de la croissance apparaît plus tardivement, et la courbe de réponse à la salinité passe généralement par un optimum qui est plus ou moins étalé suivant la tolérance au sel de l'espèce considérée (WASEL, loc. cit.).

En ce qui concerne la croissance de *Salicornia herbacea* sensu lato HALKET, dès 1915, rapporte que la croissance de *Salicornia oliveri* MOSS. et de *Salicornia ramosissima* WOODS est bien meilleure en présence de NaCl qu'en son absence ; la croissance optimale étant obtenue avec des solutions contenant 2 à 3 % de ce sel. KELLER (1925 in KNOERR, 1961), cultive *S. herbacea* en pots de sable imbibé de solution nutritive additionnée de NaCl et trouve que la concentration de 1 % est la plus favorable à sa croissance. VAN EIJK (1939) montre que l'optimum de croissance pour cette espèce est obtenu par une concentration en NaCl de 2 % ; la croissance la plus forte étant observée lorsque le Cl^- est associé au Na^+ . BAUMEISTER et SCHMIDT (1962) trouvent pour cette espèce une croissance optimale avec une solution contenant 1,5 à 2 % de NaCl.

BINET (1960) signale qu'elle croît au mieux sur la solution nutritive de la Purdue University additionnée de 1 à 2 % de NaCl. STROGOV (1964) montre que la croissance de cette espèce est favorisée par le sel ; il signale d'autre part qu'en présence de NaCl le taux de croissance est significativement plus élevé qu'en présence de Na_2SO_4 . LANGLOIS (1967) rapporte que *Salicornia stricta* Dum. croît très bien sur la solution HOMES 7 additionnée de 10 g. l^{-1} de NaCl, à condition de traiter les graines par le froid humide et de les faire germer en milieu salé.

Il apparaît que les résultats ne concordent pas toujours et leur comparaison est rendue difficile par le fait que les solutions nutritives utilisées sont diverses et que les rapports entre leurs différents éléments ne sont pas toujours les mêmes. A titre d'exemple, signalons que HALKET utilise la solution de SACHS tandis que BINET emploie celle de la Purdue University et LANGLOIS la solution HOMES 7. Si l'on compare la solution HOMES 7 à celle de la Purdue University on constate que la première est nettement plus riche en Ca^{++} et Mg^{++} , plus pauvre en azote, et en outre dépourvue d'azote sous forme ammoniacale. Il est d'autre part possible que ces travaux ne s'adressent pas à la même espèce, puisque *Salicornia herbacea* est une espèce collective groupant de nombreux taxons. Ces différents auteurs s'accordent par contre pour admettre que la croissance de *S. herbacea* est meilleure en présence de NaCl. La croissance optimale étant obtenue pour des concentrations relativement élevées puisqu'elles vont de 1 % à 3 %.

3.2. Différentes hypothèses sur le mode d'action des sels -

Adaptations particulières chez les halophytes

Le mode d'action du sel sur la croissance a été résumé par différents auteurs, dont HAYWARD (1956) et GREENWAY (1962). Selon ces auteurs la croissance des plantes en milieu salé est inhibée par la combinaison des trois facteurs suivants :

a) réduction de la disponibilité en eau du substrat pour la plante, due à l'augmentation de la pression osmotique de la solution du sol ; par ailleurs la résistance à la circulation de l'eau à travers les racines augmente, accentuant ainsi la sécheresse physiologique (WASEL, 1972),

b) accumulation excessive d'ions dans les tissus de la plante

entraînant ainsi leur toxicité,

c) absorption réduite des cations essentiels associée à l'accumulation de Na^+ provoquant un équilibre ionique.

Les halophytes présentent un certain nombre de mécanismes physiologiques leur permettant de s'adapter à ces différents effets dont les principaux ont été signalés, dès 1922, par ILJIN (in HAYWARD, 1956). Les halophytes ont pour cet auteur :

a) une aptitude à créer des pressions osmotiques assez élevées en valeur absolues pour compenser l'accroissement osmotique du substratum salin,

b) une faculté d'accumuler des quantités considérables de sels dans les liquides cellulaires et de régler cette accumulation,

c) un protoplasme relativement résistant aux effets de l'accumulation de Na^+ dans le suc cellulaire.

REPP (1964) met d'ailleurs l'accent sur l'importance de la résistance protoplasmique au sel ; cette résistance représente selon l'auteur le facteur essentiel des problèmes écophysiologiques concernant la tolérance au sel et le bilan d'eau dans des plantes poussant sur sol salé.

A ces caractères généraux s'ajoutent des adaptations particulières. Certains halophytes non succulents peuvent, par exemple, excréter le sel absorbé par des glandes au niveau des feuilles afin d'empêcher leur accumulation. C'est le cas de *Tamarix*, *Statice*, *Aeluropus litoralis* (Willd.) Parl. (POLLAK et WAISEL, 1972), et des plantes de la mangrove comme l'*Avicennia*. Chez les halophytes succulents, groupe auquel appartient le genre *Salicornia*, la succulence a souvent été considérée comme le mécanisme permettant aux plantes de résister à de fortes concentrations salines, grâce à son pouvoir de dilution.

4. - ACCUMULATION ET REPARTITION DES SELS EN MILIEU SALE

4.1. Introduction

Les valeurs des caractéristiques chimiques des sols que nous avons rapportées dans le paragraphe consacré à l'autécologie donnent une idée de l'importance de la concentration en sels dissous des sols halomorphes et des faibles potentiels hydriques qui en résultent. Les végétaux soumis à de telles conditions se trouvent donc confrontés à une double difficulté : alimentation hydrique difficile et possibilité d'intoxication due aux éléments en excès (EPSTEIN, 1972). On sait que

les halophytes possèdent un certain nombre de mécanismes leur permettant de s'adapter à de tels milieux, à savoir la capacité de maintenir des potentiels osmotiques intracellulaires encore plus faibles que ceux de la solution du sol, et la propriété de tolérer de fortes concentrations intracellulaires en ions (EPSTEIN, loc. cit.).

4.2. Teneur en éléments minéraux chez quelques halophytes et leur répartition dans la plante

Des analyses effectuées sur un certain nombre d'halophytes montrent en effet que les teneurs en matières minérales sont très élevées. C'est ainsi que le Na^+ , le K^+ , le Ca^{++} et le Cl^- représentent 16,6 % du poids de matière sèche (M.S.) des parties aériennes de *Agropyron elongatum* (Host) P.B. cultivé à environ $30 \text{ g.l}^{-1} \text{ NaCl}$; le Na^+ représentant à lui seul 5,3 % (ELZAM et EPSTEIN, 1969). Chez *Atriplex nummularia* Lindl., le Na^+ , le K^+ et le Cl^- contribuent à 28 % du poids de M.S. des feuilles dont 14,7 % de Na^+ , mais seulement à 12 % du poids de M.S. des racines (GREENWAY, 1968). En analysant les feuilles de trois espèces d'*Atriplex*, BEADLE et al. (1957) montrent que l'accumulation des sels dans leurs tissus est très élevée : les cendres constituant 24 à 38 % du poids de M.S. Les cendres des rameaux chlorophylliens de *Salicornia fruticosa* L., de l'ordre de 28 % du poids de M.S. au mois de mai atteignent 40 % en juillet : le Na^+ et le Cl^- représentant à eux seuls pour les deux périodes considérées respectivement 21 % et 33 % (HEIM, résultats non publiés). Chez *Salicornia stricta* Dum., la teneur en matière minérale est encore plus élevée puisqu'elle atteint 45 % à 50 % du poids de M.S. des tiges et 17 à 27 % de celui des racines (LANGLOIS, 1968a). Etant donné l'importance de la fraction ionique dans la plante, il n'est pas étonnant d'observer chez les halophytes des valeurs de potentiels très faibles. Ainsi BERGER (1975) en étudiant les variations saisonnières du potentiel hydrique des espèces appartenant à des groupements halophiles divers, trouvent des valeurs s'échelonnant de - 30 à - 60 bar chez *Suaeda fruticosa* Forsk., de - 30 à - 80 bar chez *Salicornia fruticosa* L. et de - 45 à - 90 bar chez *Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung.-Sternb.

En ce qui concerne la localisation des éléments minéraux les différents auteurs s'accordent pour admettre que les parties aériennes sont beaucoup plus riches que les racines. La répartition dans les parties aériennes semble par contre dépendre de l'espèce. Ainsi chez *Atriplex hastata* L., le Na^+ et le Cl^- se trouvent surtout dans les bourgeons et

les très jeunes feuilles (BLACK, 1956) ; de même le Na^+ tend à s'accumuler dans les jeunes feuilles et les bourgeons de *Suaeda monoica* (J.F. Gmel.) Forsk. (WASEL, 1972), tandis que LANGLOIS (1968) montre que ce sont les entre-nœuds adultes de *Salicornia stricta* Dum., qui sont les plus riches en ions si on les compare aux entre-nœuds jeunes et âgés.

Parmi les ions disponibles du milieu, c'est le Na^+ qui est principalement absorbé. Cet ion constitue d'ailleurs pour la plupart des halophytes un élément essentiel (EPSTEIN, 1969, 1972). Voyons maintenant quelle peut être son influence sur l'absorption des autres ions.

4.3. Effets du Na^+ sur l'absorption des autres ions

Nous nous limiterons aux effets du Na^+ sur le métabolisme du Cl^- , du K^+ et du Ca^{++} .

Lorsque du NaCl est ajouté au milieu de culture, on observe une absorption non équivalente du Na^+ et du Cl^- : l'absorption du Na^+ étant généralement supérieure à celle du Cl^- (GREENWAY, 1968 ; VAN EIJK, 1939). Le rapport ionique Na^+/Cl^- peut en outre dépendre de l'état des tissus. Ainsi BINET et INIZAN (1963) montrent qu'une grande richesse de tissus en matière organique, correspond toujours à un gros excès de Na^+ par rapport au Cl^- accumulé. De cette absorption préférentielle résulte un déficit anionique minéral dont l'équilibre est généralement rétabli par des acides organiques (WILLIAMS, 1960 ; OSMOND, 1963).

En ce qui concerne les rapports entre le Na^+ et le K^+ , HEIMANN (1966) rapporte que chez les halophytes, contrairement aux plantes sensibles au sel, l'absorption du K^+ diminue en fonction de l'accroissement de la concentration en Na^+ du milieu. De même BINET (1963) montre que le taux d'absorption du Na^+ est dix fois plus élevé que celui du K^+ pour *Suaeda vulgaris* Moq. Des résultats similaires ont été obtenus sur *Aeluropus litoralis* (Willd.) Parl. (POLIAK, 1967 in WASEL, 1972). Chez *Atriplex halimus* L. l'absorption du Na^+ n'est pas affectée par le K^+ , alors que celle du K^+ est fortement inhibée par un excès de Na^+ dans le milieu. Lorsque le Na^+ et le K^+ sont à la même concentration dans le milieu, l'absorption du Na^+ est trois fois plus importante que celle du K^+ (MOZAFAR et al., 1970).

L'absorption du K^+ n'est cependant pas toujours freinée par le

Na^+ ; cet antagonisme ne se retrouve par exemple pas pour *Agropyron elongatum* (Host) P.B. (ELZAM et EPSTEIN, 1969) et *Prosopis farcta* (Banks et Sol.) Eig. (WAISEL, 1972) ; une absorption préférentielle de K^+ en présence de concentrations élevées de Na^+ a été même mise en évidence pour *Avicennia marina* (RAINS et EPSTEIN, 1967).

Le Na^+ diminue aussi l'absorption du Ca^{++} : c'est le cas pour *Suaeda monoica*, *Atriplex halimus* (WAISEL, 1972), *Aeluropus litoralis* (POLLAK, 1967) et même pour *Cochlearia anglica* L., "espèce accumulante vis-à-vis du Ca^{++} " (LE SAOS, 1968). Inversement le Ca^{++} a souvent été considéré comme jouant un rôle primordial dans la réponse des plantes à la salinité en réduisant l'effet dépressif du Na^+ (EPSTEIN, 1961 ; HYDER et GREENWAY, 1965).

En résumé les halophytes possèdent la faculté d'accumuler et de tolérer de fortes teneurs en éléments minéraux dans leurs tissus, représentés essentiellement par du Na^+ et du Cl^- . Bien que tous les éléments absorbés ne soient sûrement pas dissous cette propriété leur permet de maintenir leur hypertonicité et d'assurer leur alimentation hydrique. L'action du Na^+ sur le métabolisme des autres ions se manifeste souvent par une diminution de l'absorption du K^+ et du Ca^{++} . Quant au Cl^- , il augmente avec la concentration en NaCl du milieu, mais une absorption non équivalente est généralement observée entre le Na^+ et le Cl^- , au détriment du Cl^- .

C H A P I T R E I I .

MATERIEL ET METHODES

1. - LE MATERIEL VEGETAL - ORIGINE - TRAITEMENTS

1.1. Matériel végétal et origine

Une étude préliminaire sur le terrain nous a permis de distinguer au sein de l'espèce collective *Salicornia herbacea* trois taxons pour lesquels les binomes suivants ont été retenus : *Salicornia emerici* DUVAL-JOUE, *Salicornia patula* DUVAL-JOUE et *Salicornia brachystachya* (G.F.W. MEYER) D. KONIG.

Des stations représentant des populations importantes de chacune des espèces ont été repérées le long du littoral languedocien et reportées sur la carte de la figure 1. Il apparaît que les trois taxons occupent de nombreuses stations, mais les plus représentatives, si l'on prend comme critère l'étendue de la population et le développement des individus, sont respectivement pour :

- *S. emerici* : Villeneuve El (figure 1.2.), c'est-à-dire en bordure de l'Etang de l'Arnel, le long de la D. 185.

- *S. brachystachya* : Carnon B (figure 1.4.), le long de la D. 62 juste après les Cabanes de Pérols,

- *S. patula* : La Gacholle P1, près du phare de la Gacholle à 12 km environ à l'Est des Saintes-Maries-de-la-Mer.

La plus grande partie des prélèvements et observations ont été faits sur ces stations. Les plantes ont été récoltées au cours des automnes 1972 et 1973. Les dates seront précisées ultérieurement dans les paragraphes relatifs à chaque étude entreprise.

1.2. Prélèvement et stockage des graines

Après leur récolte les segments reproducteurs sont mis à sécher à l'air pendant des temps variables suivant leur état d'hydratation. Les graines sont ensuite triées et débarassées, le cas échéant, des restes du péricarpe et du périanthe qui y adhèrent. Elles sont conservées à sec à environ 18°C jusqu'au moment de leur utilisation.

2. - ETUDES DE TERRAIN

2.1. Etudes pédologiques

2.1.1. Les stations

Plusieurs stations ont été sélectionnées pour décrire les milieux relatifs à chaque espèce. Pour *S. emericii*, les sols proviennent de Villeneuve E1 et Villeneuve E2 (figure 1.2.) ; ceux correspondant à *S. brachystachya* ont été prélevés à Villeneuve B1, Villeneuve B2 et Carnon B, (figures 1.2 et 1.4) tandis que ceux relatifs à *S. patula* sont issus de la Gacholle P1 et P2.

Comme nous le verrons dans le chapitre 3, les résultats n'ont été représentés que pour Villeneuve E1 (*S. emericii*), la Gacholle P1 (*S. patula*) étant donné la grande similitude de ces milieux. Pour *S. brachystachya* les données correspondant à Villeneuve B1 et Carnon B ont été rapportées car une nette différence apparaît dans les caractéristiques chimiques des terres.

2.1.2. Echantillonnage et préparation du matériel

Les prélèvements ont été faits tous les 5 cm, jusqu'à une profondeur maximale de 30 cm. Des niveaux inférieurs n'ont pas été échantillonnés puisque selon ADRIANI (1934) et nos propres observations les racines de *S. herbacea* ne se localisent qu'en surface entre 0 et 20-25 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.

2.1.3. Techniques analytiques

Les analyses ont été effectuées 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).

- Texture minérale fine : la dispersion est faite par l'hexamétophosphate de Na et les prélèvements d'argile et de limon s'effectuent à la pipette de ROBINSON. Les résultats sont exprimés en % de la fraction minérale fine séchée à 105°C.

- pH à l'eau : détermination avec l'électrode de verre à partir d'un mélange aqueux dans les proportions terre-eau de 1/2,5.
- matière organique : dosage par perte au feu.
- résidu sec de l'extrait salin : détermination par pesée après évaporation.
- HCO_3^- et CO_3^{--} : détermination acidimétrique.
- Cl^- : titrage effectué à l'aide de l'autotitristop de Tacussel en utilisant l'électrode d'argent.
- SO_4^{--} : dosage gravimétrique.
- Na^+ , K^+ : dosage par spectrophotométrie de flamme d'émission après leur séparation de tous les éléments lourds et alcalino-terreux.
- Ca^{++} , Mg^{++} : dosage par spectrophotométrie d'absorption atomique.

Le résidu sec de l'extrait salin est exprimé en mg/l ; tous les autres résultats sont donnés en meq/100 g de terre.

2.2. Etudes sur la végétation

2.2.1. Evaluation de la densité

Pour la détermination de la densité au stade cotylédonnaire des mottes de terre d'une surface de 25 cm^2 sont prélevées à l'aide d'une boîte métallique à bords tranchants. Pour l'évaluation des densités au stade adulte les individus sont prélevés sur 1 m^2 à l'aide d'un cadre métallique et comptés. Lorsque le nombre d'individus est supérieur à 1500, la densité est évaluée au laboratoire à partir du poids de matière fraîche de 3 sous-échantillons.

2.2.2. Biomasse aérienne

Les parties aériennes (section au niveau de la surface du sol) sont récoltées sur 1 m^2 . Après leur dénombrement, les individus sont soigneusement rincés afin d'éliminer toutes traces de terre, puis mis à sécher à l'étude à 80°C pendant 48 h. Le poids de matière sèche est alors déterminé.

3. - ETUDES AU LABORATOIRE

3.1. Précisions taxonomiques

3.1.1. Etude biométrique des graines

La longueur et la largeur des graines ont été mesurées à l'aide d'un binoculaire BBT KRAUSS (oculaire : 10 ; grossissement : 4), muni d'un micromètre dont une division correspond à 25 microns. Lorsque la mesure se situe entre deux divisions, la plus proche a été adoptée.

Pour cette étude *S. emerici* a été récoltée à Villeneuve El (16/10/1972), *S. brachystachya* à Carnon B (21/10/1972) et *S. patula* à la Gacholle P3 (10/10/1972). Etant donné le dimorphisme très net existant chez les semences de *S. patula*, les graines centrales et les graines latérales ont été traitées séparément.

Les mesures portent sur un échantillon de 250 graines.

L'établissement et l'analyse des séries ont été faits à partir du nombre de divisions du micromètre. Les résultats ont été ensuite convertis en mm; ce qui justifie les 3 décimales des chiffres rapportés.

3.1.2. Dénombrement chromosomique (PUECH, communication verbale)

Le dénombrement chromosomique a été effectué sur des méristèmes radiculaires obtenus à partir de germinations dans la solution HOMES 7, pH : 6,2. Les racicules âgées d'environ 5 jours sont placées dans un mélange d'alcool-acétique (2 volumes / 1 volume) et maintenues dans ce fixateur pendant 48 h et plus. Elles sont ensuite conservées à 0°C.

Les racines sont colorées par un mélange de :

- orcéine acétique : 0,45 ml (2,2 g d'orcéine naturelle dans 100 ml d'acide acétique glacial)
- eau distillée : 0,55 ml
- HCl : 2 gouttes.

Les tubes sont chauffés lentement au bain-maire jusqu'à 75-80°C. Après refroidissement, ils sont de nouveau portés à cette température. L'écrasement ne s'effectue qu'après un jour de repos dans le colorant.

3.2. Germination

Les graines sur lesquelles ont porté les expériences proviennent respectivement de Villeneuve El pour *S. emerici*, les Aresquiers pour *S. brachystachya* et la Gacholle P2 pour *S. patula*.

Elles ont été récoltées le 14/11/1973 et expérimentées au mois de janvier 1974.

3.2.1. Influence de la concentration en NaCl et de la durée du pré-traitement sur la germination : conditions expérimentales

Le prétraitement des semences a lieu à 5°C, à l'obscurité, pendant 15 ou 30 jours. A cette température, les graines sont placées dans des piluliers et immergées dans 20 ml de la solution nutritive HOMES 7 (cf. tableau 1). Cette solution est additionnée de 0, 3, 8 ou 13 % de NaCl. Le pH est ajusté à 6,2 à l'aide d'une solution de KOH N/10 à raison de 5 ml/l. Il est à noter qu'un certain nombre de graines germe au cours du prétraitement dont il n'est pas tenu compte dans l'évaluation du taux de germination. Dans la discussion (cf. p. 46) nous reviendrons plus en détail sur l'effet que peut avoir cette levée.

Tous les essais de germination ont été entrepris dans la solution nutritive HOMES 7, pH : 6,2 additionnée des mêmes quantités de NaCl. Les boîtes de Pétri sont placées dans des étuves à thermopériode et photopériode réglables. La thermopériode est de 12 h à 25°C et de 12 h à 12°C. Pendant la phase chaude, l'éclairement est assuré par deux lampes Mazda Fluor, TF blanc brillant, de 8 Watt chacune.

3.2.2. Effets de l'éclairement sur la germination : conditions expérimentales

Des graines prétraitées 15 et 30 jours à 5°C à l'obscurité dans la solution HOMES 7 ont été utilisées, pour rechercher une éventuelle photosensibilité des graines. Pour la germination deux séries de boîtes de Pétri ont été préparées.

Les graines de la première série germent dans la solution HOMES 7, à l'obscurité, 12 h à 25°C, 12 h à 12°C, tandis que celles de la deuxième série germent dans le même milieu, 12 h à 25°C à la lumière et 12 h à 12°C à l'obscurité.

Après des durées déterminées, une boîte est prélevée dans chaque série, afin de comparer le taux de germination à la lumière et à l'obscurité. Une fois retirées les boîtes sont éliminées afin d'empêcher toute action de la lumière lors des comptages sur les graines de la série germant à l'obscurité. En effet, nous avons constaté que des périodes d'éclairement de courtes durées (15 à 20 mn) suffisent à induire une reprise de la germination pour les espèces photosensibles.

3.2.3. Dispositif et répétition

Tous les essais de germination ont lieu dans des boîtes de Pétri

contenant chacune 20 ml de solution nutritive ; le fond de chaque boîte est tapissé d'une couche de billes de verre, recouverte de deux épaisseurs de papier filtre (Selecta n° 5895).

Les résultats représentent la moyenne d'au moins deux répétitions portant chacune sur 50 graines et correspondent par conséquent à un échantillon minimum de 100 graines.

3.3. Morphologie et croissance

3.3.1. Conditions de cultures

3.3.1.1. Conditions générales de culture

a - dispositif de culture

La technique utilisée a été mise au point au C.E.P.E.

L. EMBERGER (WACQUANT, communication verbale).

L'arrosage des cultures s'effectue à l'aide d'un dispositif de subirrigation automatique des pots. Le schéma du dispositif correspondant à une solution est représenté sur la figure 2. Sa description est portée en légende.

L'éclairage ne fonctionne que pendant les cultures d'hiver, afin d'empêcher la floraison prématurée des plantes, qui sont des nyctipériodiques (LANGLOIS, 1968b).

b - solution nutritive de base

La solution nutritive de base est la solution HOMES 7 (CHOUARD, 1951), symbolisée par la lettre H, préconisée par LANGLOIS (1967) pour les cultures de *Salicornia*, et déjà utilisée par nous lors d'une étude antérieure (GROUZIS, 1972). La nature des éléments qui la composent et leur concentration (en mg. l^{-1} ou en meq. l^{-1}) sont consignées sur les tableaux 1.1. et 1.2.

La solution de sulfate ferreux d'origine a été remplacée par du Sequestrène 138 Fe (chélate de fer de l'acide éthylène diamine di-O-hydroxyphényl acétique) afin d'éviter toute précipitation du fer.

Cette solution est additionnée de quantités variables de NaCl selon les besoins de l'expérimentation, et les solutions ainsi obtenues sont désignées par Hx, l'indice x indiquant la quantité de NaCl ajoutée en g. l^{-1} . Les concentrations en NaCl du milieu de culture seront aussi présentées sous la forme x g. l^{-1} , ce qui signifie xg de NaCl par litre

de solution nutritive. Le pH de la solution finale est de 5,2. Les solutions sont renouvelées toutes les semaines afin d'éviter une concentration trop importante du sel, concentration due à l'évaporation.

c - origine des graines

L'origine et les dates de récolte des graines utilisées dans les études portant sur la croissance sont les mêmes que celles concernant l'étude biométrique des semences (cf. p. 15 §3.1.1.). En ce qui concerne *S. patula* seules les graines centrales ont été expérimentées. Avant le semis les graines subissent un prétraitement à 5°C, à l'obscurité, pendant 30 j dans H₀ dans le cas des faibles salinités et dans H₅ dans le cas des salinités moyennes à fortes. La solution H₅ a été utilisée comme solution de prétraitement uniquement parce qu'un stock de graines correspondant à cette solution était disponible.

3.3.1.2. Conditions particulières à la culture à faibles salinités
(0 à 1 g. l⁻¹)

La culture est menée du 23/12/1973 au 14/3/1974.

La température maximale du jour varie de 29°C à 31°C pour la période considérée. Le minimum nocturne a été fixé à 12°C à l'aide d'un dispositif de chauffage commandé par un thermostat. La moyenne des maximums du degré hygrométrique est de 75 % tandis que la moyenne des minimums est de 42 %. Les concentrations en NaCl expérimentées dans cette série de culture sont : 0 ; 0,05 ; 0,2 ; 0,4 ; 0,6 ; 1 g. l⁻¹. Le pH de la solution a été ajusté à 6,2 par addition de 5 ml de KOH N/10 par litre de solution nutritive.

a - mise en place de la culture

Dans chaque pot 5 poquets de 5 graines sont semés à la surface du sable. Les pots sont mis à tremper dans la solution nutritive, et le niveau de la nappe, maintenu constant pendant la germination, est déterminée de manière à imbiber sans excès la surface du sable.

Les plantes devant se développer dans H₀, H_{0,05}, H_{0,2}, H_{0,4} et H_{0,6} germent dans ces milieux, tandis que celles devant croître dans H₁ germent dans H_{0,6}.

Après la levée qui est obtenue 5 jours après le semis la salinité est augmentée quotidiennement de 40 % de la concentration dans le dernier traitement, et cela jusqu'à l'obtention de la salinité désirée.

Parallèlement, le niveau de la nappe est abaissé progressivement, afin d'empêcher le développement excessif des algues à la surface du sable, et de favoriser la pénétration en profondeur des racines.

Lorsque les plantules atteignent 3 à 4 entre-noeuds, elles sont éliminées de manière à n'en laisser qu'une par poquet soit au maximum 5 par pot.

b - répartition de l'échantillonnage-récolte

La répartition du nombre d'individus sur lesquels ont porté les observations est donnée par le tableau 2.

Les récoltes ont été effectuées sur trois semaines (25/2 au 14/3/1974) et ont portées sur des individus âgés en moyenne de 75 jours.

3.3.1.3. Conditions particulières à la culture à salinités moyennes (1 à 18 g. l⁻¹)

La culture a été effectuée du 21/12/72 au 29/3/73.

La température maximale diurne oscille entre 29°C et 36°C, tandis que le minimum nocturne varie de 7°C à 10°C. La moyenne des maximums du degré hygrométrique est de 86 % ; la moyenne des minimums de 66 %.

Les concentrations en NaCl étudiées dans cette expérience sont de : 1, 3, 8, 13 et 18 g.l⁻¹. Le pH de la solution est de 5,2.

a - mise en place de la culture

Les graines sont semées à la surface du sable, et les pots sub-irrigués 6 fois par jour pendant 7 mn par la solution nutritive où s'effectuera le développement ultérieur. Afin d'éviter que la surface du sable ne sèche par évaporation, ce qui endommagerait les racines, un humidificateur a été utilisé pendant la germination. Au stade 3-4 entre-noeuds, la plantule la plus vigoureuse a été sélectionnée dans chaque pot.

b - répartition de l'échantillonnage-récolte

Le nombre d'individus suivant l'espèce et la concentration en NaCl expérimentée est reporté sur la tableau 3. Les récoltes ont été étalées sur deux semaines (du 21/3 au 29/3/72). A cette époque les individus sont âgés de 94 j.

3.3.1.4. Conditions particulières à la culture à salinités de moyennes à fortes (3 à 35 g. l⁻¹)

La culture s'étend du 12/4/1973 au 22/6/1973.

La température maximale varie de 29°C à 36°C. Le minimum nocturne oscille entre 11 et 14°C. La moyenne des maximums du degré hygrométrique est de 70 % ; la moyenne des minimums de 38 %.

Dans cette série de culture la gamme de salinité expérimentée va de 3 à 35 g. l⁻¹. Le pH de la solution a été ajusté à 6,2 par de la NaOH N/10 à raison de 5 ml par litre.

a - mise en place de la culture

Nous avons utilisé le même principe que celui correspondant à la culture à faibles salinités ; la germination ayant lieu dans ce cas dans la solution à 1 g. l⁻¹. L'augmentation de la concentration en NaCl s'effectue par paliers de 20 % de la concentration précédente.

b - répartition de l'échantillonnage-récolte

Dans chaque solution, les mesures ont porté sur 15 individus de chaque espèce.

Les récoltes ont été réparties sur deux semaines (13/6 au 22/6/1973) et ont été effectuées sur des individus âgés de 66 jours.

3.3.1.5. Justification des techniques expérimentales

Il apparaît dans cet exposé que des modifications ont été apportées au cours de notre travail, et cela dans le souci d'améliorer des méthodes de culture.

a - le pH

Les cultures ont lieu soit à pH : 5,2 soit à pH : 6,2. La première culture (gamme 1 à 18 g. l⁻¹) a été faite à pH : 5,2. Cependant lors de la récolte finale, les nécroses ont pu être observées au niveau des racines, ce qui nous a amené à incriminer le pH. Celui-ci est en effet très acide par rapport à ceux que rencontrent ces plantes dans la nature. Aussi dans la deuxième série (gamme 3 à 35 g. l⁻¹) le pH a été élevé par addition de NaOH N/10.

Dans la troisième série (gamme 0 à 1 g. l⁻¹) l'utilisation de la soude aurait entraîné une modification du rapport Na^+/Cl^- de 1,6 pour

$H_{0,05}$ à 1,0 pour H_1 , tandis que l'addition de KOH, où le K^+ ne représente que le dixième de la concentration en K^+ de la solution de base, n'a pas cet inconvénient. C'est pourquoi le pH a été ajusté avec cette base.

On peut se demander pourquoi des valeurs plus fortes de pH n'ont pas été expérimentées. Ceci vient du fait qu'il augmente légèrement au cours du temps : de l'ordre de 0,5 unité au bout d'une semaine. Un pH de départ supérieur à 6,2 aurait donc pu précipiter les phosphates.

Des cultures utilisant du phosphate tricalcique comme source de phosphore et du tampon "Tris-hydroxyméthyl aminométhane" (HAMZE, 1973), permettant d'obtenir un pH de 8 sont actuellement envisagées. Cette méthode présente cependant un inconvénient qui réside dans l'effet éventuel de la molécule organique sur le végétal.

b - mise en place des cultures

L'examen du tableau d'échantillonnage de la culture à salinité moyenne (gamme 1 à 18 g. l^{-1} , tableau 3) montre en particulier pour *S. brachystachya*, que la levée des graines est d'autant plus faible que la salinité du milieu augmente.

Le procédé consistant à faire germer directement les graines dans le milieu où s'effectuera le développement ultérieur présente donc un inconvénient, du fait que l'on risque, au-delà d'un certain seuil de salinité, de sélectionner des biotypes plus ou moins résistants au sel. Ce mode opératoire est d'autant plus regrettable qu'il réduit le nombre d'échantillons dans les fortes salinités.

C'est pourquoi dans les expériences ultérieures, nous avons adopté le procédé qui consiste à semer les graines dans un milieu faiblement concentré, et à augmenter progressivement, après la germination, la teneur en sel jusqu'aux niveaux désirés, ce qui correspond d'ailleurs beaucoup mieux aux conditions de germination et de croissance des plantules dans les conditions naturelles.

Remarque : Il faut remarquer que les conditions particulières à chacune des cultures ont été exposées en fonction des concentrations salines étudiées et non dans l'ordre chronologique de l'expérimentation, ce qui explique qu'une méthode qui a été abandonnée semble avoir été reprise.

3.3.2. Les paramètres

3.3.2.1. Etudes morphologiques

La longueur du 4^{ème} entre-noeud à partir descotylédons, le nombre de ramifications de premier, second et troisième ordre et la fréquence des ramifications surnuméraires ont été notés.

Une ramification surnuméraire est définie comme étant une ramification prenant naissance à l'aisselle d'une feuille qui en porte déjà une, de sorte que deux ramifications se superposent. Elles doivent être issues de bourgeons seriaux.

Ces observations ont été faites sur les individus de la culture à salinités moyennes (gamme 1 à 18 g. l⁻¹).

En ce qui concerne le système racinaire, les longueurs de la racine principale et des racines secondaires ont été mesurées sur des dessins (figure 14) de système racinaire de plantules âgées de 3 semaines à l'aide d'un curvimètre.

3.3.2.2. Croissance pondérale

a - poids de matière fraîche (M.F.) et de matière sèche (M.S.)

Les poids de M.F. et de M.S. (obtenu à 80°C pendant 48 h), des parties aériennes et des racines ont été déterminés. Le poids de la plante entière est obtenu par calcul. Les résultats sont exprimés en mg.

b - teneur en eau

Le degré de succulence qui s'exprime généralement par le rapport volume/surface (BENEZECH, 1962 ; CHAPMAN, 1960 ; VAN ELJK, 1939) a été écarté parce qu'il est très difficile d'évaluer la surface de nos plantes.

LANGLOIS (1969a) propose le rapport poids frais/poids sec comme indice de succulence (I.S.) ; comme la teneur en eau, rapportée à la matière sèche, est reliée à l'indice de cet auteur par la relation :

$$\text{Teneur en eau} = \text{IS} - 1$$

cette dernière expression a été gardée pour éviter toute confusion.

c - Quantité de C fixé par la plante

La croissance a d'autre part été exprimée par la quantité de carbone fixé afin de corriger la part de la matière minérale contenue

dans le poids de M.S. Cette quantité de C fixé est rapportée à l'individu moyen ; elle est égale au produit de la teneur en C (mg. g^{-1} M.S.) par le poids moyen de M.S.

d - préparation des échantillons

Au moment des récoltes les plantes sont dépotées dans de l'eau déminéralisée ; le système racinaire est séparé des parties aériennes au niveau de la base des cotylédons. Chaque lot est rincé à l'eau déminéralisée, soigneusement séché avec du papier Joseph, et placé dans des récipients tarés.

Après la détermination du poids frais, les échantillons sont séchés à l'étuve à 80°C pendant 48 h.

3.3.3. Principe des calculs

Comme il a déjà été signalé, les récoltes ont été réparties sur deux ou trois semaines suivant le cas. Il aurait été plus souhaitable de n'avoir qu'une récolte afin d'obtenir une valeur instantanée des résultats, mais cette manière d'opérer était irréalisable du fait de l'importance de l'échantillonnage (270 à 2175 individus suivant les cultures).

Les calculs expriment donc les moyennes ramenées au jour médian. Elles sont données sous la forme :

$$\bar{y} \pm s_{\bar{y}} \quad (n)$$

où

\bar{y} : représente la moyenne

$s_{\bar{y}}$: l'écart type sur la moyenne

n : dimension de l'échantillon

3.4. Répartition des sels dans la plante

3.4.1. Préparation du matériel - Echantillonnage

Après dessiccation et détermination du poids de matière sèche, le matériel végétal est finement broyé et conservé dans des flacons.

Les analyses portent sur un lot d'individus ayant connu le même traitement. Ce lot est constitué de 50 individus pour la gamme 0 à 1 g. l^{-1} , 15 individus pour la gamme 3 à 35 g. l^{-1} . Pour la gamme 1 à 18 g. l^{-1} , le nombre d'échantillons est reporté sur le tableau 3. Les parties aériennes

et les parties souterraines ont été analysées séparément. Les résultats se rapportant à la plante entière sont obtenus par calcul.

3.4.2. Techniques analytiques

(Section d'Analyses de Séries du C.E.P.E.-Louis Emberger).

Le dosage du C, N, Cl^- et S s'effectue par les méthodes suivantes :

C : détermination au Carmograph 8 (ESPIAU et LARGUIER, 1968)

N : méthode de Kjeldahl

Cl^- : extraction par HNO_3 0,2N, puis dosage par potentiométrie avec l'électrode d'argent

S : attaque nitroperchlorique, dosage par turbidimétrie.

Le dosage des éléments majeurs et du P se fait dans la solution de minéralisation obtenue par l'action d'un mélange d'acide nitrique ($d = 1,40$) et d'acide perchlorique ($d = 1,60$) sur 1 g de matière végétale. Les méthodes de dosage sont les suivantes :

Ca^{2+} , Mg^{2+} : par spectrophotométrie d'absorption atomique

Na^+ , K^+ : par spectrophotométrie de flamme d'émission après précipitation des éléments lourds à l'aide de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, carbonate d'ammonium saturé en présence d'ammoniaque (en milieu alcalin)

P : par colorimétrie à 460 m μ par le réactif nitrovanomolybdique.

3.4.3. Expression des résultats

Les quantités d'éléments absorbés sont exprimées soit en mg. g⁻¹ de matière sèche, soit en meq/100 g de matière sèche.

C H A P I T R E I I I

RESULTATS ET DISCUSSIONS

1. TAXONOMIE ET AUTÉCOLOGIE

Une étude préliminaire avait montré que *S. herbacea sensu lato* était représentée en Camargue et sur le littoral Languedocien par trois taxons. Deux d'entre eux ont pu être attribués sans ambiguïté à deux espèces décrites par DUVAL-JOUVE (1868), grâce à une comparaison avec des échantillons de l'Herbier du Museum d'Histoire Naturelle de Paris* ; il s'agit de *Salicornia emerici* et de *Salicornia patula*, qui figurent par ailleurs dans la Flore de LORET et BARANDON (1876). *S. patula* a été rapportée à tort par KNOERR (1968) à *S. brachystachya* (G.F.W. Meyer) D. KONIG, binôme que nous utiliserons, en nous référant à GUINOCHET et VILMORIN (1973) pour désigner notre troisième taxon. Il y a cependant lieu de noter que contrairement aux espèces précédentes nous n'avons pas pu consulter le type de l'espèce pour *S. brachystachya*, et que par conséquent l'identification de notre troisième taxon est moins certaine que celle des deux premières.

1.1. Taxonomie

Les caractères généraux que nous donnons dans le paragraphe suivant ont été observés sur des individus normalement développés, et récoltés sur le terrain.

1.1.1. L'appareil végétatif

- le port : il est en général dressé chez *S. emerici* et *S. brachystachya* et plutôt étalé chez *S. patula*.
- la ramification : *S. emerici* est la moins ramifiée des trois espèces, puisque des ramifications tertiaires sont assez rares chez ce taxon. Les ramifications primaires sont insérées sur l'axe principal suivant un angle aigu ; les rameaux sont alors dressés, ce qui explique le port de

* Nous remercions Monsieur GRANEL DE SOLIGNAC de l'Institut de Botanique de Montpellier qui nous a communiqué les échantillons de DUVAL-JOUVE.

la plante. *S. brachystachya* et *S. patula* sont très ramifiées. En effet des ramifications tertiaires et même quaternaires se rencontrent fréquemment chez ces deux espèces, surtout chez *S. patula*. Le long de l'axe principal de cette dernière se trouvent en outre des ramifications surnuméraires, c'est-à-dire des rameaux se superposant à ceux axillés en premier et qui doivent correspondre à des bourgeons seriaux. De telles ramifications existent de temps à autre chez *S. brachystachya* et très rarement chez *S. emerici*, si l'on excepte les épis terminaux. L'angle d'insertion des ramifications primaires chez *S. brachystachya* et *S. patula* est plus ou moins de 180° si bien que ces rameaux tendent à la plagiotropie.

A titre d'illustration nous avons représenté sur la planche I, les trois espèces cultivées en serre dans la solution HOMES 7, additionnée de 3 g. l^{-1} de NaCl. Il apparaît que les caractéristiques des trois taxons se retrouvent sur les individus qui se sont développés en conditions contrôlées : ramifications peu développées et angle d'insertion des rameaux primaires plus ou moins aigu chez *S. emerici* ; ramifications très fournies et tendance à la plagiotropie chez les deux autres espèces.

1.1.2. L'appareil reproducteur

- Epis : l'inflorescence élémentaire chez les Salicornes annuelles est constituée d'une cyme de trois fleurs sessiles. Ces cymes sont insérées le long d'un axe et c'est cette inflorescence secondaire que les auteurs qualifient d'épi. La morphologie des épis terminaux est assez caractéristique de *S. emerici*. Cette structure est représentée schématiquement par la figure 3.A.1. L'épi terminal (fig. 3.A.2.) est relativement long ; il porte généralement plus d'une douzaine de segments reproducteurs, nombre qui peut parfois atteindre trente chez les formes les plus exhubérantes. L'épi est cylindrique, atténué au sommet.

Chez *S. brachystachya*, l'épi terminal (fig. 4.A.1.) est constitué de 8 à 10 segments reproducteurs. D'aspect toruleux, il est peu atténué au sommet. Chez *S. patula*, l'épi terminal (fig. 5.A.1.) est beaucoup plus court ; il se compose de 5 à 6 segments fertiles. Sa morphologie se rapproche de celle de *S. brachystachya*.

La morphologie et la longueur des épis sont soumises à de grandes variations phénotypiques. S'agissant par ailleurs d'inflorescences indéfinies, elles peuvent avoir une plus ou moins grande importance suivant

que les conditions de développement sont plus ou moins favorables. Ces critères taxonomiques doivent donc être considérés comme très secondaires.

- Inflorescence élémentaire : L'examen du dichasium de *S. emerici* (fig. 3.A.3.) montre que les fleurs latérales sont sensiblement aussi grandes que la fleur centrale. Elle a un contour plus ou moins triangulaire dans sa partie supérieure. La connexion entre fleurs latérales est visible sur presque toute la longueur de l'épi, car elle n'est pas recouverte par la bractée. Chez *S. brachystachya* (fig. 4.A.2.) et *S. patula* (fig. 5.A.2.) les fleurs latérales sont plus petites que la fleur centrale ; ce caractère est très accentué chez la deuxième espèce. Le contour de la partie supérieure de la fleur centrale est plus ou moins arrondi chez les deux taxons. Notons en plus que la connexion entre les fleurs latérales sous la centrale est presque toujours recouverte par la bractée de l'inflorescence, excepté à la base de l'épi en fin de floraison.

- Floraison : *S. emerici* est la plus précoce des trois taxons, puisqu'elle fleurit dès la mi-août. *S. brachystachya* et *S. patula* ont une floraison plus tardive et plus étalée puisqu'elle s'effectue en général de la mi-septembre à la fin octobre.

- Diaspores et dissémination : Chez *S. emerici* le péricarpe se détache facilement, si bien que la graine et le péricarpe sont disséminés séparément. Le degré de liaison entre la graine et les tissus du péricarpe est en effet très faible chez cette espèce, et la figure 3.A.4.b. permet de voir que le péricarpe constitue une sorte de capuchon coiffant la graine. Les graines sont très caduques et dès l'automne, les logettes sont vides. Notons en outre que ce sont les graines latérales qui tombent les premières.

Chez *S. brachystachya* par contre, les graines sont très adhérentes au péricarpe ; ceci est dû au fait qu'il y a, chez la diaspore de cette espèce, un enchevêtrement très marqué entre les tissus du péricarpe et les abondants poils de la graine (fig. 4.A.3.b.). L'ensemble graine-péricarpe reste fixé assez longtemps au fond des logettes, et même au cœur de l'hiver il est encore possible de trouver des semences sur la plante. L'espèce dissémine d'abord les graines latérales.

Chez *S. patula*, il y a lieu de considérer séparément les graines centrales et latérales. La structure de graine centrale est voisine de celle de *S. brachystachya* ; la liaison graine-péricarpe est toutefois moins forte que dans l'espèce précédente. Par contre la caducité du péricarpe est très grande chez les graines latérales ; là encore le péri-

anthe est très grande chez les graines latérales ; là encore le péri-anthe constitue un capuchon faiblement attaché à la graine (fig. 5.A. 4.b.). Tout comme *S. emericii* et *S. brachystachya*, *S. patula* dissémine d'abord ses graines latérales.

1.1.3. Morphologie et étude biométrique des graines

1.1.3.1. Morphologie (Planche II)

S. emericii : Les graines, d'un brun clair à brun foncé, sont munies de poils droits peu abondants. La radicule est en général plus longue que les cotylédons.

S. brachystachya : Les graines de couleur beige sont très hirsutes et sont plus petites que celles de *S. emericii*. Les poils sont recourbés en crosse. La radicule est en général plus courte que les cotylédons où tout au plus égale

S. patula : Un dimorphisme très accentué existe entre les graines latérales et centrales de cette espèce. Les centrales sont nettement plus grandes que les latérales. Elles sont ovoïdes, gris brun pâle, avec de nombreux poils recourbés en crosse, tandis que les latérales sont plus ou moins triangulaires, brun foncé munies de quelques poils. Dans les deux cas, la longueur de la radicule ne dépasse pas celle des cotylédons. Ces caractères qui n'ont pas été signalés jusqu'à présent, sont génotypiques. En effet, ils ont pu être observés sur des graines provenant d'individus cultivés. Comme nous le verrons par la suite, ces types de graines ont en outre des propriétés germinatives distinctes.

La photographie D de la planche II représentant, de gauche à droite, les graines latérales de *S. emericii*, *S. brachystachya* et *S. patula*, permet de saisir les différences morphologiques qui existent entre les graines de ces trois espèces.

Parallèlement à ces observations morphologiques, une étude biométrique des semences a été entreprise.

1.1.3.2. Etude biométrique des graines

Les polygones de fréquence des longueurs et des largeurs permettent de distinguer plus ou moins les quatre populations de graines.

La figure 6.A. relative aux longueurs, montre que ce sont les

graines de *S. emericici* qui sont les plus longues, tandis que les graines latérales de *S. patula* sont les plus courtes. Les polygones correspondant à *S. brachystachya* et aux graines centrales de *S. patula* se recouvrent en partie. Les séries de répartitions des largeurs (fig. 6.B.) sont moins distinctes que celles qui correspondent aux longueurs ; elles permettent néanmoins d'aboutir à la même classification.

Les moyennes des longueurs et des largeurs des mêmes échantillons ont été calculées ; les dimensions sont portées dans le tableau 4. Les graines de *S. emericici* sont les plus grandes (1,28 mm) ; par ordre de valeur décroissante viennent ensuite *S. brachystachya* (1,07 mm), *S. patula* (graines centrales : 1,00 mm) et *S. patula* (graines latérales : 0,82 mm).

Etant donné le faible écart qui sépare les dimensions, une comparaison des moyennes a été faite, à l'aide du test t de Student. Les valeurs de t reportées dans le tableau 5, montrent que les différences entre ces populations de graines sont hautement significatives.

1.1.3.3. Discussion

Ces résultats sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus par KNOERR (1968) sur *S. emericici* et *S. brachystachya* de Provence. Il trouve pour la première espèce une longueur moyenne de 1,32 mm et pour la deuxième 1,02 mm. Par contre il rapporte pour *S. brachystachya* de l'Atlantique et de l'Allemagne du Nord une longueur moyenne de 1,21 mm, ce qui est nettement supérieur à la valeur 1,07 mm pour ce taxon.

Des mesures complémentaires portant sur des semences d'une même espèce, mais de différentes origines, nous ont permis de reconnaître différentes populations. Faut-il conclure dans notre cas à l'existence d'écotypes et dans celui de KNOERR (loc. cit.) que *S. brachystachya* des stations du Nord diffère de celle de Provence ? Comme le montrent les résultats suivants, les conditions de développement influencent nettement la taille des graines et cela ne permet pas de conclure.

Pour montrer cette influence des graines de *S. emericici* ont été récoltées sur des individus qui se sont développés en conditions contrôlées dans $H_{0,05}$, H_5 et H_{35} . Afin d'alléger les manipulations, le poids de 5 échantillons de 100 graines a été déterminé. Les valeurs moyennes dans chaque milieu, s'établissent de la manière suivante :

$H_{0,05} = 17,8$ mg ; $H_5 = 21,4$ mg et $H_{35} = 30,3$ mg. Dans ce cas il est évident que les conditions trophiques ont engendré des graines plus ou moins grandes, bien qu'il s'agisse de la même espèce, et de la même population d'origine.

Le moyen le plus sûr de répondre à la question consisterait à cultiver les différents taxons sur un même milieu. Des essais sont actuellement en cours au laboratoire de Camargue et à Villeneuve-les-Maguelonne.

Les dimensions rapportées précédemment, bien qu'elles permettent de différencier significativement les 4 populations étudiées, ne constituent donc pas des valeurs absolues. En tout état de cause, les caractères qualitatifs des graines sont suffisamment stables pour distinguer les trois taxons.

1.1.4. Morphologie des plantules

Les caractéristiques des plantules données ci-après ont été établies à partir d'échantillons, âgés de 15 à 20 jours, obtenus au laboratoire dans les conditions suivantes : germination et séjour dans la solution HOMES 7, 12 h à 25°C à la lumière, 12 h à 12°C à l'obscurité. Les figures 3.B.1. et 3.B.2. permettent de constater que l'axe hypocotylé de *S. emericii* est très développé et que chaque cotylédon a un contour triangulaire. Chez *S. brachystachya* (fig. 4.B.1. et 4.B.2.) bien que l'hypocotyle soit assez développé il est toutefois plus court que chez l'espèce précédente, mais plus long que celui des plantules de *S. patula*. Les extrémités des cotylédons apparaissent ici arrondies. Comme on peut le voir sur la figure 5.B.1.a. et 5.B.1.b., les graines centrales et latérales de *S. patula* donnent naissance à des plantules morphologiquement différentes, surtout par leur taille.

L'axe hypocotylé est extrêmement court chez les individus issus de graines latérales. La forme des cotylédons rejoint celle de *S. brachystachya* ; cette forme arrondie est due à la courbure de leur extrémité vers la base.

Remarquons que les caractéristiques des plantules que nous venons de donner se retrouvent dans les conditions naturelles, excepté toutefois ce qui concerne la différence de taille chez *S. patula*, qui n'a pu être vérifiée.

1.1.5. Dénombrement chromosomique

Nous avons compté chez *S. emericii* $2n = 36$; chez *S. brachystachya* et *S. patula* $2n = 18$, ce qui confirme d'une part l'existence de deux groupes d'espèces, l'un diploïde, l'autre tétraploïde, et d'autre part les nombres chromosomiques que CONTANDRIOPOULOS (1968) admet chez *S. emericii* et chez *S. brachystachya*.

Il nous a été possible de distinguer trois taxons au sein de l'espèce collective *S. herbacea*, dont les principales caractéristiques sont les suivantes :

- *S. emericii* ($2n = 36$) : espèce dressée, peu ramifiée, à fleurs centrales et latérales subégales. La connexion entre les fleurs latérales sous la centrale est dégagée par la bractée du dichasium. Les graines sont peu adhérentes au péricarpe et très caduques. Elles portent quelques poils droits ; la radicule est plus longue que les cotylédons.

- *S. brachystachya* ($2n = 18$) : espèce dressée, très ramifiée, à fleurs latérales plus petites que la centrale. La bractée de l'inflorescence élémentaire recouvre la connexion des fleurs latérales sous la centrale. Les graines, plus petites que celles de *S. emericii*, sont très hirsutes et sont très adhérentes au péricarpe. Les poils sont recourbés en crosse. La radicule est plus courte que les cotylédons.

- *S. patula* ($2n = 18$) : espèce étalée, très ramifiée ; les ramifications surnuméraires sont très fréquentes. Les fleurs latérales sont bien plus petites que la centrale. La bractée de l'inflorescence recouvre la connexion des fleurs latérales sous la centrale.

On observe chez cette espèce un dimorphisme très accentué entre graines centrales et latérales. Les graines centrales sont d'un gris brun pâle, ovoïdes, avec des poils en crosse abondants, et sont adhérentes au péricarpe. Les graines latérales sont d'un brun foncé, plus ou moins triangulaires, à pilosité peu fournie et sont peu adhérentes au péricarpe. Dans les deux cas la radicule est plus courte que les cotylédons.

1.2. Autécologie

Dans le paragraphe suivant, nous nous attacherons à préciser, par l'analyse des caractéristiques physico-chimiques du sol des stations, les conditions écologiques correspondant à ces trois entités taxonomiques.

La texture minérale fine, la teneur des principaux éléments du sol, ainsi que la submersion ont été considérées pour définir l'écologie

de trois espèces.

1.2.1. Texture minérale fine du sol

Les résultats des analyses granulométriques des différents niveaux du sol sont représentés sur la figure 7.

L'examen de la figure 7.A., relative à la station de Villeneuve E1 montre que la texture pour l'ensemble des strates analysées est du type argilo-limoneux. La teneur en limon fin est très élevée ; elle est pratiquement la même dans tous les niveaux. Le taux d'argile est aussi assez élevé ; il est du même ordre de grandeur dans les différentes couches. La texture, tout au moins dans les quinze premiers centimètres du profil, est donc homogène.

Les mêmes remarques s'appliquent également au sol de la station à *S. patula* (fig. 7.B.) bien qu'une légère modification peut être notée dans le profil. En effet le type de texture passe vers la profondeur de limoneux-argileux à argilo-limoneux.

Par leur richesse extrême en éléments fins, en particulier en limons fins, les stations à *S. emerici* et à *S. patula*, présentent dans l'ensemble une texture voisine.

Par contre la texture du sol de *S. brachystachya* à Carnon B (fig. 7.C.) en diffère très nettement. De sablonneux peu limoneux pour le niveau supérieur à sablonno-peu limoneux entre 5 et 10 cm, la texture devient du type limoneux peu argileux pour la dernière strate analysée. Dans les horizons supérieurs et parmi les différents types de sables, ce sont les sablons qui prédominent, et plus particulièrement la fraction comprise entre 100 μ et 200 μ . Une augmentation de la teneur en limon en fonction de la profondeur peut être notée, ce qui serait dû à un lessivage du profil.

Des analyses effectuées à Villeneuve E2 (fig. 1.2.) pour *S. emerici* et à la Gacholle P2 (fig. 1.) pour *S. patula*, permettent d'aboutir aux mêmes conclusions. Tout comme la station de Carnon B, celle de Villeneuve B2 (fig. 1.2.) présente une texture assez grossière, mais ici les limons et les sablons codominent.

De plus des observations faites sur des prélèvements effectués au mois de juin 1973 montrent que la composition granulométrique du sol

varie peu au cours du temps.

Ces résultats, ainsi que l'observation directe sur d'autres stations permettent de conclure que *S. emericii* et *S. patula* colonisent des sols compacts à texture fine tandis que *S. brachystachya* se trouve le plus souvent sur des sols à texture plus grossière.

1.2.2. Caractéristiques chimiques du sol

Quatre stations ont été retenues pour la détermination des caractéristiques chimiques des sols. Il s'agit de la station de Villeneuve E1 pour *S. emericii*, celle de la Gacholle P1 pour *S. patula*, et celles de Carnon B et Villeneuve B1 pour *S. brachystachya*. Ces stations ont déjà été situées (cf. fig. 1).

La composition chimique des sols est donnée dans le tableau 6.

- Matière organique : La teneur en matière organique pour les stations à *S. emericii* et *S. patula* est beaucoup plus élevée que pour les stations à *S. brachystachya*. Ce caractère est vraisemblablement lié à la présence d'une croûte d'algues.
- pH : le pH est de l'ordre de 8 pour tous les sols analysés. Ces valeurs permettent de dire qu'il n'y a pas de pH spécifique à chaque espèce.
- Salinité : La teneur en sels totaux exprimée par le résidu sec de l'extrait salin permet de classer les sols en une catégorie à forte teneur : c'est le cas des stations à *S. patula*, et en une autre dont la concentration globale est moins élevée : cas des stations à *S. emericii* et à *S. brachystachya*.

Ces stations peuvent se distinguer plus nettement en considérant le taux des différents éléments. C'est la station à *S. patula* qui est la plus riche en Na^+ puisque sa teneur varie de 60 à 85 meq pour 100 g de terre. A Carnon B par contre la teneur en Na^+ , par rapport au cas précédent, est relativement moins élevée, surtout pour le niveau 0-5 cm (9,7 meq). La station à *S. emericii* présente des valeurs intermédiaires (18 à 25 meq). Les mêmes constatations s'appliquent lorsque la teneur en Cl^- est considérée. La teneur en HCO_3^- est très faible pour toutes les stations ; le CO_3^{--} n'a pu être décelé et de ce fait n'a pas été représenté dans le tableau. La quantité de SO_4^{--} est très inférieure à celle du Cl^- et bien qu'il semble que ce soit à Gacholle P1 que la teneur en cet anion est la plus forte, il ne permet pas de

distinguer nettement les trois premières stations. Il apparaît aussi que ces sols contiennent peu de K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} par rapport au Na^+ . La teneur en K^+ est particulièrement faible pour toutes les stations étudiées ; la teneur en Ca^{++} est un peu plus élevée.

Les données concernant la deuxième station à *S. brachystachya* (Villeneuve Bl) ont été rapportées tant elles diffèrent de celles de Carnon B. En effet la teneur en Cl^- et Na^+ est inférieure à celle de la première station, par contre la teneur en Ca^{++} et en SO_4^{--} est très élevée. Il semble que NaCl, sel dominant, soit remplacé ici par du $CaSO_4$. Il s'agit d'un remblais et la présence en surface de sol profond peut expliquer ces caractères.

- Rapport Cl^-/Na^+ : Le tableau 6 donne aussi les valeurs du rapport Cl^-/Na^+ . Ce rapport ne présente pas de grandes variations, tout au moins pour les différentes strates, des trois premières stations étudiées. Il est toujours voisin de 1. Par cela nos résultats rejoignent ceux de NICHABOURI (1967) qui n'observe pas de variations dans l'espace et dans le temps de ce rapport, mais s'opposent à ceux de BOUCAUD (1972) qui rapporte des valeurs toujours inférieures à 1 pour des stations à *Suaeda* dans l'estuaire de d'Orne. La deuxième station à *S. brachystachya* présente ce caractère.

1.2.3. La submersion

Les observations portant sur une période de deux années permettent de dégager, en ce qui concerne la submersion, les conclusions suivantes : *S. emerici* occupe en général des stations où la submersion dure longtemps et où le sol reste toujours humide (8 à 9 mois par an), expliquant sa localisation en bordure d'étang.

S. patula s'installe le plus fréquemment dans des zones submergées l'hiver et au début du printemps, mais passant l'été par des périodes de sécheresse édaphique très accentuée. Cette espèce est très fréquente dans les zones nues de l'*Arthrocnemum glauci* (BRAUN-BLANQUET et al., 1952).

Les stations à *S. brachystachya* sont rarement submergées. On la trouve aux Aresquiers (fig. 1.1.), à Carnon (fig. 1.4.) avec *S. emerici*, mais dans ce cas elle est toujours en retrait sur des montilles.

Nous avons signalé dans l'analyse bibliographique les contradictions entre DUVAL-JOUVE (1868) et KNOERR (1968) sur l'écologie de *S. emericii* et *S. brachystachya* (identique à *S. patula* selon ce dernier auteur). Il est intéressant de noter que nos observations corroborent celles de KNOERR (loc. cit.), et à savoir que *S. emericii* occupe des zones plus humides que *S. brachystachya*.

La submersion est un facteur important à noter car il intervient de différentes manières. Deux stations à *S. patula*, dont l'une submergée pendant l'été 1973 (Gacholle P2) et dans laquelle cette espèce est en mélange avec *S. emericii*, et l'autre très sèche (Gacholle P1) ont été comparées du point de vue de leur teneur en Cl^- sur les 30 premiers centimètres du profil. Les valeurs portées dans le tableau 7 montrent que l'amplitude de la variation de la teneur en cet élément, et par suite de la salinité totale, est très grande dans la station non submergée (93 à 37 meq) ; ces teneurs sont en outre très élevées. Par contre dans la station submergée les teneurs sont beaucoup plus faibles (10 à 15 meq) et sont du même ordre de grandeur tout le long du profil. La submersion dilue donc la concentration en sel du sol, et de ce fait facilite l'alimentation en eau des végétaux ; en plus elle tamponne le milieu. La submersion peut avoir par ailleurs un rôle actif sur la morphogénèse et le métabolisme des plantes. LANGLOIS (1967) a pu, en effet, montrer expérimentalement que la croissance de *Salicornia stricta* Dum. est favorisée si les plantes subissent une immersion quotidienne. Il a pu d'autre part mettre en évidence une action de la submersion sur l'accumulation de matière protéique (1969b), sur la succulence (1969a) et sur le métabolisme glucidique (1971).

1.2.4. Discussion - Conclusion

Les caractéristiques physico-chimiques qui viennent d'être présentées ne s'insèrent pas dans un cadre de recherche de phytoécologie générale des Salicornes annuelles. Notre but était de définir les conditions écologiques correspondant aux 3 taxons à partir de stations que nous avons considérées comme les plus représentatives. Il est entendu que des situations intermédiaires existent et que les 3 taxons peuvent se trouver côte-à-côte. Il faut par ailleurs remarquer avec MOLINIER et al. (1964) que ces plantes colonisent des zones, où les conditions de salinités et d'humidité peuvent ne pas se reproduire d'une année à

l'autre, ce qui rend l'étude phytoécologique générale délicate et en tout cas de très longue durée.

Ces réserves étant faites, les conclusions suivantes peuvent être tirées de l'analyse chimique des sols correspondants aux stations retenues. *S. patula* s'installe sur un sol très salé (4000 à 6500 mg/l d'extrait salin pour le résidu sec), où les concentrations en Na^+ et Cl^- sont très élevées (supérieures à 50 meq pour 100 g de terre). *S. emerici* occupe un milieu moins salé (1500 à 2000 mg/l d'extrait salin pour le résidu sec), mais où les concentrations en Na^+ et Cl^- sont encore relativement élevées (18 à 25 meq.).

Les résultats concernant les stations à *S. brachystachya* se rapprochent de ceux de *S. emerici*, si l'on considère les sels totaux : 800 à 2500 mg/l d'extrait salin pour le résidu sec. Par contre les taux de Cl^- et de Na^+ sont plus faibles, surtout pour la strate 0-5 cm à Carnon B. A Villeneuve Bl ces teneurs sont très inférieures, à celles observées pour *S. emerici*, cependant les teneurs en SO_4^{--} et en Ca^{++} sont nettement plus élevées.

Compte tenu de l'ensemble des caractéristiques physico-chimiques on peut noter que :

S. emerici s'installe donc sur un sol compact, à texture fine, argilo-limoneuse où la salinité est relativement élevée. Les zones qu'elle occupe sont submergées pendant de longues périodes. Ce sont des conditions écologiques caractéristiques des bordures d'étang, où cette espèce constitue le plus souvent une population dense, homogène et monospécifique. La photographie A de la planche III relative à la station de Villeneuve El illustre l'écologie de cette espèce.

S. brachystachya colonise les sols à texture plus grossière où les sables prédominent. La salinité quoique comparable à celle des stations à *S. emerici* si l'on se base sur les sels totaux, est moins élevée si les teneurs en Na^+ et en Cl^- sont considérées. La submersion est rare, et ce caractère peut être lié aux bonnes conditions de drainage. Cette espèce ne constitue en général pas de populations importantes mais pousse plutôt par pieds isolés. La photographie B de la planche III prise à Carnon B illustre ces caractéristiques.

S. patula se trouve comme *S. emerici* sur un sol lourd, de texture argilo-limoneuse, mais où la salinité est particulièrement élevée.

Une courte période de submersion précède des périodes de sécheresse édaphique très accentuées. En Camargue cette espèce se localise souvent dans les zones nues de l'*Arthrocnemum*, tel qu'on peut le voir sur la photographie C de la planche III.

2. - GERMINATION

2.1. Terminologie

Avant d'exposer les résultats concernant la germination de nos trois espèces, rappelons quelques définitions. Nous emploierons ici la terminologie proposée par COME (1970). Nous appellerons ainsi :

- semence : l'unité de dispersion au sens large ;
- post-maturation : la maturation physiologique de la semence ; elle correspond à une levée d'une dormance embryonnaire où d'une inhibition tégumentaire ;
- prétraitement : le prétraitement permettant à la semence de subir sa postmaturation ;
- critère de germination : une graine est considérée comme germée lorsque la radicule a percé les téguments, ce qui correspond selon EVENARI (1957), à la phase finale de la germination ;
- capacité de germination : le pourcentage des semences capables de germer dans des conditions bien définies ;
- vitesse de germination : le temps mis par les semences pour germer. Parmi les différents paramètres que l'auteur propose pour l'exprimer, nous retiendrons le taux de germination obtenu 2 jours après le semis, d'interprétation plus facile que le temps nécessaire pour atteindre 50 % de la capacité de germination, critère que nous avons utilisé dans une étude antérieure (GROUZIS, 1972) ;
- délai de germination : temps nécessaire à la manifestation de la germination.

2.2. Résultats

Nous exposerons successivement les résultats concernant l'action de la salinité du milieu de germination, l'influence du prétraitement des graines par le froid humide et l'effet de l'éclairement.

2.2.1. Effet de la salinité sur la germination

2.2.1.1. *S. emericii*

L'examen du tableau 8.A. relatif à l'influence de la salinité sur la germination de cette espèce, montre que la présence de NaCl dans le milieu diminue nettement la capacité de germination, en particulier chez les graines n'ayant pas subi de prétraitement. En effet de 54 % dans la solution de base, elle n'atteint que 44 % dans H_5 , tombe à 32 % dans H_8 et n'est plus que de 18 % dans la solution à 13 g l^{-1} . La réduction de la capacité de germination par le NaCl se manifeste aussi chez les graines ayant subi un prétraitement de 15 jours, puisqu'un écart de l'ordre de 35 % peut-être noté entre les capacités des milieux H_0 et H_8 , H_{13} . Par contre l'inhibition de la germination par le sel ne s'observe plus après un prétraitement de 30 jours. La salinité affecte aussi la vitesse de germination. Les valeurs du tableau 9.A. permettent en effet de noter que, chez les graines témoins, la germination dans H_8 et H_{13} est respectivement de 5 et 2,5 fois plus lente par rapport à celle du milieu sans NaCl. Des rapports de vitesse ayant le même ordre de grandeur s'observent chez les graines prétraitées 15 jours, puisque la germination dans H_0 est 2,4 fois plus rapide que dans H_8 et H_{13} , tandis que les graines prétraitées 30 jours germent aussi vite dans H_0 que dans H_{13} .

2.2.1.2. *S. brachystachya*

L'inhibition de la germination par l'augmentation de la concentration en NaCl du milieu, bien que sensible, est moins nette chez cette espèce. En effet en considérant les capacités de germination (tableau 8.B.) on constate que 10 à 15 % seulement séparent les résultats obtenus dans les milieux H_0 et H_8 - H_{13} , pour les graines n'ayant pas subi de prétraitement. Pour l'ensemble des valeurs concernant les graines ayant subi un prétraitement de 15 et de 30 jours, aucune différence ne peut être notée entre les taux de germination des différents milieux, excepté toutefois celui obtenu dans le milieu H_8 , où la capacité de germination n'atteint que 65 %.

L'examen de la variation des vitesses de germination selon la concentration en NaCl du milieu (tableau 9.B.) montre que la salinité augmente la durée des processus de germination. La germination dans H_3 , H_8 et H_{13} est respectivement 1,6 , 1,1 et 2,8 fois plus lente par

rapport à H_0 , pour les graines n'ayant pas été prétraitées. Pour les graines prétraitées 15 jours, la vitesse dans les milieux additionnés de NaCl est en moyenne 1,3 fois plus faible que dans la solution de base, tandis qu'après 30 jours de prétraitement, la vitesse de germination obtenue dans les milieux H_3 , H_8 et H_{13} est légèrement inférieure à celle du milieu sans NaCl.

2.2.1.3. *S. patula*

Etant donné le dimorphisme distinguant les graines centrales et latérales de cette espèce, nous avons étudié séparément le comportement des deux types de graines vis-à-vis de la germination.

a - Graines centrales

L'examen du tableau 8C montre, en particulier pour les graines n'ayant pas subi de prétraitement et celles prétraitées 15 jours, que la capacité de germination tend à diminuer lorsque la salinité du milieu augmente.

L'examen des résultats relatifs aux vitesses de germination (tableau 9.C.) fait apparaître aussi l'effet de la salinité. Celle-ci augmente nettement la durée des processus de germination, puisque chez les graines non-prétraitées, la vitesse par rapport à celle obtenue dans H_0 , est plus de 5 fois plus lente.

La diminution de la vitesse de germination en fonction de la salinité, est à peine sensible pour des graines prétraitées 15 jours. L'effet inhibiteur disparaît, si l'on considère les graines prétraitées 30 jours, et même une inversion peut être notée.

b - graines latérales

Les variations du taux de germination des graines latérales, de *S. patula* sont consignées dans le tableau 8.D. Il apparaît que les graines non traitées ont une capacité de germination faible puisqu'elle n'est que de 26 % dans H_0 . Ce taux diminue au fur et à mesure que la salinité augmente et n'atteint plus que 4 % dans le milieu H_{13} . L'inhibition de la germination par la salinité apparaît encore nettement lorsque l'on examine les taux de germination des graines prétraitées 15 jours. A titre d'exemple, signalons l'écart de 48 % entre la capacité de germination des milieux H_0 et H_{13} . Aucun effet inhibiteur de la salinité ne peut par contre être noté chez les graines prétraitées

30 jours. Quant à l'influence de la concentration en NaCl du milieu sur la vitesse de germination, elle est surtout sensible, après un prétraitement de 15 jours des graines (tableau 9.D.). La vitesse est en effet 2,3 fois plus lente dans H_3 et H_8 , et plus de 10 fois dans H_{13} , par rapport au milieu sans NaCl. Les graines prétraitées 30 jours germent sensiblement à la même vitesse dans H_0 , H_3 et H_8 , et plus lentement dans H_{13} par rapport à ces milieux.

L'étude de l'influence de la salinité fait apparaître que le NaCl exerce une inhibition de la germination et augmente la durée des processus de germination. Cependant ces effets se manifestent plus ou moins suivant l'espèce.

Les graines latérales de *S. patula* et les graines de *S. emerici* se comportent de la même manière. Leur levée est en effet relativement faible même dans le milieu sans NaCl et une augmentation de la concentration en NaCl du milieu, diminue à la fois leur capacité et leur vitesse de germination d'une manière sensible.

Le comportement de *S. brachystachya* est comparable à celui des graines centrales de *S. patula* : bonne levée, modification peu importante par la salinité de la capacité de germination, diminution de la vitesse de germination à mesure que la concentration en NaCl du milieu s'élève.

2.2.2. Influence du prétraitement des graines

2.2.2.1. *S. emerici*

Les variations du taux de germination des graines prétraitées 15 ou 30 jours et des graines témoins, en fonction du temps, dans les différents milieux sont portées sur le graphique de la figure 8.

Dans le milieu sans NaCl, des prétraitements de 15 à 30 jours augmentent la capacité de germination de 1,6 tandis que la vitesse de germination est respectivement 10 et 17 fois plus rapide, par rapport à celle des graines non prétraitées.

Dans le milieu H_3 , 15 jours de prétraitement augmentent la capacité de germination de 1,7 par rapport au témoin, tandis qu'un prétraitement de 30 jours améliore cette capacité de 2,2 fois. On peut aussi noter une augmentation de la vitesse de germination puisque les rapports

de vitesse entre les graines prétraitées 15 ou 30 jours et les graines non prétraitées s'établissent respectivement dans les proportions de 13 et de 30,6.

Les effets du prétraitement sur la germination se maintiennent lorsque la solution de base est additionnée de 8 g. l^{-1} de NaCl. En effet 15 et 30 jours de prétraitement améliorent respectivement de 1,7 et de 2,9 la capacité de germination par rapport à celle des graines non prétraitées tandis que la vitesse de germination après ces mêmes durées de prétraitement, est respectivement 21 et 82 fois plus importante.

C'est dans le milieu H_{13} que l'effet du prétraitement est le plus net et le plus efficace, si l'on considère la capacité de germination. En effet 30 jours de prétraitement augmentent de 5,2 la capacité obtenue avec les graines non prétraitées. Le prétraitement n'est pas moins efficace sur la vitesse de germination puisque des rapports de 10,5 et 39,5 s'observent entre les vitesses après 15 ou 30 jours de prétraitement et celles des témoins.

2.2.2.2. *S. brachystachya*

Sur la figure 9 sont représentées les variations du taux de germination de cette espèce, dans les différents milieux et selon la durée du prétraitement.

Il apparaît que les graines non traitées germent relativement bien, quoiqu'une légère diminution se manifeste avec l'augmentation de la salinité. Des prétraitements de 15 ou 30 jours n'améliorent pas la capacité de germination quel que soit le milieu, et tendent même à la réduire, puisque la capacité de germination des graines prétraitées pour l'ensemble des milieux est en moyenne 0,80 fois moins importante que celles des graines témoins.

Par contre, l'augmentation de la vitesse de germination par le prétraitement des graines peut encore être observée. Ainsi dans H_0 , la vitesse est multipliée respectivement par 1,7 et 1,5 après un prétraitement de 15 et de 30 jours et des rapports de vitesse du même ordre de grandeur peuvent être notés dans les milieux H_3 et H_8 . C'est cependant dans le milieu H_{13} que l'augmentation de la vitesse de germination est la plus nette, puisque celle-ci, après un prétraitement de 15 et de 30

jours, est respectivement 3,2 et 3,7 fois plus rapide que celle des graines non traitées.

2.2.2.3. *S. patula*

a - graines centrales

L'examen des graphiques de la figure 10 relatifs aux variations en fonction du temps, du taux de germination des graines centrales de *S. patula*, dans les différents milieux, permet de souligner un certain nombre de points.

Tout d'abord les semences non traitées tout comme celles de *S. brachystachya* lèvent bien. Une légère réduction de la capacité de germination en fonction de l'élévation de la concentration en NaCl peut être notée, mais on peut considérer qu'il ne s'agit que d'une tendance. Par ailleurs, malgré une diminution de la capacité de germination dans les milieux H_0 et H_3 ou au contraire une très légère amélioration de cette capacité, dans les solutions à 8 et 13 g l^{-1} , on peut dire que le prétraitement n'a pratiquement pas d'effet sur la capacité de germination des semences.

L'influence de ces prétraitements se manifeste par contre très nettement sur la vitesse de germination. En effet, quel que soit le milieu considéré, la germination des graines prétraitées est beaucoup plus rapide que celle des graines non prétraitées. Ceci est particulièrement net dans la solution H_{13} où des rapports de vitesse de 23 et de 29 peuvent être notés entre les graines ayant subi un prétraitement de 15 ou de 30 jours et les graines témoins.

b - graines latérales

Nous avons tracé sur la figure 11, les variations du taux de germination des graines prétraitées 15 ou 30 jours par le froid humide et celui des graines n'ayant pas subi de prétraitement.

L'examen de ces graphiques révèle que la germination des graines latérales non traitées de *S. patula* est peu importante, et que la levée est d'autant plus réduite que la concentration en NaCl du milieu s'élève. Cette inhibition est cependant levée par le prétraitement des semences par le froid humide.

Ainsi dans le milieu H_0 , 15 ou 30 jours de prétraitement augmentent

respectivement de 2,6 et 3,7 la capacité de germination par rapport au témoin. Ces mêmes durées de prétraitement multiplient respectivement la vitesse par 21,5 et 46,5, toujours par rapport au témoin. Dans le milieu H_3 , la germination par rapport aux graines non traitées est de 2,8 fois plus importante après 15 jours de prétraitement et 5,1 plus élevée après une durée de 30 jours. La germination est également plus rapide. Des effets semblables s'observent dans les milieux contenant 8 et 13 g l^{-1} de NaCl.

Le prétraitement agit également sur le délai de germination. La réduction de ce délai est de 2 jours dans H_8 et de 5 jours dans le milieu H_{13} .

La germination des graines des 3 espèces peut donc être améliorée par leur prétraitement par le froid humide.

Le comportement de *S. emerici* peut de nouveau être rapproché de celui des graines latérales de *S. patula*. En effet, la levée des graines non traitées est relativement peu importante et cela d'autant plus que la concentration en NaCl du milieu de germination est élevée. Un prétraitement par le froid humide de ces graines augmente nettement la capacité et la vitesse de germination ; à cet égard soulignons qu'une durée de 30 jours est beaucoup plus efficace qu'une durée de 15 jours.

Les semences de *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula* germent bien. Le prétraitement n'a pratiquement pas d'effet sur la capacité de germination de ces graines, mais il diminue nettement la durée des processus de germination.

2.2.3. Action de l'éclairement

Les résultats du tableau 10 relatifs à l'action de l'éclairement sur la germination des trois taxons, montrent que la levée des graines latérales de *S. patula* et des semences de *S. emerici* est nettement favorisée par la lumière. En effet des écarts allant de 8 à 35 % chez *S. emerici* et de 20 à 60 % chez les graines latérales de *S. patula* s'observent, en fonction du temps de germination, entre les taux à la lumière et à l'obscurité.

Chez *S. brachystachya*, les taux obtenus à la lumière et à l'obscurité ne sont pas significativement différents, exception faite des

valeurs observées au bout du 8^{ème} jour de germination. Chez les graines centrales de *S. patula*, aucune différence significative n'apparaît entre les pourcentages de germination obtenus à la lumière et à l'obscurité.

Désirant vérifier la validité de ces résultats nous avons refait l'expérience sur des graines prétraitées 15 jours à l'obscurité dans le milieu H_0 .

Les données recueillies dans ce deuxième essai confirment l'influence de la lumière sur la germination de *S. emericii* et les graines latérales de *S. patula*. Des pourcentages de germination équivalents ont été obtenus chez *S. brachystachya*, même pour des durées de germination supérieures à 8 jours. Des différences de l'ordre de 12 à 20 % séparent les taux de germination obtenus à la lumière et à l'obscurité, chez les graines centrales de *S. patula*.

En résumé, les semences de *S. emericii* et les graines latérales de *S. patula* présentent une photosensibilité positive. Chez *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula*, une tendance à une photosensibilité positive n'est pas à exclure, mais dans l'ensemble ces graines semblent être indifférentes à l'éclairement.

2.2.4. Etablissement dans la nature

Il nous a paru intéressant de présenter quelques renseignements concernant l'établissement dans la nature, puisque ce stade constitue la phase critique du cycle de la plante.

2.2.4.1. Densité au stade cotylédonnaire

L'observation des zones où s'implantent les Salicornes annuelles montre que leurs plantules constituent un tapis dense, recouvrant presque entièrement le sol.

La distribution de ces plantules est liée à la structure physique du milieu. Nous avons constaté, par exemple, qu'elles s'agglomèrent principalement au niveau des fentes de retrait quand elles existent.

Le nombre de plantules par unité de surface de sol, au niveau de ces agrégats, est de l'ordre de 40 par cm^2 .

Le dénombrement des individus au stade adulte permet de constater qu'un grand nombre de plantules est éliminé.

2.2.4.2. Densité au stade adulte

Les densités au stade adulte de *S. emericii*, à Villeneuve El, et de *S. patula* à la Gacholle, ainsi que leurs variations en fonction de la salinité du sol, exprimé par la teneur en Cl^- dans la strate 0-5 cm, sont portées sur le tableau 11.

L'examen de ces résultats révèle que le nombre d'individus au m^2 varie de 50 à 5000, ce qui est nettement inférieur au nombre qui a été donné pour le stade cotylédonnaire. D'autre part, ils montrent que la densité est d'autant plus forte, que la salinité du sol est élevée, bien qu'il n'y ait pas de relation linéaire. Ainsi le 4/07/1973, à Villeneuve El, on dénombre 280 individus de plus lorsque la teneur en Cl^- du sol passe de 24 à 39 meq. De même à Villeneuve El, le 1^{er} août 1973, plus de 1800 individus séparent les densités observées pour un sol contenant respectivement 30 meq et 51 meq. A la Gacholle, une différence d'environ 1600 individus s'observe lorsque la teneur en Cl^- du sol passe de 12-14 meq à 80-90 meq.

Ces faits paraissent assez contradictoires avec le fait que la germination est inhibée par le sel. Il est probable qu'autant de plantules s'établissent dans les différentes stations au moment de la germination mais beaucoup plus d'individus se maintiennent au niveau des stations se salinisant nettement car se développant peu, ils n'entrent pas en compétition. Au contraire au niveau des stations où la concentration saline évolue peu, certains individus prennent un grand développement par rapport à d'autres, et une compétition pour la lumière par exemple, s'établit entre les individus bien développés et les autres qui finissent par disparaître. Des arguments en faveur de cette interprétation nous sont donnés d'une part par le fait que les individus sont d'autant plus chétifs que la densité est élevée, et d'autre part par la présence de très petits individus sous les plantes bien développées.

2.2.5. Discussion

2.2.5.1. Effet de la salinité sur la germination

C'est donc dans les milieux peu ou pas salés que la germination de nos trois taxons est la plus importante et la plus rapide. Nous retrouvons la règle quasi-générale sur la germination des halophytes.

Le NaCl n'affecte que la vitesse de germination chez *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula* ; par contre l'inhibition s'exerce à la fois sur la capacité et la vitesse de germination chez *S. emerici* et les graines centrales de *S. patula*. Cette inhibition est reliée, suivant les auteurs, à un effet osmotique ou à un effet toxique. Pour UNGAR (1962) l'inhibition de la germination de quelques halophytes par des concentrations élevées en sel est due uniquement à un effet osmotique. MACKE et UNGAR (1971) ont tiré une conclusion identique de leurs expériences sur *Puccinellia nuttalliana*.

Par contre POLLAK et WAISEL (1972) in WAISEL (1972) admettent un effet de toxicité des sels, car des caryopses de *Aeluropus litoralis* (Willd) Parl. ne germent guère plus, après leur transfert de l'eau de mer dans de l'eau douce.

En ce qui nous concerne, des expériences utilisant des solutions osmotiques non absorbables (mannitol, PEG) seraient à entreprendre pour connaître si le NaCl agit chimiquement ou osmotiquement.

2.2.5.2. Influence du prétraitement des graines

Le prétraitement par le froid humide des graines améliore nettement la germination ultérieure et lève l'inhibition due au NaCl. L'effet du prétraitement est en outre d'autant plus efficace que la germination s'effectue dans des milieux plus salés. Chez *S. emerici* et les graines latérales de *S. patula* le prétraitement augmente la capacité et la vitesse de germination. Chez *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula* le prétraitement n'améliore que la vitesse de germination.

En fait un certain nombre de graines germe au cours du prétraitement et ce pourcentage n'est pas compté dans l'évaluation du taux de germination. Chez *S. brachystachya* par exemple, environ 12 % de graines germent au cours d'un prétraitement de 15 jours dans H_0 . Si l'on ajoute ces 12 % au 85 % que nous avons trouvé dans le milieu H_0 , nous obtenons une capacité de 97 %, ce qui est supérieur à la capacité des graines témoins rapportée dans ce milieu (95 %). Un calcul similaire peut être fait pour les graines centrales de *S. patula*. La germination dans H_0 au cours du prétraitement de 15 jours atteint 8 %. La capacité de germination trouvée est de 87 % ; la capacité réelle est donc de 95 % ce qui est encore supérieur à la valeur de 93 % signalée dans le milieu

H₀ pour les graines non traitées.

Notons cependant que ces différences ne sont pas significatives, si l'on veut mettre en évidence un effet positif du prétraitement sur la capacité de germination, mais suffisent à rejeter l'interprétation selon laquelle le froid tuerait les embryons.

2.2.5.3. Action de l'éclairement

Nous avons mis en évidence chez *S. emericii* et les graines latérales de *S. patula* une photosensibilité positive. Nous avons conclu chez *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula* à une indifférence à la lumière.

2.2.5.4. Signification écologique de ces diverses particularités

L'étude des propriétés germinatives des graines a permis de montrer que celles de *S. brachystachya* et *S. patula* (graines centrales) lèvent bien ; elles sont peu sensibles à la salinité du milieu, indifférentes à l'éclairement, tandis que celles de *S. emericii* et de *S. patula* (graines latérales) sont très sensibles à la salinité, dont l'action inhibitrice est levée par un prétraitement des graines au froid humide, et ont une réaction positive à l'éclairement.

Quelle peut être la signification écologique de ces diverses particularités ? On peut admettre que la nécessité d'un prétraitement constitue pour l'espèce un avantage parce qu'elle empêche la germination automnale qui peut se solder après le passage des rudes conditions de l'hiver par une grande mortalité des plantules. Dans des conditions naturelles normales, les exigences physiologiques des graines de *S. brachystachya* font de ce taxon le moins avantage des trois espèces, car non seulement une germination automnale peut être inefficace après le passage de l'hiver, mais encore la levée printannière sera faible étant donné que le froid diminue sa capacité de germination.

S. emericii a l'avantage de posséder des graines ayant besoin d'une post-maturation, ce qui lui permet de germer en abondance au printemps. Le dimorphisme morphologique des graines centrales et latérales de *S. patula* correspondant par ailleurs à une différence de comportement vis-à-vis de la germination fait de ce taxon l'espèce la plus privilégiée : en

effet les propriétés différentes des deux types de graines lui permettent d'étaler sa germination sur une plus grande période ce qui lui donne la possibilité d'avoir un stock de graines prêtes à lever sous différentes conditions écologiques. L'étalement de la germination constitue par ailleurs un avantage car il peut prévenir une compétition intraspécifique qui peut se produire lorsqu'une germination simultanée de toutes les graines s'effectue au même endroit.

3. - MORPHOLOGIE, CROISSANCE ET PRODUCTIVITE

3.1. Morphologie

Nous avons vu que les trois espèces se différenciaient par un certain nombre de caractères morphologiques : port, degré de ramification, inflorescence élémentaire ... Nous nous proposons ici de les comparer sur la base d'individus soumis aux mêmes conditions du milieu afin 1) d'examiner la stabilité de certains caractères, 2) de préciser la morphologie du système racinaire dont l'étude n'avait pas été abordée *in situ*.

3.1.1. Le port

On a vu que le port était plus ou moins étalé. Pour quantifier ce caractère, le rapport du nombre d'entre-noeuds de l'axe principal à celui de la ramification du premier entre-noeud a été retenu. Ce port sera d'autant plus étalé que la valeur de ce rapport se rapproche de l'unité.

Les diagrammes de dispersion de la figure 12 permettent de distinguer nettement les trois taxons. Pour un même nombre d'entre-noeuds de l'axe principal, on constate dans la solution H₃, que c'est *S. emerici* qui a la ramification du premier entre-noeud la plus courte, et *S. patula* la plus longue. *S. brachystachya* présente des valeurs intermédiaires. Il en résulte que *S. emerici* a un port dressé tandis que celui de *S. patula* est étalé. Le port de *S. brachystachya* est assez variable. Le diagramme correspondant à la solution H₁₈ montre que la concentration en NaCl du milieu ne modifie pas le port des plantes, puisqu'elle diminue conjointement le nombre d'entre-noeuds de l'axe principal et celui de la ramification du premier entre-noeud. Cette réduction simultanée se manifeste chez *S. emerici* et *S. patula* par une répartition voisine de celle du milieu

précédent, mais légèrement décalée vers l'origine des axes. Il semble donc que le port ne dépende pas de la salinité du milieu. Remarquons que les points relatifs à *S. brachystachya* n'ont pas été représentées sur le graphique correspondant à la solution H_{18} , étant donné le nombre restreint d'individus dans cette solution.

3.1.2. Longueur d'entre-noeud de l'axe principal

Le quatrième entre-noeud de l'axe principal à partir des cotylédons a été retenu pour les observations parce qu'il s'agit d'un entre-noeud adulte situé à peu près au milieu de l'axe des individus qui se sont développés dans la solution la plus concentrée.

La longueur de cet entre-noeud selon l'espèce et la salinité du milieu de culture est reportée sur le tableau 12. Il apparaît que cet entre-noeud est plus long chez *S. emerici* que chez *S. patula*, tandis que *S. brachystachya* présente des valeurs intermédiaires. Les valeurs correspondant aux trois taxons sont significativement différentes sauf dans le milieu H_{13} . Ceci s'explique sans doute par le fait que nous n'avons que quatre échantillons de *S. brachystachya* dans ce milieu ce qui augmente énormément l'erreur type.

Notons par contre que dans la gamme de salinité considérée, les différences au sein d'une même espèce ne sont pas significatives, sauf chez *S. patula*, où l'on constate une légère tendance à l'augmentation de la longueur de l'entre-noeud en fonction de la salinité.

3.1.3. Degré de ramification

Les moyennes du nombre de ramifications des trois espèces en fonction de la salinité du milieu de culture sont consignées dans le tableau 13. On peut constater que *S. emerici* est le moins ramifié des trois taxons quel que soit l'ordre de ramification considéré. Les ramifications de *S. patula* sont très fournies, tandis que *S. brachystachya* présente des valeurs intermédiaires. Ces différences sont surtout accentuées lorsque l'on examine les résultats se rapportant aux ramifications secondaires et tertiaires. Dans H_{13} par exemple, le nombre de ramifications de deuxième ordre est respectivement de 29, 104 et 166 pour *S. emerici*, *S. brachystachya* et *S. patula* ; le nombre de ramifications tertiaires étant de 0,9 et 198.

L'examen de l'influence de la salinité du milieu de culture sur le nombre de ramifications permet de noter que la teneur en NaCl favorise le développement de ces ramifications chez *S. emericii* et *S. patula* jusqu'à 13 g l^{-1} , et le diminue pour des concentrations supérieures. Chez *S. brachystachya* le nombre de ramifications primaires et secondaires augmente jusqu'à 13 g l^{-1} , tandis que pour les ramifications tertiaires, on observe une augmentation jusqu'à 3 g l^{-1} de NaCl, suivie d'une réduction lorsque la concentration en NaCl s'élève.

On peut établir un schéma type de chaque espèce à partir du nombre de ramifications. Un tel schéma est représenté sur la figure 13, où nous avons considéré les individus du milieu H_3 , mais il reste valable pour l'ensemble des solutions.

En ce qui concerne les ramifications ajoutons enfin que la fréquence des individus présentant des ramifications surnuméraires, c'est-à-dire des rameaux se superposant à ceux axillés en premier, pour l'ensemble des solutions a été évaluée. Les résultats se rapportant respectivement à *S. patula*, *S. brachystachya* et *S. emericii* sont de 94,4 %, 30,3 % et 0 %.

3.1.4. Appareil racinaire

Au moment des récoltes, nous avons observé que le système racinaire des trois taxons présentait des différences. L'étude morphologique détaillée du système racinaire est très difficile à réaliser, mais pour en avoir une idée, nous avons sélectionné un individu de chaque espèce à partir desquels le système racinaire sera décrit.

La figure 14, montre tout d'abord que les individus choisis ont une même longueur de tige. Il apparaît en outre que la racine principale est relativement plus développée chez *S. emericii* et *S. brachystachya* par rapport à *S. patula*, puisque sa longueur atteint respectivement 12,8 cm et 10,9 cm, alors qu'elle n'est que de 7,8 cm chez la dernière espèce. Les radicelles sont plus grosses chez *S. emericii* et *S. brachystachya*, et sont par ailleurs réparties tout le long de la racine principale. Chez *S. patula*, elles sont très fines et semblent être concentrées dans le tiers supérieur de la racine principale. C'est chez *S. emericii* que les racines secondaires sont les moins nombreuses (45) et les plus courtes (36,8 cm). Chez les deux autres taxons, les valeurs sont comparables et

et sont en outre plus élevées que celles rencontrées chez *S. emerici*. Le rapport de la longueur des racines secondaires à celle de la racine principale permet de différencier très nettement les trois taxons, puisqu'il est de 5,3 chez *S. patula*, 3,8 chez *S. brachystachya* et n'atteint plus que 2,8 chez *S. emerici*.

Des différences morphologiques apparaissent donc dans le système racinaire des trois taxons, et les résultats que nous venons de présenter, bien qu'assez superficiels pourraient constituer un point de départ pour des observations plus détaillées. Par ailleurs, il est intéressant de noter qu'il existe une analogie entre le degré de ramification des parties aériennes et des parties souterraines : *S. emerici* étant la moins ramifiée par rapport aux deux autres espèces.

3.2. Croissance pondérale

Nous envisageons d'étudier ici le comportement des trois taxons vis-à-vis de la salinité du milieu de culture. A cet effet trois gammes de salinité ont été expérimentées :

- 1) des faibles salinités ($0-1 \text{ g l}^{-1} \text{ NaCl}$) afin de définir leur exigence en sel,
- 2) des salinités moyennes ($1-18 \text{ g l}^{-1} \text{ NaCl}$) pour préciser la concentration en NaCl correspondant à leur croissance optimale,
- 3) des fortes salinités ($3-35 \text{ g l}^{-1} \text{ NaCl}$) en vue de déterminer leur résistance au sel.

3.2.1. Culture à faibles salinités (0 à 1 g de NaCl par litre de solution nutritive)

Il nous faut tout d'abord souligner que les plantes qui se sont développées dans la solution nutritive de base n'ont pas survécu à ce traitement. Des nécroses débutant au niveau des apex et s'étendant à la base des entre-nœuds, apparaissent sur les plantules qui finissent par périr au stade 3 à 4 entre-nœuds. Les résultats se rapportant à cette solution n'ont, de ce fait, pas été consignés sur le tableau 14. De plus les résultats n'ont pu être exprimés en fonction de ce témoin.

Chez les trois espèces, le poids de matière sèche des différents organes ainsi que la quantité de carbone fixé dans les parties aériennes (tableau 14) augmentent nettement avec la salinité du milieu

de culture, jusqu'à 0,4 g de NaCl par litre de solution nutritive, concentration à partir de laquelle une rupture de pente et une stabilité s'observent. L'étude statistique des résultats montre que quelle que soit l'espèce considérée, les moyennes correspondantes aux premières concentrations sont significativement différentes pour un coefficient de sécurité de 95 %, tandis que celles relatives aux milieux $H_{0,4}$, $H_{0,6}$ et H_1 ne le sont pas.

La réponse aux faibles salinités des trois espèces est donc comparable pour l'ensemble de la gamme de salinité considérée. Toutefois les taxons réagissent plus ou moins bien à l'augmentation de la salinité surtout pour les plus faibles concentrations. C'est ainsi qu'en comparant les poids de MS obtenus dans $H_{0,4}$ et $H_{0,05}$ exprimés en % de la production relevée dans $H_{0,05}$, on trouve en ce qui concerne les tiges de *S. patula*, *S. emerici* et *S. brachystachya* une augmentation respectivement de 80,5 %, 62 % et 50 %. Des valeurs comparables s'observent pour la plante entière, tandis que l'augmentation de MS des racines est de 35 % chez les deux premières espèces et de 11 % chez *S. brachystachya*. Ces résultats permettent donc de dire que l'augmentation de la concentration en NaCl de 0,05 à 0,4 g l⁻¹ NaCl est plus bénéfique à *S. patula* qu'à *S. emerici*. Chez *S. brachystachya* l'accroissement de la salinité, tout en étant favorable, l'est dans des proportions plus réduites. *S. patula* serait donc la plus exigeante et *S. brachystachya* la moins exigeante.

Le rapport du poids de MS des racines au poids de MS des tiges (tableau 14, ligne 4) est dans les trois cas maximum dans le milieu $H_{0,05}$, et diminue au fur et à mesure que la salinité du milieu augmente. L'évolution de ce rapport montre que la croissance racinaire est proportionnellement moins favorisée que la croissance caulinare lorsque la salinité du milieu s'élève.

Comme nous l'avons déjà signalé dans le chapitre consacré à l'exposé des méthodes, les récoltes ont été réparties sur deux semaines afin d'alléger les manipulations. Nous avons profité de cet étalement pour calculer le taux d'accroissement de la matière sèche dans les différents milieux. Le taux d'accroissement de la matière sèche (T) est donné par la relation suivante (EVANS, 1972) :

$$T = \frac{\log_e MS_2 - \log_e MS_1}{t_2 - t_1} \quad \text{en g g}^{-1} \text{ j}^{-1}$$

où MS_2 et MS_1 représentent le poids de matière sèche aux temps t_2 et t_1 . (85 et 68 jours dans notre cas).

Les droites de régression du poids de matière sèche en fonction de l'âge, sont tracées sur la figure 15 ; les équations sont portées en légende. L'examen des pentes, qui représentent T montre chez *S. patula* et *S. brachystachya* une augmentation progressive de T , liée à l'accroissement de la concentration en NaCl du milieu de culture.

Ainsi chez la première espèce, le taux d'accroissement passe de 5,7 % dans $H_{0,05}$ à 7,7 % dans H_1 , tandis que chez la deuxième espèce T varie de 6,1 % à 7,9 % pour les milieux considérés. Chez *S. emericii* les résultats sont très variables, et on n'observe pas une augmentation de T avec l'élévation de la concentration en NaCl du milieu de culture.

Remarquons d'autre part que les ordonnées à l'origine pour une même espèce sont différentes d'une solution à l'autre, alors qu'elles devraient théoriquement être identiques, ou à la rigueur très voisines puisqu'elles représentent le poids de la plante au temps t_0 , qui est fonction du poids de la graine. En réalité ces droites correspondent à un âge déterminé (10-12 semaines environ) et ne peuvent être extrapolées, étant donné que les taux d'accroissement ont en général tendance à diminuer en fonction du temps.

L'étude de l'influence des faibles salinités sur la croissance des trois taxons révèle que l'absence de NaCl dans le milieu de culture ne permet pas à ces plantes de se développer ; les individus présentent manifestement des symptômes de carence et périssent à un stade relativement jeune. Nous avons d'autre part montré que des concentrations relativement faibles ($0,05 \text{ g l}^{-1}$) suffisent à induire un développement normal, tout au moins dans les conditions de l'expérimentation, car on peut se demander si ces plantes placées dans des conditions d'évaporation intense à cette concentration se seraient maintenues. Dans une culture antérieure, un début de fanaison a pu être observé au cours de chocs hydriques accidentels chez les individus de *S. emericii* poussant dans la solution $H_{0,05}$. GALE et al. (1970) ont d'ailleurs montré l'influence des contraintes hydriques atmosphériques sur la croissance d'*Atriplex halimus* L. Ils ont en particulier mis en évidence que l'optimum de croissance de cette espèce est fonction de l'humidité atmosphérique et qu'il est décalé vers de plus faibles salinités en atmosphère humide.

3.2.2. Culture à salinités moyennes (1 à 18 g de NaCl par litre de solution nutritive)

Les résultats relatifs à cette série de culture sont consignés dans le tableau 15. Remarquons tout d'abord que les valeurs correspondantes à la solution H₈ sont très faibles par rapport à celles obtenues dans les milieux H₃ et H₁₃, et cela quels que soient l'espèce et le critère considérés. Les rameaux des plantes qui se sont développées dans ce milieu présentaient des tâches jaunâtres ; de plus nous avons observé au moment des récoltes, des nécroses au niveau des racines. Les individus de cette solution avaient donc manifestement un développement anormal que nous imputons à une rhizogénèse déficiente observée au cours des premiers stades de développement. Les résultats relatifs à cette solution ont néanmoins été présentés.

Chez *S. brachystachya* l'optimum de croissance est atteint dès 3 g l⁻¹ NaCl puisque le poids de matière sèche des différents organes, ainsi que la quantité de carbone fixé dans les parties aériennes sont maximums dans ce milieu. Chez *S. emerici* et *S. patula*, il se situerait aux environs de 13 g l⁻¹ NaCl ; toutefois les valeurs obtenues dans la solution H₃, très voisines de celles correspondant au milieu H₁₃, en particulier lorsque la quantité de C fixé est considérée, tendent à indiquer que l'optimum de croissance est beaucoup plus étalé chez ces deux derniers taxons.

Chez les trois espèces, le rapport du poids de MS des racines à celui des tiges décroît du milieu H₁ à H₈, concentration à partir de laquelle il n'évolue pratiquement plus. Les variations de ce rapport suggèrent que la croissance caulinaire est proportionnellement plus favorisée par la salinité que ne l'est la croissance racinaire, mais la stabilité de ce rapport à partir de la solution à 8 ‰ semble indiquer que l'action de la salinité sur les deux types d'organes s'effectue dans la même proportion à partir de ce seuil.

3.2.3. Culture à salinité de moyennes à fortes (3 à 35 g de NaCl par litre de solution nutritive)

Les données se rapportant à cette série de culture sont reportées dans le tableau 16. L'évolution des différents critères en fonction de la salinité montre que l'optimum de croissance, chez *S. brachystachya*, est obtenu dans la solution de 3 ‰ de NaCl, confirmant ainsi

les résultats acquis antérieurement. Cet optimum chez *S. patula* se situe dans le milieu H₈. Chez *S. emerici* les valeurs maximales correspondent à H₁₈, mais les différences entre les moyennes relatives aux solutions H₃ et H₁₈ n'étant pas significatives pour un coefficient de risque de 5 %, confirmeraient que l'optimum de croissance est plus étalé chez cette espèce.

On peut constater en outre qu'il existe un transfert de l'optimum de croissance vers de plus faibles salinités lorsque la quantité de carbone fixé est prise en considération. Il apparaît aussi que les fortes salinités inhibent la croissance chez les trois espèces. La réduction de la croissance des parties aériennes dans H₃₅ par rapport au milieu induisant la croissance optimale, exprimée en % de la production relevée dans ce dernier milieu est de 81 % chez *S. brachystachya*, 76 % chez *S. patula* et 74 % chez *S. emerici*, indiquant ainsi que l'augmentation de la concentration en NaCl de la solution nutritive est légèrement plus défavorable à *S. brachystachya* qu'à *S. patula* et *S. emerici*. Les différences entre ces espèces, en ce qui concerne la tolérance au sel sont cependant faibles, et s'expliquent beaucoup plus par l'accumulation des sels et non celle du carbone. On peut en outre penser que des cultures sous des conditions d'évaporation plus élevée auraient permis de mieux distinguer les trois espèces quant à leur tolérance au sel.

L'examen du tableau 16 permet aussi de noter que le rapport du poids de MS des racines à celui des tiges n'évolue pratiquement pas dans la gamme de salinité considérée.

L'aspect morphologique des trois espèces dans cette gamme de salinité est illustré par les photographies de la planche IV.

3.3. Biomasse sur pied et production

Le paragraphe suivant est consacré à l'exposé des résultats se rapportant aux variations de la biomasse sur pied et à la production des peuplements de salicornes annuelles.

3.3.1. Evolution de la biomasse en fonction du temps

On constate sur la figure 18 que la biomasse des parties aériennes augmente jusqu'au début septembre chez *S. emerici* (courbe 1)

et même jusqu'au début du mois d'octobre chez *S. patula* de la station P2 (courbe 3), alors que le maximum est atteint dès la fin août chez la même espèce de la station P1 (courbe 2). Une différence de l'ordre de $100 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ s'observe entre les biomasses de *S. patula* de ces deux stations, différence que l'on peut relier à une sècheresse et à une salinité plus élevées dans la station P1 (tableau 7), indiquant ainsi que la production de matière sèche y est fortement réduite par l'influence simultanée des facteurs eau et sel.

3.3.2. Variation de la biomasse en fonction de la densité

Les observations ont été faites à Villeneuve El sur *S. emerici*. La figure 19 montre que la production de matière sèche (biomasse sur pied en fin de végétation) est fortement influencée par la densité du peuplement. Cet effet est particulièrement sensible au niveau des faibles densités, puisque la production augmente de $200 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ lorsque la densité s'élève de 8 à 50 individus par m^2 . Une rupture de pente s'établit ensuite et la production maximale de $725 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ est obtenue pour une densité de l'ordre de 1200 individus au m^2 . Par ailleurs l'évaluation de la fraction de production investie dans les graines, montre qu'elle est importante puisqu'elle atteint 7 % à 22 % selon le niveau de densité.

3.4. Discussion

Il nous faut rappeler que dans l'ensemble l'étude de la morphologie des trois espèces en conditions contrôlées confirme les caractères donnés lors de la description des espèces, tout en précisant certains aspects.

L'étude sur la croissance pondérale a permis de confirmer que les Salicornes annuelles sont des plantes exigeant un minimum de NaCl, pour assurer un développement normal, puisque cultivées dans un milieu nutritif sans sel, elles périssent à un stade relativement jeune. Nous avons vu d'autre part que la croissance des trois espèces est possible dans des limites très larges de salinité, puisqu'elle s'effectue de 0,05 à 35 g de NaCl par litre de solution nutritive. Signalons enfin qu'il s'agit de plantes très résistantes au sel, puisqu'elles sont encore capables de croître dans un milieu contenant 35 g l^{-1} de NaCl, soit une concentration en NaCl proche de la concentration moyenne en sels dissous de l'eau de mer.

Afin d'avoir une idée générale sur le comportement des trois taxons, nous avons regroupé les données relatives au poids de matière sèche et à la quantité de carbone fixé dans les parties aériennes, des salinités moyennes et fortes (1 à 35 g l⁻¹ NaCl), calculé une moyenne pour chaque solution et exprimé les valeurs ainsi obtenues en % du maximum. Les résultats sont représentés graphiquement sur la figure 16. Il en ressort que l'optimum de croissance exprimé en matière sèche (fig. 16A) est large et comparable pour *S. patula* et *S. emerici* puisqu'il se situe entre 3 et 13 g l⁻¹ NaCl chez la première espèce, et entre 3 et 18 g l⁻¹ NaCl chez la seconde, par contre il est faible et étroit pour *S. brachystachya* (autour de 3 g l⁻¹ NaCl).

En considérant la quantité de carbone fixé dans les parties aériennes (fig. 16.B.), on constate d'une part que l'optimum de croissance est identique chez les trois espèces (3 g l⁻¹ NaCl), et d'autre part que les courbes de réponse à la salinité des trois taxons ne diffèrent plus fondamentalement. L'optimum de croissance est d'ailleurs dévié vers de plus faibles concentrations en particulier chez *S. emerici* et *S. patula*. Cela s'explique par le fait que la teneur en carbone diminue en fonction de la salinité dans des proportions plus élevées que n'augmente le poids de matière sèche. Nous pensons qu'il est préférable de caractériser la croissance par la quantité de carbone fixé, car ce critère compense la fraction représentée par la partie minérale dans le poids de MS, qui peut atteindre, comme nous le verrons dans le chapitre suivant, jusqu'à 60 % du poids de la matière sèche.

Les variations du rapport du poids de matière sèche des racines à celui des tiges en fonction de la salinité (fig. 17) font apparaître que la croissance caulinaires est plus favorisée que ne l'est la croissance racinaire lorsque la salinité du milieu augmente. Des faits semblables ont été rapportés par WEBB (1966) chez *Salicornia bigelovii* Torr., et par BAUMEISTER et SCHMIDT (1962) sur *Salicornia herbacea*. Il nous faut cependant signaler qu'il existe chez nos espèces, une concentration seuil (8%) à partir de laquelle le sel agit dans les mêmes proportions sur les deux types d'organes.

L'évolution de la teneur en eau en fonction de la concentration en NaCl du milieu de culture est résumée sur le tableau 17. Nous n'avons retenu que les résultats se rapportant aux cultures des séries 0-1 et 3-35 g l⁻¹ NaCl, afin d'avoir des individus d'âge voisin, et d'éviter de comparer

des plantes à degré de lignification différente. Il en ressort que l'évolution de la teneur en eau est pratiquement la même chez les trois espèces puisqu'elle augmente fortement jusqu'à 1 %, se stabilise entre 1 et 8 % et chute progressivement pour des concentrations supérieures. Comme la teneur en eau est proportionnelle à la succulence nos résultats corroborent dans la première partie de la gamme de salinité, les faits généralement admis, à savoir que la succulence augmente en fonction de la concentration en NaCl du milieu (VAN EIJK, 1939 ; BAUMEISTER et SCHMIDT, 1962 ; BLACK, 1956), mais il n'en est plus de même lorsque les fortes salinités sont considérées. Ajoutons aussi que la succulence est considérée comme un des principaux facteurs de la tolérance au sel, grâce à l'effet diluant qu'elle exerce sur la concentration en sel du milieu intracellulaire (GREENWAY, 1968 ; EPSTEIN, 1969) ; cependant le fonctionnement d'un tel système d'adaptation est assez limité, puisque la succulence non seulement n'augmente pas indéfiniment avec la concentration en sel du milieu extérieur mais encore diminue à partir d'un certain seuil de salinité.

Il nous faut noter enfin que la production des peuplements de Salicornes annuelles est très variable : une centaine de $g_{MS} m^{-2}$ à environ 700 $g_{MS} m^{-2}$. Elle est très influencée par des facteurs biotiques tel que la densité du peuplement, et édaphiques, en particulier l'humidité et la salinité, qu'il importe de connaître dans l'évaluation de cette production. HEIM (1975) montre que la production nette annuelle optimale des parties aériennes de *S. emerici* (700 $g_{MS} m^{-2}$) est voisine de celle d'une forêt de *Quercus ilex* L. (650 $g_{MS} m^{-2}$) ou du *Salicornietum fruticosae* (700 $g_{MS} m^{-2}$) et légèrement inférieure seulement à celle observée pour une culture d'*Helianthus annuus* (900 $g_{MS} m^{-2}$) ; l'auteur montre toutefois que la valeur énergétique de la matière sèche produite étant environ 2 fois plus faible chez *S. emerici* que chez les autres espèces précédemment citées, l'équivalent énergétique de la production des peuplements de *S. emerici* n'atteint que 50 % environ des valeurs se rapportant aux autres peuplements.

Nous n'avons pas présenté des données permettant de comparer la production des trois espèces, puisque cela aurait nécessité des densités voisines et des salinités comparables, conditions qu'il est difficile de réunir dans les conditions naturelles ; ces difficultés étant en outre accentuées par des déplacements de populations d'une année à l'autre,

ce qui nécessite une étude s'échelonnant sur plusieurs années.

4. - ACCUMULATION ET REPARTITION DES SELS MINERAUX

Le terme accumulation est utilisé dans ce mémoire dans son acception la plus générale et non dans le sens que lui donnent en général les physiologistes (HELLER, 1974) qui pensent qu'on ne doit employer ce terme que si l'on considère les concentrations, c'est-à-dire la quantité d'un élément dissous dans une phase liquide, cytoplasmique ou vacuolaire, et non les taux ou teneurs relatives c'est-à-dire la quantité d'un élément par unité de masse.

Avant d'aborder l'exposé des résultats concernant l'accumulation des sels minéraux, rappelons que les analyses ont été effectuées sur des plantes âgées de 73 jours dans le cas des faibles salinités et de 66 jours dans celui des salinités moyennes à fortes ; par conséquent les valeurs obtenues dans chaque série sont comparables. Nous exposerons successivement les résultats généraux se rapportant à l'accumulation en essayant de dégager la part respective des différents ions (cf. tableau 18 et 19), puis nous étudierons, les effets de la concentration en NaCl du milieu sur l'absorption des cations majeurs et du Cl^- .

4.1. Teneur en éléments minéraux et répartition dans la plante

4.1.1. Importance de la fraction minérale

Les résultats du tableau 18 permettent d'observer que la fraction minérale est toujours très élevée, même dans la solution la plus diluée ($0,05 \text{ g l}^{-1}$) où elle représente déjà 17 % à 19 % du poids de matière sèche selon les espèces. La fraction minérale augmente en fonction de la concentration en NaCl du milieu de culture et atteint dans H_1 25 à 27 % du poids de MS. Notons qu'il n'y a pratiquement pas de différence dans la minéralisation des tiges des trois espèces pour cette gamme de salinité. L'examen des résultats du tableau 19 relatifs aux salinités moyennes à fortes nous montre la capacité d'accumulation des sels des Salicornes annuelles. La fraction minérale variant en effet dans les parties aériennes de 33 % du poids de matière sèche pour les valeurs les plus faibles (H_3) à 65 % du poids de MS pour les valeurs les plus fortes (H_{35}). Contrairement à ce que nous avons observé pour les faibles salinités, une différence de

comportement s'observe entre les trois espèces : *S. patula* accumulant plus de matières minérales que *S. brachystachya* et *S. emerici* : 62 % du poids de MS pour la première espèce contre 55 % et 52 % pour les deux autres taxons.

L'étude de la minéralisation des racines montre qu'elle est beaucoup plus faible que celle des parties aériennes. Pour les faibles salinités par exemple, la minéralisation des racines est selon les espèces 1,4 et 1,8 fois plus faible que celle des tiges lorsque la salinité du milieu de culture est augmentée de $0,05 \text{ g l}^{-1}$ à 1 g l^{-1} . Pour les salinités moyennes à fortes, on observe en outre une différence interspécifique puisque la minéralisation des racines est environ 2 fois moins importante que celle des tiges pour *S. emerici* et *S. brachystachya*, alors qu'elle est 2,3 à 2,8 fois moins élevée pour *S. patula*. Remarquons aussi que la fraction minérale dans les racines augmente beaucoup plus lentement en fonction de la salinité que dans les parties aériennes.

4.1.2. Importance relative des différents ions

En ce qui concerne les cations on constate, dans les parties aériennes et aux salinités les plus faibles ($0,05 \text{ g l}^{-1} \text{ NaCl}$) que c'est le K^+ qui est l'ion le plus important : 7 à 8 % contre 2 % environ pour le Na^+ , Ca^{++} , et Mg^{++} . L'augmentation de la salinité du milieu de culture se traduit par une augmentation rapide de la teneur en Na^+ et une diminution concomitante des teneurs des autres cations de sorte que dans H_{35} , on ne trouve plus que 1 % de K^+ , 0,2 % de Mg^{++} et autant de Ca^{++} contre 23 à 27 % de Na^+ . En ce qui concerne le Cl^- on observe un comportement semblable à celui du Na^+ , cependant l'absorption de ces deux ions ne s'effectue pas dans les mêmes proportions. Nous reviendrons d'ailleurs plus en détail sur l'absorption de ces ions en ne considérant plus les teneurs, mais les rapports ioniques.

Dans les racines et aux salinités les plus faibles ($\text{H}_{0,05}$), la différence entre le K^+ et les autres cations est encore plus accusée que dans les tiges : 7,5 % de K^+ contre 0,4 à 0,7 % de Na^+ , 0,4 à 0,9 % de Ca^{++} et 0,2 à 0,3 % de Mg^{++} . Lorsque la salinité du milieu de culture est augmentée, l'évolution du rapport entre les différents cations est beaucoup moins accusée. Ainsi dans le milieu le plus concentré on observe environ 5 % de K^+ et 5 à 7 % de Na^+ , c'est-à-dire des teneurs ayant le même ordre de grandeur.

4.1.3. Action du NaCl sur les teneurs en C et en N

La salinité n'agit pratiquement pas sur la teneur en C des parties aériennes, par contre elle diminue légèrement la teneur en N, entraînant ainsi une augmentation de 6,4 à 7,4 du rapport C/N lorsque l'on passe du milieu $H_{0,05}$ à H_1 . Les trois espèces présentent de ce point de vue une évolution semblable. Dans la gamme des salinités moyennes à fortes, les teneurs en C et en N des parties aériennes diminuent au fur et à mesure que la salinité du milieu de culture s'élève. Les valeurs du rapport C/N augmentant cependant de 6,1 à 7,7 indiquent que la salinité réduit proportionnellement plus la fixation de l'N que du C, ce qui peut s'expliquer par une diminution de l'absorption des NO_3^- .

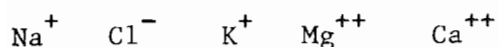
Au niveau des racines des plantes cultivées dans la gamme des faibles salinités, les valeurs du rapport C/N sont plus élevées que dans les tiges puisqu'elles sont de l'ordre de 8,6 à 11,3. Les teneurs en C y sont en effet généralement plus fortes que dans les tiges et les teneurs en N plus faibles. L'influence de la salinité sur la teneur en C est assez variable, par contre elle n'agit pratiquement pas sur la teneur en N. En ce qui concerne les fortes salinités, il ne nous est pas possible de tirer des conclusions sur des variations des teneurs en C et en N en fonction de la salinité, puisque nous n'avons pas les valeurs pour toutes les concentrations expérimentées.

4.2. Effets de la concentration en NaCl du milieu sur l'absorption des cations majeurs et du Cl^-

4.2.1. Variations du contenu ionique des parties aériennes, en fonction du NaCl extérieur

Les variations du contenu ionique des parties aériennes (en meq/100 g M_S) de *S. emerici*, *S. patula* et *S. brachystachya* dans le cas des faibles salinités et des salinités moyennes à fortes sont représentées respectivement sur les figures 20, 21 et 22 (A et B). L'observation de ces courbes montre que l'action de la concentration en NaCl du milieu sur l'absorption des différents ions est dans l'ensemble identique pour les trois espèces et se caractérise par les trois principaux faits suivants :

1) l'accumulation d'ions dans les parties aériennes, exceptée pour la solution $H_{0,05}$, est dans un ordre décroissant le suivant :



2) l'accroissement de la concentration en NaCl du milieu entraîne une augmentation de l'absorption du Na^+ et du Cl^- et une réduction de celle du K^+ , Mg^{++} et Ca^{++} .

L'influence du NaCl extérieur s'effectue cependant dans des proportions différentes selon les concentrations expérimentées. Ainsi dans le cas des faibles salinités, l'action du NaCl extérieur se répercute surtout sur le Na^+ et le Cl^- accumulés, puisque l'absorption de ces ions est multipliée respectivement par environ 4 et 3,5 alors que l'absorption du K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} est réduite respectivement en moyenne de 1,7, 2,2 et 2 lorsque la concentration en NaCl du milieu est augmentée de 0,05 à 1 g l^{-1} . Par contre dans le cas des salinités moyennes à fortes, ce sont surtout le K^+ , Ca^{++} et le Mg^{++} qui sont affectés ; l'absorption du Ca^{++} et du Mg^{++} étant diminuée respectivement de 3 et de 3,4, tandis que celle du Na^+ et du Cl^- est augmentée respectivement de 1,5 et de 1,8, lorsque la concentration en NaCl du milieu est augmentée de 3 à 35 g l^{-1} . Pour le K^+ il y a lieu de considérer séparément les trois espèces puisque les variations de la concentration en NaCl extérieur dans les proportions indiquées, réduisent de 4,2 l'absorption de cet ion pour *S. emericii*, 2,9 pour *S. patula* et 2,5 pour *S. brachystachya*.

Ceci nous conduit à remarquer par ailleurs que *S. emericii* absorbe en général plus de K^+ que les deux autres espèces (cf. fig. 20, 21 et 22), tandis que *S. patula* a tendance à accumuler plus de Na^+ et de Cl^- que *S. emericii* et *S. brachystachya*, telle qu'on peut le voir en particulier sur la figure 22 B, où l'on observe une grande disproportion entre le Na^+ et le Cl^- d'une part et les autres ions d'autre part. *S. brachystachya* présente dans l'ensemble des taux d'accumulation intermédiaires entre ceux de *S. emericii* et ceux de *S. patula* aussi bien pour le K^+ que le Na^+ et le Cl^- .

3) Les trois espèces ont la propriété de réguler l'absorption des matières minérales, et en particulier celle du Na^+ et du Cl^- puisqu'à partir de 18 g l^{-1} NaCl, il s'établit pour les trois espèces, un palier dans l'absorption de ces deux ions.

4.2.2. Migration préférentielle vers les parties aériennes

L'examen des figures 20.A., 21.A. et 22.A. permet aussi de constater que dans la solution $\text{H}_{0,05}$, l'absorption du Na^+ est pratiquement

équivalente à celle du Cl^- ; puis au fur et à mesure que la concentration en NaCl du milieu augmente, les courbes d'absorption du Na^+ et du Cl^- tendent à diverger, indiquant ainsi une absorption non équivalente de ces deux ions. Dans H_1 par exemple, le rapport ionique Na^+/Cl^- est en moyenne pour les trois espèces de 1,5. Ce rapport est d'ailleurs plus faible pour les fortes salinités puisqu'il est en moyenne pour les trois espèces et pour l'ensemble de la gamme de salinités considérée de l'ordre de 1,22. Les valeurs du rapport Na^+/Cl^- dans les racines sont par contre toujours inférieures à l'unité, tout au moins dans le cas des faibles salinités, indiquant ainsi une répartition très différente de ces deux ions suivant les organes : le Cl^- étant absorbé et stocké en grande partie dans les racines, tandis que le Na^+ migre en plus grande proportion vers les parties aériennes.

Des variations similaires sont obtenues pour le Na^+ et le K^+ . La figure 23 montre en effet que le rapport ionique Na^+/K^+ est toujours inférieur à 1 au niveau des racines des trois espèces, cultivées dans les faibles salinités, alors que ce rapport est toujours supérieur, à l'unité, excepté pour $H_{0,05}$, dans les parties aériennes. Dans le cas des fortes salinités le Na^+ dans les racines reste supérieur au K^+ mais dans des proportions nettement plus faibles que dans les tiges : Na^+/K^+ des racines variant de 1,09 à 2,35 suivant l'espèce et la solution considérées, alors que dans les parties aériennes, le Na^+ peut être 50 fois supérieur au K^+ . Il existe là encore une sélectivité pour la migration vers les parties aériennes : le Na^+ étant nettement favorisé. Par ailleurs, en prenant en considération les variations du rapport ionique Na^+/K^+ dans les racines et les tiges, on arrive à classer les trois espèces (cf. figure 23) : les valeurs de ce rapport dans les racines étant en effet plus élevées pour *S. emericii* que pour *S. brachystachya* et *S. patula* ; dans les tiges le classement est inversé.

Un phénomène semblable aux variations Na^+/Cl^- et Na^+/K^+ se retrouve pour le Mg^{++} et le Ca^{++} . Le rapport ionique $\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$ est en effet toujours inférieur à 1 dans les racines des trois espèces cultivées dans les faibles salinités, alors que ce même rapport est toujours supérieur à 1 au niveau des parties aériennes. Le Mg^{++} migre donc en plus grande proportion vers les parties aériennes tandis que le Ca^{++} est retenu en grande partie au niveau des racines. Une telle répartition est moins accentuée dans le cas des fortes salinités puisque le rapport $\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$ est toujours

supérieur à l'unité dans les tiges et les racines, mais il est plus élevé au niveau des parties aériennes (1,6 à 2,3) qu'au niveau des racines (1 à 1,6).

4.3. Discussion

Cette étude de l'accumulation des sels a permis de mettre en évidence et de confirmer un certain nombre de faits.

1) Nos taxons, tout comme la plupart des halophytes, ont d'une part la propriété d'accumuler de fortes teneurs en éléments minéraux, puisque ces derniers peuvent atteindre dans les cas extrêmes jusqu'à 65 % du poids de matière sèche des parties aériennes, et d'autre part la capacité de réguler cette accumulation, puisqu'à partir d'un certain seuil de salinité il s'établit un palier dans l'absorption des sels.

La minéralisation des parties aériennes des trois espèces est comparable quand elles sont cultivées en présence de faibles concentrations de NaCl, par contre pour des salinités moyennes à fortes *S. patula* tend à accumuler plus de sels que les deux autres espèces, ceci étant dû principalement à une absorption plus importante de Na^+ et de Cl^- par ce taxon. Par ailleurs, *S. emericii* absorbe, pour l'ensemble des salinités expérimentées, plus de K^+ que les deux autres espèces. *S. brachystachya* présente généralement des valeurs intermédiaires aussi bien pour le K^+ que pour le Na^+ et le Cl^- .

2) La minéralisation des parties aériennes est nettement supérieure à celle des racines. Pour les faibles salinités aucune différence ne s'observe entre espèces, dans le rapport de minéralisation des tiges et des racines, par contre dans le cas des fortes salinités, il a été possible de montrer que la minéralisation des tiges de *S. emericii* et de *S. brachystachya* est deux fois plus importante que celle des racines, et 2,3 à 2,8 fois plus élevée chez *S. patula*.

3) L'effet de la salinité du milieu sur l'absorption des cations majeurs et du chlore se manifeste de la même manière chez les trois espèces : l'accroissement de la concentration en NaCl extérieur provoquant en effet au niveau des parties aériennes une augmentation des teneurs en Na^+ et Cl^- , et une diminution des teneurs en K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} . On retrouve donc l'antagonisme Na^+/K^+ et $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$, généralement admis, auquel s'ajoute celui du $\text{Na}^+/\text{Mg}^{++}$.

4) Pour les trois espèces, l'effet de la concentration en NaCl du milieu sur le transfert du Na^+ dans les tiges est plus élevé que son effet sur le transport du Cl^- , provoquant ainsi une absorption non équivalente du Na^+ et du Cl^- au niveau des parties aériennes. Dans les racines le Na^+ est équilibré par le Cl^- , tandis qu'au niveau des parties aériennes le déficit anionique minéral serait vraisemblablement équilibré par des acides organiques. Les salicornes se comporteraient à cet égard comme *Atriplex hastata* (BLACK, 1956). Par contre nos résultats ne corroborent pas ceux de BINET et INIZAN (1963), dans la mesure où un excès de Na^+ par rapport au Cl^- , ne se retrouve pas dans les racines, alors que ce sont les tissus les plus riches en matière organique (évaluée à partir de la teneur en C).

5) Contrairement aux non-halophytes qui retiennent une grande partie du Na^+ absorbé au niveau des racines (JACOBY, 1964, 1965), nos trois taxons transfèrent préférentiellement dans les parties aériennes, le Na^+ absorbé, alors que le K^+ et le Cl^- sont retenus dans une grande proportion au niveau des racines. Cette sélectivité de migration vers les parties aériennes se retrouve aussi pour le Mg^{++} par rapport au Ca^{++} : ce dernier étant fixé pour une grande part dans les racines.

CONCLUSION G E N E R A L E

Ce travail qui a porté sur les Salicornes annuelles du littoral languedocien et de Camargue a permis de reconnaître au sein de l'espèce collective *Salicornia herbacea* L., trois taxons différenciés par des critères morphologiques, physiologiques et écologiques. Ce sont :

- *S. emerici* ($2n = 36$) : à port dressé, peu ramifiée, à fleurs centrales et latérales subégales et à floraison précoce (dès la mi-août). Cette espèce s'installe sur un sol compact à texture fine, argilo-limoneuse, relativement salé et submergé pendant de longues périodes. Elle constitue en général des populations denses, monospécifiques en bordure des étangs saumâtres.

- *S. brachystachya* ($2n = 18$) : à port dressé, très ramifiée, à fleurs latérales plus petites que la centrale et à floraison plus tardive et plus étalée que chez l'espèce précédente (mi-septembre - octobre). Elle colonise les sols à texture grossière, rarement submergés ; la salinité quoique comparable à celles des stations à *S. emerici* si l'on se base sur les sels totaux y est moins élevée si les teneurs en Na^+ et Cl^- sont considérées. Elle ne constitue pas de population dense, mais pousse plutôt par pied isolé dans des endroits où la concurrence est en général faible.

- *S. patula* ($2n = 18$) : à port étalé, très ramifiée, à ramifications surnuméraires très fréquentes ; les fleurs latérales sont bien plus petites que la centrale ; floraison tardive (mi-septembre - octobre). Elle se trouve sur un sol lourd, de texture argilo-limoneuse très salé et très sec en été. Elle se localise souvent dans les zones nues de l'*Arthrocnemum*.

C'est cependant la morphologie des graines qui permet de définir sans ambiguïté les trois entités. Les graines de *S. emerici* sont les plus grandes, elles portent des poils droits et la radicule y est plus longue que les cotylédons. Celles de *S. brachystachya* sont plus petites, très hirsutes avec des poils recourbés en crosse ; la longueur de la radicule est intérieure ou égale à celle des cotylédons. Chez *S. patula*, il existe un

dimorphisme très accentué entre les graines centrales et latérales. C'est une caractéristique qu'il est intéressant de noter puisqu'elle n'a jamais été signalée jusqu'à présent. Les graines centrales de cette espèce sont en effet bien plus grandes que les latérales ; de plus elles sont d'un gris pâle, ovoïdes, munies de nombreux poils recourbés en crosse, tandis que les graines latérales sont d'un brun foncé, plus ou moins triangulaires, et ne portent que quelques poils. La radicule ne dépasse pas les cotylédons chez ces deux types de graines. Ces particularités morphologiques correspondent par ailleurs à des propriétés germinatives différentes.

L'ensemble des études sur les propriétés germinatives de ces quatre populations de graines montrent en effet qu'elles se comportent différemment vis-à-vis de la salinité, du prétraitement par le froid humide et de l'éclairement.

Les graines de *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula* lèvent bien ; la salinité du milieu tout en diminuant leur vitesse influe peu sur leur capacité de germination. Le prétraitement par le froid humide des graines n'a pratiquement pas d'effet sur leur capacité de germination, et même tend à la diminuer chez *S. brachystachya*, par contre il active leur germination. Ces deux populations de graines sont d'autre part indifférentes à l'éclairement bien qu'une photosensibilité positive ne soit pas à exclure. Les graines de *S. emericii* et les graines latérales de *S. patula* sont relativement dormantes : 54 % de la germination dans H_2O pour les premières, 26 % pour les secondes. Leur germination est en outre inhibée par le NaCl, puisque ce sel diminue à la fois leur capacité et leur vitesse de germination, mais cette inhibition est levée par un prétraitement des graines, dont l'efficacité est fonction de la durée. Ces graines présentent en outre une photosensibilité positive. La signification écologique de ces diverses particularités a été discutée, et nous avons conclu que la nécessité d'un prétraitement par le froid des graines constituait un avantage pour la perpétuation de l'espèce. A cet égard *S. patula* était d'ailleurs l'espèce la plus privilégiée puisque le fait de posséder deux types de graines ayant des propriétés germinatives différentes lui permettait d'étaler sa germination et d'accroître ses chances d'établissement.

Les études se rapportant à la croissance montrent que :

1) ces trois espèces sont des halophytes *sensu stricto* puisqu'elles ne survivent pas à un milieu sans NaCl,

2) la croissance de ces trois taxons est possible dans des limites très larges de salinité : de 0,05 à 35 g l⁻¹ NaCl.

3) ces espèces sont très résistantes au sel puisqu'elles sont encore capable de croître dans un milieu contenant 35 g l⁻¹ NaCl. Compte tenu de l'ensemble des résultats, la comparaison entre les trois espèces révèle que l'optimum de croissance exprimé en matière sèche est large et comparable pour *S. patula* et *S. emericii* puisqu'il se situe entre 3 et 13 g l⁻¹ NaCl chez la première espèce et 3 et 18 g l⁻¹ chez la seconde, alors que cet optimum est faible et étroit pour *S. brachystachya* (autour de 3 g l⁻¹ NaCl). Il nous faut cependant rappeler d'une part que les courbes de réponse à la salinité ne diffèrent plus fondamentalement, et d'autre part que l'optimum de croissance est identique pour les trois espèces (autour de 3 g l⁻¹ NaCl) lorsque la croissance est exprimée en quantité de C fixé dans les parties aériennes. Cette particularité s'explique par le fait que la teneur en C diminue en fonction de la salinité dans des proportions plus élevées que n'augmente le poids de matière sèche. Il apparaît par ailleurs que les exigences en sel pour la germination sont différentes de celles pour la croissance : en effet la germination est meilleure dans les milieux peu ou pas salés alors que la croissance non seulement exige un minimum de NaCl mais encore se trouve favorisée par des concentrations en NaCl plus ou moins importantes suivant l'espèce considérée. Ces faits illustrent bien l'adaptation de ces taxons aux conditions offertes par le milieu, puisque dans les conditions naturelles, le sol est en général dessalé au moment de la germination, alors que la croissance s'effectue pendant une phase de salinisation du substrat édaphique.

L'adaptation de ces plantes aux milieux salés se retrouve aussi dans leur pouvoir d'accumulation de sels. Elles ont la propriété d'accumuler et de tolérer de fortes teneurs en éléments minéraux, ce qui leur permet de maintenir leur hypertonicité par rapport à la solution du sol. *S. patula* tend d'ailleurs à accumuler plus de sels, et principalement plus de Na⁺ et de Cl⁻, que les deux autres espèces, lorsqu'elle est cultivée dans des fortes salinités ; dans les faibles salinités aucune différence ne s'observe entre les trois taxons. Ces trois espèces ont par ailleurs la capacité de réguler cette accumulation puisqu'un palier s'établit dans l'absorption des sels à partir d'un seuil de salinité se situant

au voisinage de 18 g l^{-1} NaCl. L'étude des effets de la salinité sur l'accumulation des cations majeurs et du Cl^{-} montre enfin que les trois taxons répondent de la même manière à l'accroissement de la concentration en NaCl du milieu : augmentation des teneurs en Na^{+} et Cl^{-} , diminution des teneurs en K^{+} ; Ca^{++} , Mg^{++} . Par ailleurs la salinité du milieu agit plus fortement sur le transfert du Na^{+} dans les tiges que sur le transport du Cl^{-} . Le K^{+} tout comme le Cl^{-} est stocké en grande proportion au niveau des racines. Cette sélectivité de migration vers les parties aériennes apparaît aussi pour le Mg^{++} par rapport au Ca^{++} qui reste fixé en grande partie dans les racines.

Au terme de cette étude, il nous faut maintenant souligner les points méritant d'être étudiés plus profondément.

D'un point de vue écologique l'étude de la dynamique des populations de Salicornes annuelles et de son déterminisme s'avère être d'un grand intérêt tant elles sont remaniées d'une année à l'autre. Une telle étude nécessiterait de suivre sur plusieurs années les caractéristiques de la végétation : germination, densité, biomasse en relation avec les facteurs du milieu en particulier la salinité et la submersion.

D'un point de vue physiologique, il est probable que la totalité des sels que nous avons trouvé dans ces plantes (65 % du poids de matière sèche pour les cas extrêmes) ne soit pas entièrement dissoute. Il serait donc intéressant d'évaluer la fraction active de ces sels et de montrer dans quelles proportions ils contribuent aux grandes fonctions de la plante. D'autre part des études à court terme seraient dignes d'être entreprises car le fait de faire pousser des plantes pendant de longues périodes ne donne qu'une vue limitée sur la dynamique des relations ioniques du végétal.

R E F E R E N C E S B I B L I O G R A P H I Q U E S

- ADRIANI M.J., 1934. - Recherches sur la synécologie de quelques associations halophiles méditerranéennes. Comm. S.I.G.M.A. 32b, 1-34.
- 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.
- BALL P.W. et TUTIN T.G., 1959. - Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. *Watsonia*. 4, 193-205.
- BAUMEISTER W. et SCHMIDT L., 1962. - Über die Rolle des Natriums im pflanzlichen Stoffwechsel. *Flora*, 132, 24-56.
- BEADLE N.C.W., WHALLEY R.D.B. et GIBSON J.B., 1957. - Studies in halophytes. II. Analytic data on the mineral constituents of three species of *Atriplex* and their accompanying soils in Australia. *Ecology*, 38, 340-344.
- BENEZECH C., 1962. - L'eau : Base structurale et fonctionnelle des êtres vivants. Ed. Masson et Cie, Paris, 175 p.
- BERGER A., 1975. - Régime hydrique. In : Eckardt et al. 1975.
- BINET P., 1960. - Cultures sans sol de plantes halophiles. Les enseignements de quelques essais préliminaires. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10^e sér., 1, 28-39.
- BINET P., 1963. - Le Na et le K⁺ chez *Suaeda vulgaris* Moq. *Physiol. Plant.*, 16, 615-622.
- BINET P., 1968. - Dormance et aptitude à germer en milieu salé chez les halophytes. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, 14, 115-124.
- BINET P., 1970. - Halophytes dans *Encyclopedia Universalis*. Ed. Laffont, Paris, 8, 224-225.
- BINET P. et BOUCAUD J., 1968. - Dormance, levée de dormance et aptitude à germer en milieu salé dans le genre *Suaeda* Forsk. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, 14, 125-132.
- BINET P., INIZAN L., 1963. - Le rapport Na/Cl chez *Obione portulacoides* Moq. *C.R. Acad. Sc.*, 256, 994-996.
- BLACK R.F., 1956. - Effects of NaCl in water culture on the ion uptake and growth of *Atriplex hastata* L. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9, 67-80.
- BOUCAUD J., 1962. - Etude morphologique et écophysiological de la germination de trois variétés de *Suaeda maritima* Dum. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10^e sér., 3, 63-74.

- BOUCAUD J., 1972. - Caractéristiques écophysologiques 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'Etat. Université de Caen. 207 p.
- BRAUN-BLANQUET J., NEGRE R. et ROUSSINE N., 1952. - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Paris, C.N.R.S., 297 p.
- CHAPMAN V.J., 1942. - The new perspective in the halophytes. Quart. Rev. Biol., 17, 291-311.
- CHAPMAN V.J., 1960. - Salt marshes and salt deserts of the world. Leonard Hill, London, 1^{er} ed., 392 p. Chap. XI : Physiology of halophytes, 294-331.
- CHEVALIER A., 1922. - Les Salicornes et leur emploi dans l'alimentation. Etude historique, botanique, économique. Rev. Bot. appl. Agric. colon., 2, 697-777.
- CHOUARD P., 1951. - Cultures sans sol. "La Maison Rustique". Paris, 64 p.
- COME D., 1970. - Les obstacles à la germination. Ed. Masson et Cie, Paris, 162 p.
- CONTANDRIOPOULOS J., 1968. - A propos des nombres chromosomiques des *Salicornia* de la région méditerranéenne. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 28, 45-52.
- CORRE J.J., 1961. - Une zone de terrains salés en bordure de l'Etang de Mauguio. Etude du milieu et de la végétation. Bull. Serv. Carte phytogeogr., 6, 105-151.
- CORRE J.J. et RIOUX J.A., 1969. - Recherches phytoécologiques sur les milieux psammiques. Oecol. Plant., 4, 177-194.
- DALBY D.H., 1962. - Chromosome number, morphology and breeding behaviour in the British Salicorniae. Watsonia, 5, 150-162.
- DUVAL-JOUE M.J., 1868. - Des Salicornes de l'Hérault. Bull. Soc. Bot. France, 15, 165-178.
- ECKARDT F.E., 1972. - Dynamique de l'écosystème, stratégie des végétaux et échanges gazeux : cas des enganes à *Salicornia fruticosa*. Oecol. Plant., 7, 333-345.
- ECKARDT F.E., BERGER A., METHY M., HEIM G. et SAUVEZON R., 1975. - Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux, régime hydrique et production chez différents types de végétation sous climat méditerranéen (déposé).
- ELZAM O.E. et EPSTEIN E., 1969. - Salt relations of two grass species differing in salt tolerance. I.- Growth and salt content at different salt concentrations. Agrochimica, XIII, 187-195.
- EPSTEIN E., 1961. - The essential role of calcium in selective transport by plant cells. Plant. Physiol., 36, 437-444.

- EPSTEIN E., 1969. - Mineral metabolism of halophytes, 345-355. In : "Ecological aspects of the mineral nutrition of plants". Rorison I.H., ed. Blackwell, Oxford, 487 p.
- EPSTEIN E., 1972. - Mineral nutrition of plants. Principles and perspectives. John Wiley and Sons, New-York, 412 p.
- ESPIAU P. et al., 1967. - Méthodes et techniques des analyses de terres. Doc. n° 34, C.N.R.S.-C.E.P.E., 154 p.
- ESPIAU P. et LARGUIER M., 1968. - Dosage du carbone dans les terres à l'aide du "Carmhograph 8" de VOSTOFF. Documents C.N.R.S.-C.E.P.E., 1-33.
- EVANS C.C., 1972. - The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 734 p.
- EVENARI M., 1957. - Les problèmes physiologiques de la germination. Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 3, 105-124.
- 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. Sci., 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. Sci., 15, 16-38.
- GREENWAY H., 1968. - Growth stimulation by high chloride concentrations in halophytes. Is. J. Bot., 17, 169-178.
- GROUZIS M., 1972. - Etude comparée de la germination et de la croissance de trois halophytes : *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris., *Salicornia fruticosa* L. et *Salicornia emerici* Duv.-Jouve. D.E.A. d'Ecologie, U.S.T.L., Montpellier, 45 p.
- GROUZIS M., 1973. - Exigences écologiques comparées d'une Salicorne vivace et d'une Salicorne annuelle : germination et croissance des stades jeunes. Oecol. Plant., 8, 367-375.
- GUINOCHET M. et VILMORIN R. de, 1973. - Flore de France, Fasc. 1, C.N.R.S., Paris, 360 p.
- HALKET A.L., 1915. - The effect of salt on the growth of *Salicornia*. Ann. of Bot., 29, 143-154.
- HAMBLER D.J., 1954. - Chromosome number in British *Salicornia*. Nature, 173, 547.
- HAMZE M., 1973. - Sur l'importance relative des ions OH^- et Ca^{++} dans les phénomènes de calciolite-calcifugie et de chlorose calcaire. Thèse de Spécialité, U.S.T.L., Montpellier, 110 p.
- HAYWARD H.E., 1956. - La croissance des plantes en milieu salin. UNESCO, Arid Zone Res. Utilisation of saline water, 4, 39-75.

- HEIM G., 1974. - L'utilité du concept de valeur énergétique en écologie : une étude basée sur des mesures effectuées sur des plantes méditerranéennes. *Oecol. Plant.*, 9, (sous presse).
- HEIM G., 1975. - Croissance. *In* : Eckardt et al., 1975.
- 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.
- HELLER R., 1974. - L'absorption minérale chez les végétaux. Monographie de physiologie végétale. Masson et Cie, ed.
- 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.
- JACOBY B., 1964. - Function of bean roots and stems in sodium retention. *Plant. Physiol.*, 39, 445-449.
- JACOBY B., 1965. - Sodium retention in excised bean stems. *Physiol. Plantarum*, 18, 730-739.
- KELLER B., 1925. - Halophyten- und Xerophytenstudien. *J. Ecol.*, 13, 226-261.
- KNOERR A., 1961. - Le milieu, la flore, la végétation, la biologie des halophytes dans l'archipel de Riou et sur la côte sud de Marseille. II. Recherches biologiques sur quelques halophytes. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, XXI, 100 p.
- KNOERR A., 1962. - Sur les Salicornes. Extrait des Annales de la Société des Sciences Nat. et d'Archéologie de Toulon et du Var, 91-103.
- KNOERR A., 1966. - *Salicornia herbacea* L. *sensu lato* dans les Bouches du Rhône. *Le monde des plantes*, 352, 4-6.
- KNOERR A., 1968. - Nouvelles observations sur les Salicornes. Cultures expérimentales, mesures de graines. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 28, 189-201.
- KONIG D., 1960. - Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.8. Stolzenau/Weser*, 5-58.
- LANGLOIS J., 1961. - Aspects morphologiques et écologiques de la germination de trois variétés de *Salicornia herbacea* L. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10e sér., 2, 160-174.
- LANGLOIS J., 1966. - Etude comparée de l'aptitude à germer des graines de *Salicornia stricta* Dumort., *Salicornia disarticulata* Moss et *Salicornia radicans* Smith. *Rev. Gén. Bot.*, 73, 25-39.

- LANGLOIS J., 1967. - Cultures sans sol de *Salicornia stricta* Dumort. Rev. Gén. Bot. 74, 176-196.
- LANGLOIS J., 1968a. - Matières minérales et azote total chez *Salicornia stricta* Dumort. Bull. Soc. Linn. Norm., 10^e série, 9, 149-157.
- LANGLOIS J., 1968b. - Néoténie chez *Salicornia stricta* Dumort. Bull. Soc. Bot. Fr., 115, 353-358.
- LANGLOIS J., 1969a. - Na et succulence chez *Salicornia stricta* Dumort. Bull. Soc. Bot. Fr., 116, 393-398.
- LANGLOIS J., 1969b. - Action du rythme d'immersion sur la protéogénèse chez *Salicornia stricta* Dumort. C. R. Ac. Sc. Paris, 269, n° 24, série D, 2351-2354.
- LANGLOIS J., 1971. - Influence de l'immersion sur le métabolisme glucidique de *Salicornia stricta* Dumort. Oecol. Plant., 6, 15-24.
- Le SAOS J., 1968. - Action du NaCl et du CaCl₂ sur l'absorption et la répartition de calcium chez *Cochleria anglica* L. C. R. Ac. Sc., 266, 2075-2077.
- LORET H. et BARRANDON A., 1876. - Flore de Montpellier. Coulet, Montpellier, 918 p.
- LÖTSCHERT W., 1970. - Keimung, Transpiration, Wasser-und Ionenaufnahme bei Glycophyten und Halophyten. Oecol. Plant., 5, 287-300.
- MAKE A.J. et UNGAR I.A., 1971. - The effect of salinity on germination and early growth of *Puccinellia mittalliana*. Can. J. Bot., 49, 515-520.
- MEYER C.F.W., 1824. - Über die vegetation der Ostfriesischen Inseln, mit besonderer Rücksicht auf Norderney, nebst einigen aus den Naturverhältnissen abgeleiteten Bemerkungen über den Kulturzustand des Bodens und dessen Beförderung. Hann. Magaz., 19, 24.
- MOLINIER R., VIANO J., LEFORESTIER C. et DEVAUX J.P., 1964. - Etudes phytosociologiques et écologiques en Camargue et sur le plan du Bourg. Ann. Fac. Sci. Marseille, 36, 1-100.
- MOSS C.E., 1911. - Some species of *Salicornia*. J. of Bot., 49, 177-185.
- MOZAFAR A., GOODIN J.R., OERTLI J.L., 1970. - Sodium and potassium interaction in increasing the salt tolerance of *Atriplex halimus* L. II. Na⁺ and K⁺ uptake characteristics. Agron. J., 62, 481-484.
- NICHABOURI A., 1967. - Recherches écologiques sur les *Arthrocnemum* de France et en particulier sur leur appareil racinaire. Thèse de Docteur-ingénieur, Université de Montpellier, 247 p.
- OSMOND B., 1963. - Oxalates and ionic equilibria in Australian salt-bushes (*Atriplex*). Nature, 198, 503-504.
- POLLAK G., 1967. - Autecology of *Aeluropus litoralis* (Willd) Parl. M. Sc. Thesis. Tel-Aviv University .

- POLLAK G. et WASEL Y., 1972. - Germination and vegetative reproduction of *Aeluropus litoralis* (Willd) Parl. In : Waisel Y. (ed.), Biology of halophytes, Academic Press, New-York and London, 395 p.
- POMA C., 1922. - L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes. Bull. Acad. Roy. Belg. 5e série, 8.
- 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. Sci., 20, 847-857.
- REPP G., 1964. - L'écophysiologie des halophytes au niveau cellulaire. Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 4, 209-224.
- STROGONOV B.P., 1964. - Physiological basis of salt tolerance of plantes. Israël Program for scientific translations. Jerusalem. 279 p.
- UNGAR I.A., 1962. - Influence of salinity on seed germination in succulent halophytes. Ecol., 43, 763-764.
- Van ELJK 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 *Aster tri-polium*. Rec. Trav. Bot. Neerl., 36, 559-657.
- WACQUANT J.P., 1966. - Conception géopédologique et phyto-édaphique pour l'étude des formations superficielles terrestres. Thèse de Doctorat de Spécialité, Montpellier, 340 p.
- WASEL Y., 1972. - Biology of halophytes. Academic Press, New-York. 395 p.
- WEBB K.L., 1966. - NaCl effects on growth and transpiration in *Salicornia bigelovii* a salt marsh halophyte. Plant and Soil, 24, 261-268.
- WILLIAMS M.C., 1960. - Effect of sodium and potassium salts on growth and oxalate content of *Halogeton*. Plant Physiol., 35, 500-505.

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur de Spécialité en

ÉCOLOGIE VÉGÉTALE

ÉCOPHYSIOLOGIE COMPARÉE DE TROIS ESPÈCES ANNUELLES DU GENRE SALICORNIA Germination, Croissance et Accumulation de sels

(ANNEXES)

par

Michel GROUZIS

Maitre ès Sciences

soutenue le 14.11.74 , devant la Commission d'Examen

Jury :

M. Ch. SAUVAGE

Président

Mme N. PARIS-PIREYRE

M. F.E. ECKARDT

M. A. BERGER

} *Assesseurs*

TABLEAUX

1. Macroéléments.

mg. l ⁻¹	
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	: 600
KNO ₃	: 250
MgSO ₄ ·7H ₂ O	: 700
KH ₂ PO ₄	: 350

meq. l ⁻¹	
Ca ⁺⁺	: 5,0
K ⁺	: 5,0
Mg ⁺⁺	: 5,6
NO ₃ ⁻	: 7,5
H ₂ PO ₄ ⁻	: 2,5
SO ₄ ⁻⁻	: 5,6

2. Microéléments.

mg. l ⁻¹	
H ₃ BO ₃	: 1,5
MnSO ₄ ·4H ₂ O	: 1,5
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	: 0,5
CuSO ₄ ·5H ₂ O	: 0,25

meq. l ⁻¹	
Mn ⁺⁺	: 0,013
Zn ⁺⁺	: 0,003
Cu ⁺⁺	: 0,002
H ⁺	: 0,072
SO ₄ ⁻⁻	: 0,018
BO ₃ ⁻⁻⁻	: 0,072

Fe⁺⁺ : 0,80 mg. l⁻¹ (sous forme de Sequestrène 138 Fe, J.R. GEIGY S.A.: 13,4 mg. l⁻¹)

3. Correspondance entre g.l⁻¹ et meq. l⁻¹ pour les quantités de NaCl ajoutées à la solution de base.

g.l ⁻¹	0,05	0,2	0,4	0,6	1	3	8	13	18	26	35
meq. l ⁻¹	0,85	3,4	6,8	10,3	17,1	51,3	136,8	222,2	307,7	444,4	598,3

Tableau I : Solution nutritive HOMES 7

<div>Milieu</div> <div>Espèce</div>	H _{0,05}	H _{0,2}	H _{0,4}	H _{0,6}	H ₁
Salicornia emerici	145	136	142	144	143
Salicornia brachystachya	145	145	144	144	145
Salicornia patula	145	145	145	145	144

Tableau 2 : Nombre d'individus récoltés dans la gamme de salinité 0-1 g.l⁻¹ NaCl.

<div>Milieu</div> <div>Espèce</div>	H ₁	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈
Salicornia emerici	28	28	28	28	26
Salicornia brachystachya	22	19	16	8	-
Salicornia patula	14	14	15	15	15

Tableau 3 : Nombre d'individus récoltés dans la gamme de salinité 1-18 g.l⁻¹ NaCl.

Espèce Récolte Origine	S. emerici 16/10/72 Villeneuve El		S.brachystachya 21/10/72 Carnon B		S.patula gr.l 10/10/72 Gacholle P3		S.patula gr.c 10/10/72 Gacholle P3	
L ou l	L	l	L	l	L	l	L	l
\bar{Y}	1,281	0,802	1,071	0,690	0,819	0,539	1,007	0,661
s_m	0,007	0,005	0,005	0,005	0,004	0,002	0,004	0,004
n	244	244	248	248	244	244	244	244

Tableau 4 : Longueur (L) et largeur (l) des graines des 3 espèces en mm.
 \bar{Y} : moyenne - s_m : écart type sur la moyenne - n : dimension de l'échantillon - gr.l : graines latérales - gr.c : graines centrales.

Espèce	S. emerici		S. brachystachya		S. patula gr.c		S. patula gr.l	
L ou l	L	l	L	l	L	l	L	l
S. emerici			** 26,0	** 17,2	** 34,4	** 24,2	** 61,3	** 50,4
S. brachys- tachya					** 10,0	** 4,9	** 43,2	** 28,9
S. patula gr.c							** 33,3	** 28,4

Tableau 5 : Comparaison des moyennes à l'aide du test t de STUDENT : Valeurs de t.

** différence entre les moyennes hautement significative.

Stations	Niveau (cm)	M.O.	pH eau 1/25	R.sec mg.l ⁻¹ ext. salin	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ⁻⁻	Cl ⁻	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Cl/Na ⁺
Villeneuve E1	0-5	15,3	7,8	1448	1,0	3,7	18,5	18,3	0,7	2,1	2,7	1,0
	5-10	12,7	8,1	1800	1,2	5,3	23,4	24,9	0,8	1,2	2,9	0,9
Gacholle P1	0-5	13,3	8,3	6580	-	13,1	97,5	84,8	1,9	4,3	16,3	1,2
	5-10	13,1	8,3	4268	0,7	6,0	63,8	59,5	1,5	2,2	7,6	1,1
	10-15	15,6	8,3	3960	0,04	6,3	59,8	59,4	1,4	1,9	6,8	1,0
Carnon B	0-5	1,7	8,4	776	0,4	0,9	11,5	9,7	0,3	1,6	1,9	1,2
	5-10	3,7	8,4	1722	0,4	2,5	27,2	23,3	0,6	2,4	4,8	1,2
	10-15	5,6	8,0	2140	0,4	7,4	27,7	24,8	0,7	5,2	5,1	1,1
Villeneuve B1	0-5	5,3	7,9	2672	0,4	32,9	6,4	10,8	0,5	21,7	4,8	0,6
	5-10	4,5	7,9	1900	0,4	23,4	4,2	6,8	0,4	16,3	3,9	0,6

Tableau 6 : Caractéristiques chimiques des sols des différentes stations. Les échantillons ont été prélevés en Octobre-Novembre 1972. M.O. : matière organique en % pondéral de la fraction fine totale séchée à 105°C - R.sec : résidu sec - Anions et cations en meq/100 g de terre

Niveau (cm)		0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30
STATIONS	Gacholle P1	92,9	43,5	37,0	40,7	35,0	37,5
	Gacholle P2	12,5	9,7	12,8	14,0	14,3	14,4

Tableau 7 : Teneur en Cl^- (meq/100 g de terre) de deux stations à S. patula en fonction de la profondeur.

Gacholle P1 : non submergée - Gacholle P2 : submergée.

Prélèvements effectués le 27/7/1973.

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	54	44	32	18
15	87	78	56	50
30	92	96	93	94

A. *Salicornia emerici*

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	95	92	79	84
15	85	81	65	74
30	68	62	63	67

B. *Salicornia brachystachya*

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	93	86	84	81
15	87	85	77	84
30	84	73	90	88

C. *Salicornia patula* (graines centrales)

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	26	19	13	4
15	68	54	42	20
30	97	98	100	90

D. *Salicornia patula* (graines latérales)

Tableaux 8 (A,B,C,D) : Effet de la salinité sur la capacité de germination (%) des trois espèces, pour différentes durées de prétraitement (D.Pr.).
 Prétraitement à l'obscurité dans le milieu correspondant au milieu de germination pendant 0, 15 ou 30 jours.
 Germination dans H_x, pH : 6,2 12h à 25°C à la lumière, 12h à 12°C à l'obscurité.

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	5	3	1	2
15	51	39	21	21
30	87	92	82	79

A. *Salicornia emerici*

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	40	25	35	14
15	68	59	53	45
30	60	48	50	53

B. *Salicornia brachystachya*

D.Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	16	12	12	3
15	79	72	66	70
30	66	72	86	87

C. *Salicornia patula* (graines centrales)

D. Pr. (jour)	Milieu de germination			
	H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
0	2	2	0	0
15	43	18	19	4
30	93	96	90	70

D. *Salicornia patula* (graines latérales)

Tableaux 9 (A,B,C,D) : Vitesse de germination (% de germination 2 jours après le semis) des trois espèces selon le milieu de germination, pour différentes durées de prétraitement(D.Pr.). Conditions d'expériences identiques à celles données dans le tableau 8.

Espèce	Durée de germination en jour : 5/2/74	1	2	6	8
Salicornia emerici	% Germ. LUM. % Germ. OBS.	34 26	86 60	91 56	82 50
Salicornia brachystachya	% Germ. LUM. % Germ. OBS.	42 55	56 50	42 46	72 44
Salicornia patula (gr.centrales)	% Germ. LUM. % Germ. OBS.	8 8	14 16	74 82	92 88
Salicornia patula (gr. latérales)	% Germ. LUM. % Germ. OBS.	30 10	90 30	95 67	98 60

Tableau 10 : Influence de l'éclairement sur la germination des 3 espèces.
Graines prétraitées 30 jours à 5°C, à l'obscurité dans le milieu H₂O.
Germination dans H₂O 12h à 25°C à la lumière, 12h à 12°C à l'obscurité pour l'essai à la lumière et 12h à 25°C, 12h à 12°C à l'obscurité pour la série sans éclairage.

Cl ⁻	12,4	14,1	23,8	30,3	38,5	51,3	64,2	65,3	78,0	84,7	92,8
Villeneuve El 4/7/1973			4310		4590						
Villeneuve El 1/8/1973				2140		3965					
Gacholle 28/6/1973							1252	1357			
Gacholle 27/7/1973	90	44							1519	1675	1572

Tableau 11 : Evolution de la densité (d.m⁻²) au stade adulte en fonction de la salinité du sol, exprimée par la teneur en Cl⁻ (meq/100 g de terre) dans la strate 0-5 cm.

Milieu de culture Espèce	H ₁	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈
<i>S. emerici</i>	15,1 ± 0,3 (13)	15,3 ± 0,3 (15)	14,5 ± 0,2 (15)	14,3 ± 0,3 (14)	14,5 ± 0,5 (14)
<i>S. brachystachya</i>	13,1 ± 0,4 (11)	12,5 ± 0,3 (10)	13,2 ± 0,3 (8)	12,6 ± 0,8 (4)	-
<i>S. patula</i>	10,9 ± 0,6 (7)	11,6 ± 0,2 (7)	12,1 ± 0,2 (8)	12,4 ± 0,2 (8)	12,9 ± 0,4 (7)

Tableau 12 : Longueur du 4^e entre-noeud de l'axe principal (mm) de plantes âgées de 94 jours, cultivées dans la solution HOMES 7, pH : 5,2 additionnée de x g.l⁻¹ NaCl.
(n) : nombre d'individus

Milieu de culture	H_1			H_3			H_8			H_{13}			H_{18}		
Espèce	Nombre de ramifications d'ordre :			Nombre de ramifications d'ordre :			Nombre de ramifications d'ordre :			Nombre de ramifications d'ordre :			Nombre de ramifications d'ordre :		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>S. emerici</i>	6,3 $\pm 0,9$ (28)	10,6 $\pm 2,4$ (28)	0 (28)	7,5 $\pm 0,9$ (28)	14,5 $\pm 3,3$ (28)	0 (28)	8,5 $\pm 0,8$ (28)	11,3 $\pm 3,5$ (28)	0 (28)	17,3 $\pm 0,7$ (28)	29,7 $\pm 2,8$ (28)	0 (28)	13,4 $\pm 0,7$ (26)	16,7 $\pm 2,8$ (26)	0 (26)
<i>S. brachystachya</i>	6,5 $\pm 0,8$ (22)	40,1 $\pm 6,2$ (22)	2,2 $\pm 0,4$ (22)	11,6 $\pm 0,6$ (19)	83,1 $\pm 12,2$ (19)	25,6 $\pm 9,6$ (19)	12,9 $\pm 0,9$ (16)	73,3 $\pm 9,9$ (16)	3,7 $\pm 3,3$ (16)	15,0 $\pm 0,8$ (8)	104,1 $\pm 15,3$ (8)	9,7 $\pm 5,0$ (8)	-	-	-
<i>S. patula</i>	8,5 $\pm 0,6$ (14)	68,7 $\pm 7,1$ (14)	22,6 $\pm 6,8$ (14)	13,2 $\pm 1,1$ (14)	107,7 $\pm 13,3$ (14)	145,0 $\pm 20,0$ (14)	10,3 $\pm 0,7$ (15)	61,3 $\pm 12,3$ (15)	104,8 $\pm 24,1$ (15)	19,6 $\pm 1,0$ (15)	166,8 $\pm 9,8$ (15)	198,5 $\pm 20,8$ (15)	13,6 $\pm 1,9$ (15)	92,0 $\pm 16,4$ (15)	107,2 $\pm 27,5$ (15)

Tableau 13 : Influence de la concentration en NaCl du milieu sur le nombre de ramifications primaires, secondaires et tertiaires des 3 espèces, âgées de 94 jours, cultivées dans la solution HOMES 7, pH : 5,2 additionnée de $x \text{ g.l}^{-1}$ NaCl.
(n) : nombre d'individus

Espèce	Salicornia emerici					Salicornia patula					Salicornia brachystachya				
Milieu de culture	H _{0,05}	H _{0,2}	H _{0,4}	H _{0,6}	H ₁	H _{0,05}	H _{0,2}	H _{0,4}	H _{0,6}	H ₁	H _{0,05}	H _{0,2}	H _{0,4}	H _{0,6}	H ₁
1. MST (mg)	174,0 ±6,8 (6)	194,8 ±6,9 (6)	282,1 ±9,9 (6)	305,2 ±15,2 (6)	291,9 ±4,9 (6)	311,2 ±7,6 (6)	392,9 ±4,3 (6)	561,9 ±19,3 (6)	550,9 ±47,9 (6)	561,6 ±9,5 (6)	271,1 ±6,4 (6)	327,3 ±6,4 (6)	406,9 ±9,0 (6)	398,1 ±21,4 (6)	405,4 ±7,3 (6)
2. MSR (mg)	51,4 ±2,0 (6)	50,7 ±1,6 (6)	69,7 ±2,7 (6)	74,3 ±3,7 (6)	63,7 ±1,1 (6)	89,6 ±2,9 (6)	97,4 ±1,2 (6)	120,4 ±6,3 (6)	106,9 ±10,1 (6)	98,3 ±2,6 (6)	94,8 ±3,3 (6)	97,0 ±3,1 (6)	105,4 ±3,1 (6)	96,8 ±6,6 (6)	92,9 ±1,6 (6)
3. MSP (mg)	225,4	245,5	351,8	379,5	355,6	400,5	490,3	682,3	657,8	659,9	365,9	424,3	512,3	494,9	498,3
4. R/T	0,295	0,260	0,247	0,243	0,218	0,287	0,248	0,214	0,194	0,175	0,350	0,296	0,259	0,243	0,229
5. C _f (mg/pl)	51,2	55,3	81,8	88,5	83,2	89,9	112,8	162,9	161,4	153,3	80,5	95,9	116,4	117,4	119,9
6. Teau (g.g ⁻¹ MS)	11,7	13,7	14,6	14,7	15,4	12,0	14,3	14,8	15,2	15,9	10,5	12,7	13,1	13,5	13,5

Tableau 14 : Cultures à faibles salinités (0,05 à 1 g.l⁻¹ NaCl) réalisées dans la solution HOMES 7, pH : 6,2

(5 ml.l⁻¹ de KOH N/10) additionnée de x g.l⁻¹ NaCl. Plantes âgées en moyenne de 73 jours.

MST, MSR, MSP : matière sèche des tiges, racines, ou de la plante entière - R/T : rapport du poids de MS des racines à celui des tiges - C_f : quantité de C fixé dans les parties aériennes - T. eau : teneur en eau des parties aériennes. (6) : 6 groupes de 25 individus.

Espèce	Salicornia emERICI					Salicornia patula					Salicornia brachystachya				
Milieu de culture	H ₁	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈	H ₁	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈	H ₁	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈
1. MST (mg)	697,7 ±35,9 (28)	779,1 ±57,0 (28)	538,9 ±59,4 (28)	904,8 ±85,7 (28)	588,7 ±67,8 (28)	1349,7 ±111,0 (14)	2329,9 ±196,4 (14)	2261,3 ±124,0 (15)	2840,7 ±278,7 (15)	2047,5 ±184,8 (15)	1164,9 ±58,9 (22)	1835,8 ±153,7 (19)	1407,9 ±135,3 (16)	1462,2 ±223,9 (8)	-
2. MSR (mg)	143,0 ±25,2 (28)	108,9 ±7,6 (28)	65,5 ±7,7 (28)	111,2 ±11,5 (28)	73,3 ±9,3 (28)	201,7 ±19,5 (14)	235,6 ±17,8 (14)	192,2 ±11,8 (15)	255,5 ±35,3 (15)	191,5 ±19,8 (15)	225,7 ±38,5 (22)	229,8 ±17,0 (19)	162,7 ±17,9 (16)	174,7 ±21,5 (8)	-
3. MSP (mg)	840,8	887,9	604,4	1016,0	662,0	1551,4	2565,5	2453,6	3096,2	2239,4	1390,7	2065,6	1570,6	1636,9	-
4. R/T	0,205	0,140	0,126	0,123	0,124	0,149	0,101	0,085	0,090	0,093	0,193	0,125	0,115	0,119	-
5. C _f (mg/pl)	205,9	218,9	135,9	226,4	134,6	378,4	561,3	473,7	562,3	375,6	339,3	471,6	345,4	373,5	302,2*
6. T.eau (g.g ⁻¹ MS)	12,6	12,1	10,9	10,8	8,7	14,3	15,4	12,6	12,9	10,9	13,1	14,1	11,1	11,3	-

Tableau 15 : Cultures à salinités moyennes (1 à 18 g.l⁻¹ NaCl) réalisées dans la solution HOMES 7, pH : 5,2 additionnée de x g.l⁻¹ NaCl. Plantes âgées en moyenne de 94 jours. (n) : nombre d'individus. Signification des abréviations : voir tableau 14.
* Analyse effectuée sur deux individus.

Esp.	Salicornia emERICI						Salicornia patula						Salicornia brachystachya					
M.c	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈	H ₂₆	H ₃₅	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈	H ₂₆	H ₃₅	H ₃	H ₈	H ₁₃	H ₁₈	H ₂₆	H ₃₅
1.	854,5 ± 88,8 (15)	688,6 ± 49,1 (15)	621,4 ± 69,3 (15)	916,0 ± 70,2 (15)	411,3 ± 39,1 (15)	235,8 ± 18,1 (15)	1940,0 ± 210,9 (15)	2057,6 ± 174,3 (15)	1583,8 ± 135,9 (15)	1408,1 ± 105,9 (15)	1690,0 ± 68,7 (15)	487,6 ± 41,9 (15)	1468,8 ± 148,0 (15)	1169,7 ± 60,7 (15)	920,6 ± 93,4 (15)	1012,1 ± 66,9 (15)	447,8 ± 42,2 (15)	283,4 ± 16,0 (15)
2.	127,4 ± 14,9 (15)	93,3 ± 7,2 (15)	80,0 ± 8,8 (15)	137,0 ± 10,8 (15)	58,7 ± 6,1 (15)	34,6 ± 3,6 (15)	161,3 ± 17,8 (15)	139,4 ± 11,9 (15)	106,3 ± 12,2 (15)	104,0 ± 7,6 (15)	52,5 ± 5,4 (15)	36,8 ± 3,9 (15)	183,4 ± 16,2 (15)	136,9 ± 7,1 (15)	109,3 ± 9,6 (15)	134,7 ± 11,0 (15)	64,1 ± 4,8 (15)	39,9 ± 2,9 (15)
3.	982	782	701	1053	470	270	2101	2197	1690	1512	743	524	1652	1307	1030	1150	512	323
4.	0,149	0,135	0,128	0,149	0,142	0,146	0,083	0,067	0,067	0,073	0,076	0,075	0,125	0,117	0,119	0,133	0,143	0,141
5.	213,6	158,4	128,0	179,5	77,3	43,6	407,4	347,7	245,5	236,5	99,4	69,7	321,6	237,4	179,5	179,1	83,3	52,7
6.	14,7	14,5	12,8	11,0	10,7	9,2	15,5	15,7	13,0	11,5	11,4	10,1	14,1	14,8	12,6	11,2	11,6	9,3

Tableau 16 : Cultures à salinités de moyennes à fortes (3 à 35 g.l⁻¹ NaCl) réalisées dans la solution HOMES 7, pH : 6,2 (5 ml.l⁻¹ de NaOH N/10) additionnée de x.g.l⁻¹ NaCl. Plantes âgées en moyenne de 66 jours. Signification des chiffres de la première colonne : voir tableau 14.
(n) ; nombre d'individus.

NaCl g.l ⁻¹		0,05	0,2	0,4	0,6	1	3	8	13	18	26	35
ESPECE	S. emerici	11,7	13,7	14,6	14,7	15,4	14,7	14,5	12,8	11,0	10,7	9,2
	S. patula	12,0	14,3	14,8	15,2	15,9	15,5	15,7	13,0	11,5	11,4	10,1
	S. brachysta- chya	10,5	12,7	13,1	13,5	13,5	14,1	14,8	12,6	11,2	11,6	9,3

Tableau 17 : Evolution de la teneur en eau (g.g⁻¹ MS) en fonction de la concentration en NaCl du milieu de culture pour les trois espèces.

Espèce		Salicornia emerici					Salicornia patula					Salicornia brachystachya				
NaCl g.l ⁻¹		0,05	0,2	0,4	0,6	1	0,05	0,2	0,4	0,6	1	0,05	0,2	0,4	0,6	1
TIGES	C	294	284	290	290	285	289	287	290	293	273	297	293	286	295	296
	N	45,6	43,1	43,0	40,9	38,5	45,5	43,8	43,3	42,4	42,0	44,9	43,4	42,7	42,1	41,3
	Na ⁺	21,1	56,8	75,2	80,6	92,0	23,2	50,8	72,8	80,6	97,2	20,8	52,0	67,2	76,8	90,4
	K ⁺	88,8	74,4	66,0	61,2	52,2	73,2	57,0	49,2	45,6	40,2	68,4	59,2	50,4	48,0	42,0
	Ca ⁺⁺	23,1	17,5	13,5	12,1	9,5	23,2	19,1	15,1	14,1	11,2	24,4	19,6	16,0	13,9	10,4
	Mg ⁺⁺	18,0	13,3	11,3	9,9	7,8	18,4	14,8	12,4	11,2	9,8	18,6	14,9	12,6	11,4	9,6
	P	6,1	6,2	6,1	6,3	6,0	6,3	6,2	6,0	5,8	5,9	11,2	9,2	7,8	7,1	7,0
	Cl ⁻	30,0	64,2	83,0	83,3	95,5	26,2	54,1	77,1	84,5	103,9	26,6	56,2	70,3	84,1	89,1
	S _T	187,1	232,4	255,1	253,4	263,0	170,5	202,0	232,6	241,8	268,2	170,0	211,1	216,5	241,3	248,5

RACINES	C	364	374	354	319	370	328	355	368	365	339	310	295	267	278	352
	N	33,5	35,0	31,4	27,6	32,5	35,0	34,7	35,7	33,3	34,3	33,6	33,0	30,9	33,2	33,5
	Na ⁺	7,0	19,2	22,4	24,0	28,8	4,2	15,2	21,2	24,6	28,0	4,2	15,6	23,0	27,2	29,4
	K ⁺	74,4	60,0	51,6	45,6	50,4	76,8	67,2	59,2	57,6	54,4	75,6	67,2	56,4	56,4	55,2
	Ca ⁺⁺	8,5	7,5	11,5	8,7	7,5	4,3	4,4	5,5	4,9	4,0	5,5	3,5	5,2	4,2	4,2
	Mg ⁺⁺	3,1	3,0	2,8	2,5	2,7	1,7	1,8	1,9	1,8	1,7	1,9	1,8	1,7	1,7	1,6
	P	11,6	11,4	12,0	11,4	10,0	11,8	12,0	12,0	11,9	11,8	12,0	11,4	11,8	11,8	11,9
	Cl ⁻	26,2	33,8	39,5	40,1	49,0	16,5	31,3	38,4	42,7	46,0	14,6	26,6	33,4	39,1	42,5
	S _R	130,8	134,9	139,8	132,3	148,4	103,5	131,9	138,2	143,5	145,9	113,8	126,1	131,5	140,4	144,8

Tableau 18 : Evolution de la teneur en éléments chimiques (mg.g⁻¹ MS) des trois espèces en fonction de la concentration en NaCl du milieu dans le cas des faibles salinités, Plantes âgées en moyenne de 73 jours.
S_T et S_R : somme de Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Cl⁻ dans les tiges et les racines.

Espèce		Salicornia emerici						Salicornia patula						Salicornia brachystachya					
NaCl g.l ⁻¹		3	8	13	18	26	35	3	8	13	18	26	35	3	8	13	18	26	35
TIGES	C	250	230	206	196	188	185	210	169	155	168	144	143	219	203	195	177	186	186
	N	37,8	36,1	30,8	28,4	26,3	-	32,2	27,4	23,1	23,5	19,6	18,5	35,7	34,2	29,5	29,4	26,9	23,9
	Na ⁺	131	164	196	210	220	226	170	216	245	241	250	265	152	186	199	216	206	226
	K ⁺	40,2	25,8	16,0	12,4	9,5	9,6	27,7	17,0	11,5	10,0	9,5	9,2	32,0	20,7	16,0	12,5	13,0	12,5
	Ca ⁺⁺	5,7	2,7	2,1	1,7	2,1	2,2	7,2	3,7	3,0	2,4	2,2	2,2	6,0	3,3	2,9	2,1	1,6	1,6
	Mg ⁺⁺	6,7	4,5	3,1	2,3	1,7	1,9	6,8	4,0	3,1	2,7	2,2	2,0	6,8	4,6	3,3	2,6	2,3	2,1
	P	6,0	5,9	4,9	3,8	3,4	3,2	5,2	4,1	3,4	3,1	3,0	2,7	5,9	5,8	4,8	4,2	3,6	3,2
	Cl ⁻	146,8	174,1	222,6	256,7	273,4	279,0	212,0	289,6	328,1	330,3	358,2	371,6	170,2	219,3	285,7	282,4	274,0	304,7
	S _T	330,4	371,1	440,3	483,1	506,7	518,7	423,7	530,3	590,7	586,4	622,1	650,1	367,5	433,9	506,4	515,6	497,4	547,4

RACINES	C	353	-	359	354	335	-	362	-	349	350	-	-	350	352	372	-	-	-
	N	30,2	-	27,6	28,0	-	-	26,9	-	25,6	-	-	-	30,6	29,4	-	28,3	-	-
	Na ⁺	42,5	50	54	56	61	65	32,5	51,5	44	46	45	48,2	41,7	51,5	50,7	58,7	57	56,5
	K ⁺	47	40	42	40,5	50	50	50,5	54,5	50	53,5	52,5	45	52,5	46,5	48	54,5	53,5	55
	Ca ⁺⁺	3,2	2,6	2,4	1,7	2,1	3,2	5,6	3,1	3,9	2,1	2	2,1	3,8	2,4	2,5	1,7	1,6	1,5
	Mg ⁺⁺	2,5	2,9	2,6	1,8	1,6	2,1	3	3	2,3	2	1,7	1,6	3	2,5	2,1	1,9	1,8	1,7
	P	7,8	8,4	7,6	5,3	4,8	4,6	11,4	11,8	9,6	7,8	7,2	5,3	11,2	11,1	8,7	7,6	7,2	5,6
	S _R	95,2	95,5	101	100	114,7	120,3	91,6	112,1	100,2	103,6	101,2	96,9	101	102,9	103,3	116,8	113,9	114,7

Tableau 19 : Evolution de la teneur en éléments chimiques (mg.g⁻¹ MS) des trois espèces en fonction de la concentration en NaCl du milieu dans le cas des salinités moyennes à fortes. Plantes âgées en moyenne de 66 jours.
S_T : somme de Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Cl⁻ dans les tiges - S_R : somme de Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ dans les racines,

FIGURES

Fig. 1 - Situation des stations

Les stations sont situées sur la carte au 1/200 000.

Leur détail figure sur les cartes au 1/25 000.

- *Salicornia emerici* DUVAL-JOUE
- *Salicornia brachystachya* (G.F.W.) D. KONIG
- ▲ *Salicornia patula* DUVAL-JOUE

Pour *S. patula* à la Gacholle

P1 : correspond à une station non submergée l'été

P2 : correspond à une station submergée au cours de l'été 1973

P3 : correspond à la bordure Sud de la ligne d'observation installée par CORRE et al.

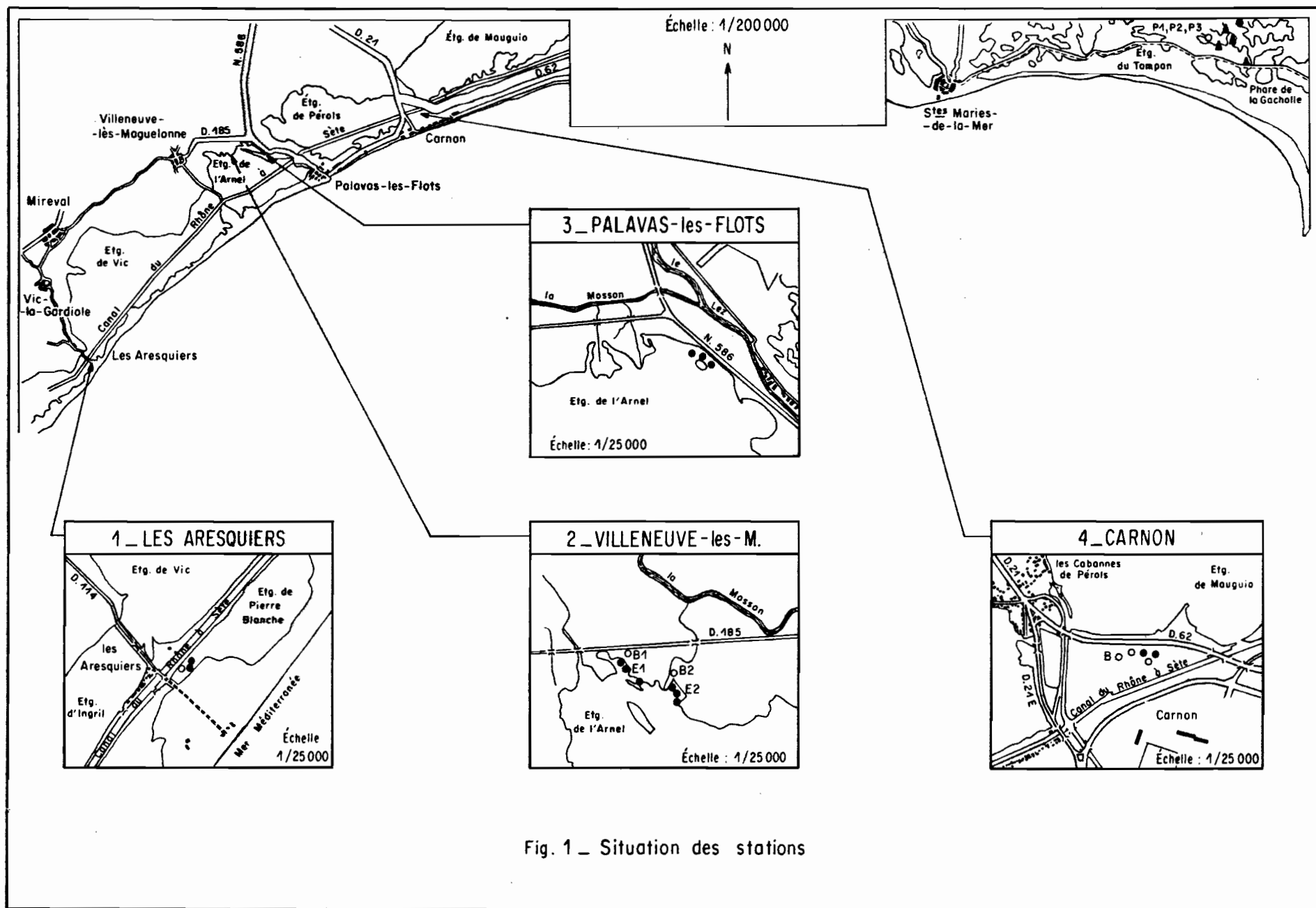


Fig. 1 - Situation des stations

Fig. 2 - Schéma du dispositif de culture (WACQUANT - C.E.P.E.)

1. Bac (1,30 m x 1,10 m x 0,15 m) contenant les pots
 2. Pot ($S = 12 \text{ cm}^2$; $h = 10 \text{ cm}$) contenant le sable siliceux purifié par traitement à l'HCl 6N
 3. Bidon coloré (50 l) où est stockée la solution nutritive
 4. Pompe automatique permettant de sous-irriguer les pots
 5. Horloge régularisant la fréquence des arrosages. Réglée sur 5 H, 8 H, 11 H, 14 H 17 H et 20 H.
 6. Horloge commandant la durée de l'arrosage : 7 mm
 7. Eclairage : deux lampes par bac (Claude Mixopal de 250 W chacune) situées à 0,60 m de la surface des pots
 8. Horloge assurant la durée de l'éclairement d'appoint de 4 H à 8 H et de 17 H à 22 H
- c.e. circuit électrique

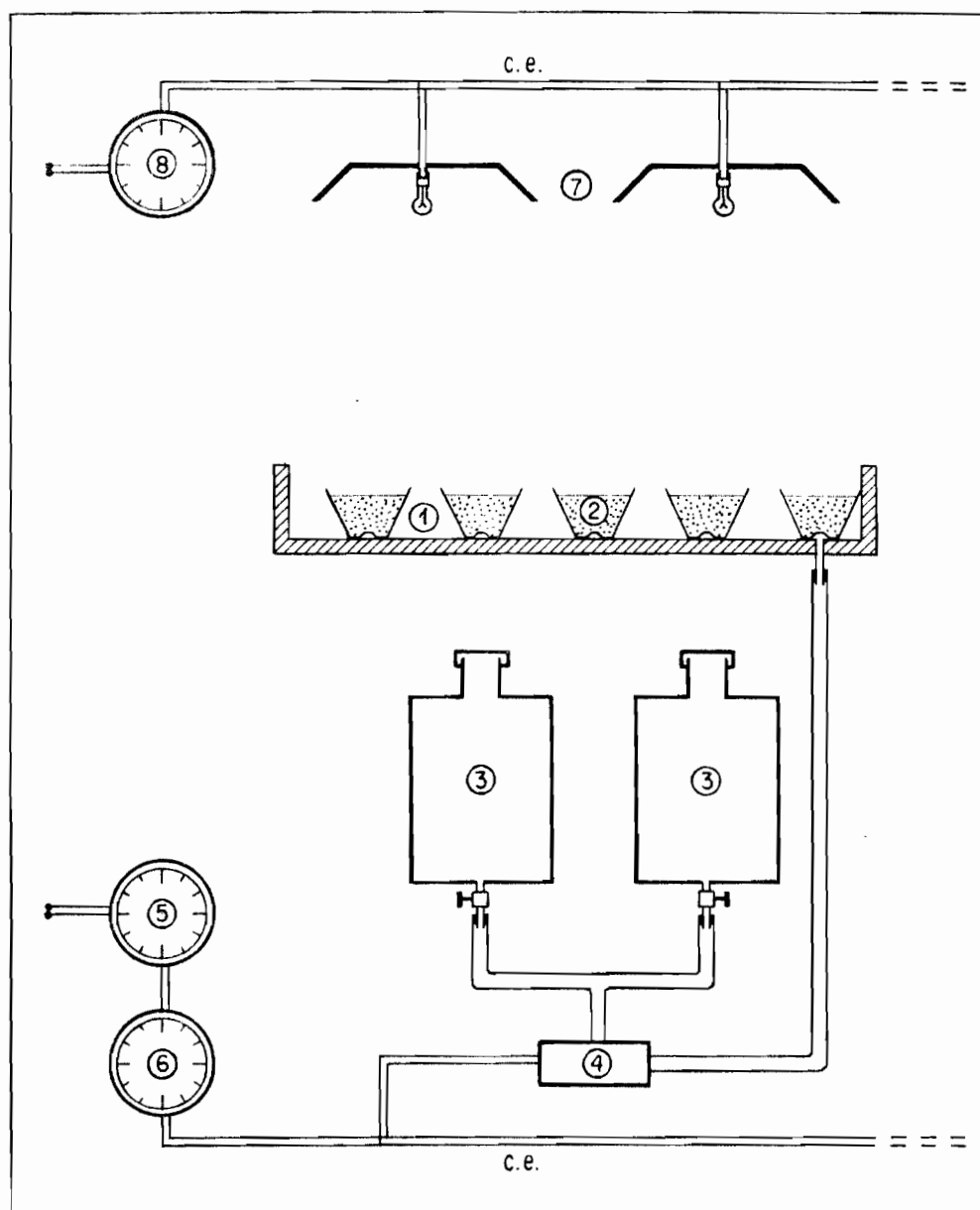


Fig. 2 — Schéma du dispositif de culture

Fig. 3 - *Salicornia emerici* DUVAL-JOUVE

A. - Echantillon récolté le 26 septembre 1973 à Carnon.

A1. - Schéma des épis terminaux ; les nombres indiquent le nombre d'entre-noeuds reproducteurs.

A2. - Inflorescence terminale : relativement longue, cylindrique, atténuée au sommet.

A3. - Entre-noeud reproducteur : la fleur centrale (f.c.) est aussi grande que les fleurs latérales (f.l.), La connexion (c) entre les fleurs latérales sous la centrale n'est pas recouverte par la bractée du dichasium (br.).

A4. - Fleur centrale : a) une vue de face où l'on reconnaît les lobes périanthaires (p.f.) ;
b) graine adhérent au périanthe avec les poils droits (p.dr.).

B.- Plantules obtenues au laboratoire.

B1. - Plantules âgées d'une quinzaine de jours (germination et séjour dans la solution HOMES 7 sans NaCl, 12 H à 25°C à la lumière, 12 H à 12°C à l'obscurité).

B2. - Cotylédons d'une plantule âgée d'un mois, vus de dessus ; extrémités pointues.

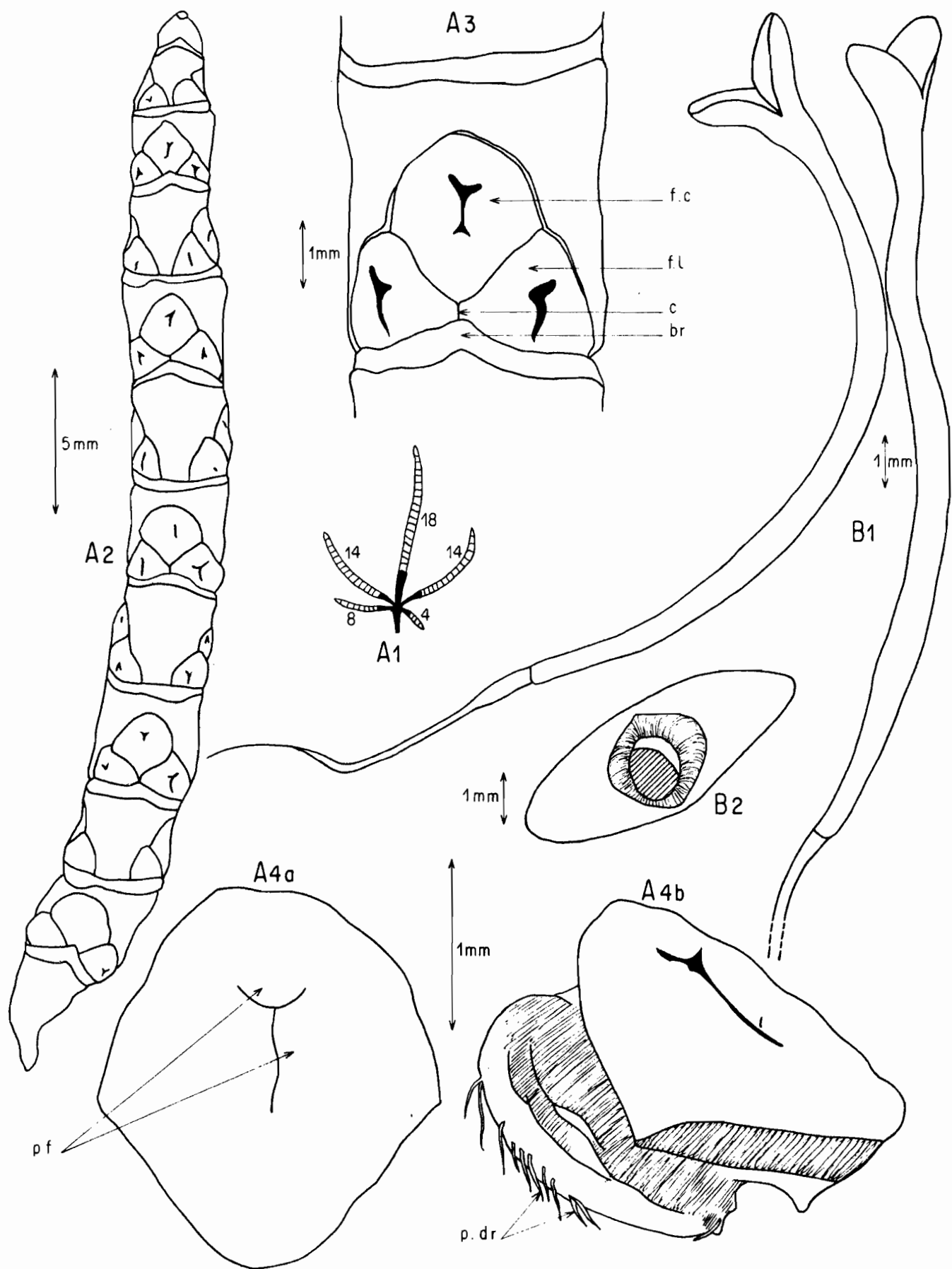


Fig.3 - *Salicornia emerici* Duval - Jouve

Fig. 4 - *Salicornia brachystachya* (G.F.W. MEYER) D. KONIG

A. - Echantillon récolté le 26 septembre 1973 à Carnon.

A1. - Inflorescence terminale, à aspect toruleux et peu atténuée au sommet.

A2. - Entre-noeud reproducteur : la fleur centrale (f.c.) est plus grande que les fleurs latérales (f.l.).
La bractée du dichasium (br.) recouvre la connexion entre les fleurs latérales sous la centrale.

A3. - Fleur centrale : a) une vue de face où l'on peut voir les lobes périanthaires (p.f.) ;
b) graine adhérant au périanthe avec les poils enroulés en crosse (p.c.).

B. - Plantules obtenues au laboratoire.

B1. - Plantules âgées d'une quinzaine de jours (germination et croissance dans la solution HOMES 7 sans NaCl, 12 H à 25°C à la lumière, 12 H à 12°C à l'obscurité).

B2. - Cotylédons d'une plantule âgée d'un mois, vus de dessus : extrémités arrondies.

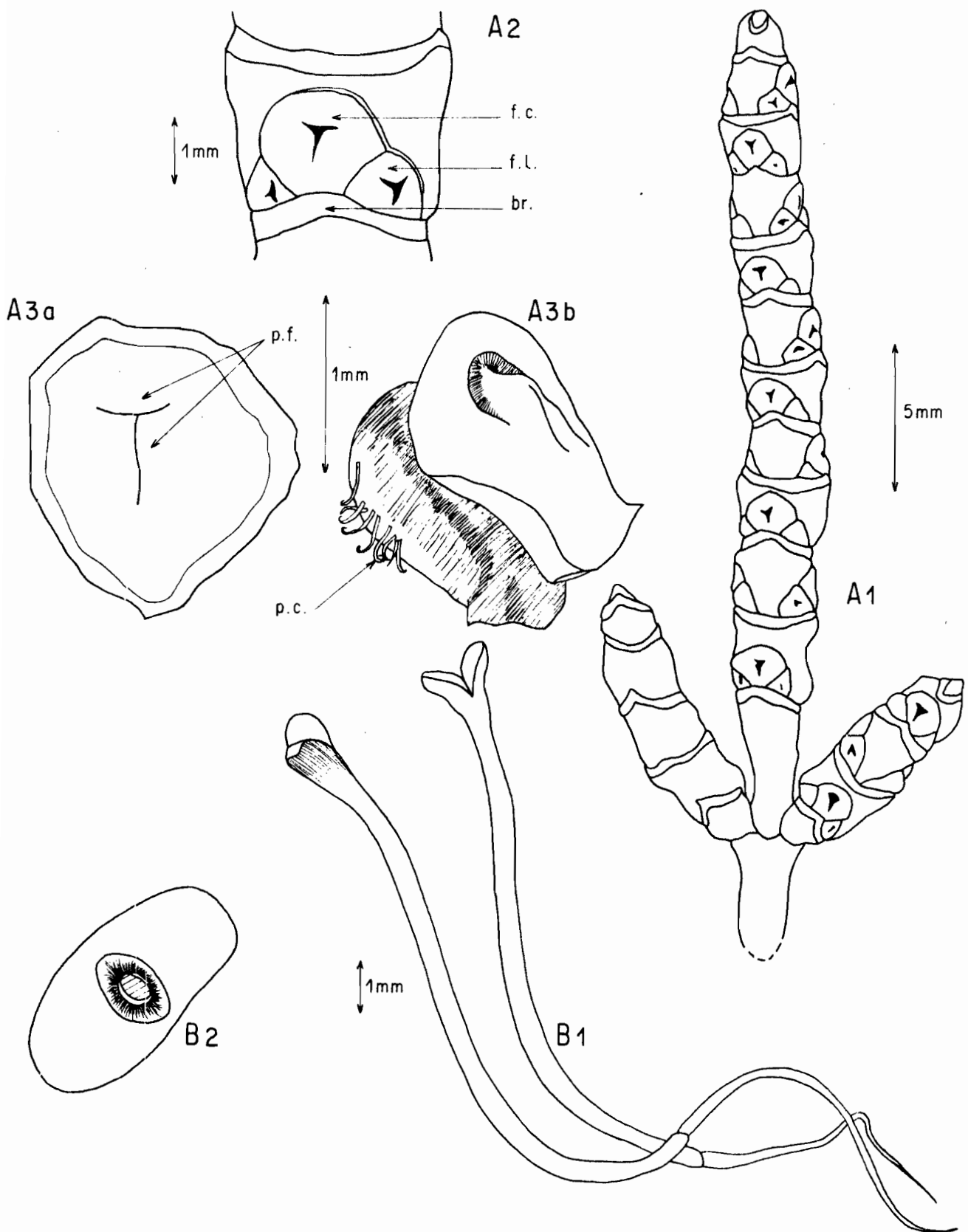


Fig. 4 – *Salicornia brachystachya* (G.F.W. Meyer) D. König

Fig. 5 - *Salicornia patula* DUVAL-JOUE

A. - Echantillon récolté le 11 octobre 1973 à la Gacholle

A1. - Inflorescence terminale.

A2. - Entre-noeud reproducteur : la fleur centrale (f.c.) est plus grande que les fleurs latérales (f.l.). La bractée du dichasium (br.) recouvre la connexion entre les fleurs latérales sous la centrale.

A3. - Fleur centrale : a) une vue de face, où l'on peut voir les lobes périanthaires (p.f.) ;

b) graine adhérant au périanthe avec les poils enroulés en crosse (p.c.).

A4. - Fleur latérale : mêmes remarques qu'en A3 avec cependant une adhérence moins accentuée de la graine aux tissus du périanthe.

B. - Plantules obtenues au laboratoire.

B1. - Plantules âgées d'une quinzaine de jours (germination et séjour dans la solution HOMES 7 sans NaCl, 12 H à 25°C à la lumière, 12 H à 12°C à l'obscurité). Les plantules issues des graines centrales (a) sont nettement plus grandes que celles issues des graines latérales (b).

B2. - Cotylédons d'une plantule âgée d'un mois, vus dessus : extrémités arrondies.

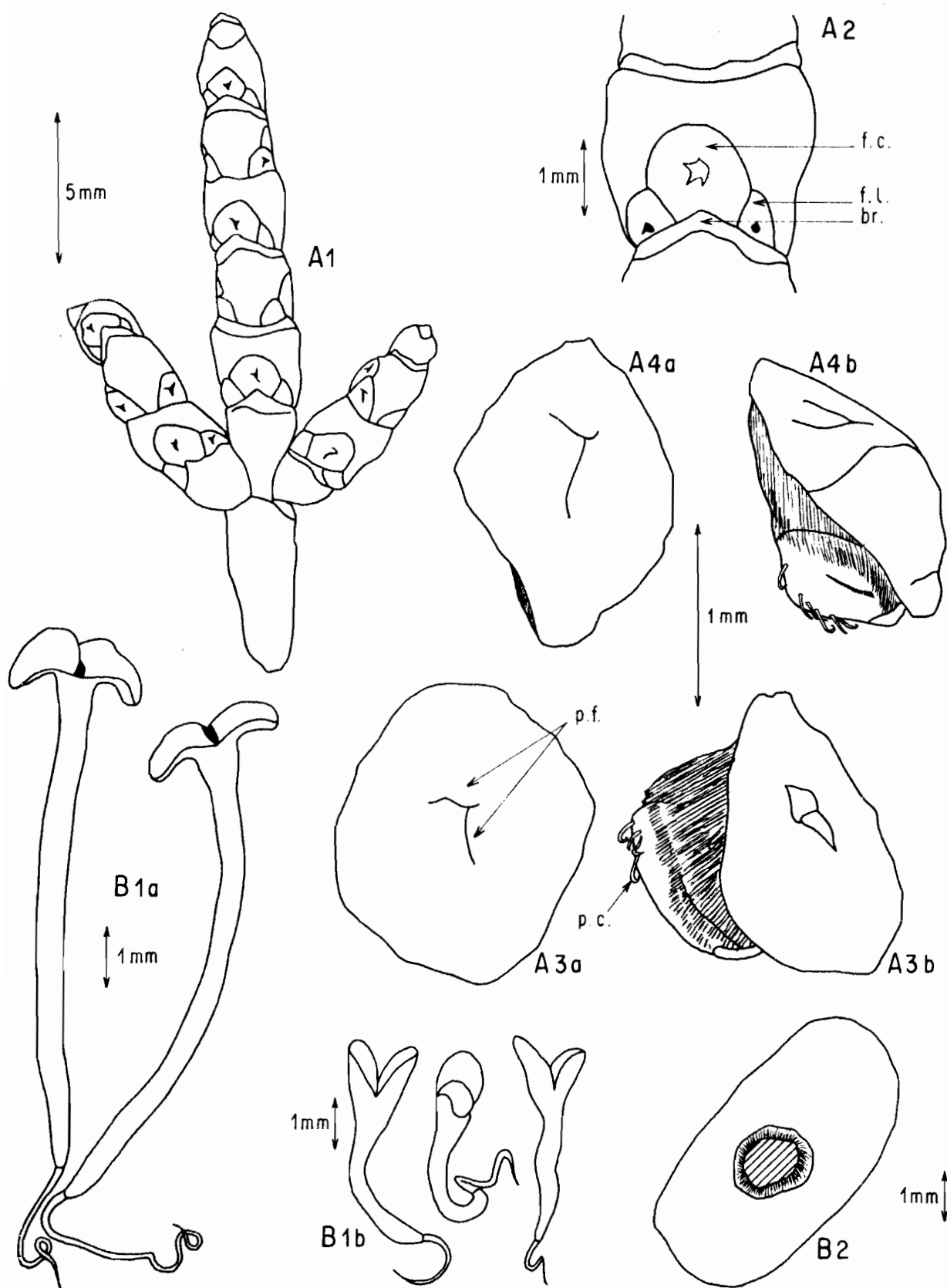


Fig. 5 - *Salicornia patula* Duval - Jouve

Fig. 6 - Répartition des longueurs (A) et des largeurs (B)
des graines de *S. emerici*, *S. brachystachya* et
S. patula (graines centrales et graines latérales).

Chaque polygone a été établi à partir d'un échantillon
de 250 graines,

S. emerici a été récoltée à Villeneuve E1 le 16/10/1972 ;

S. brachystachya à Carnon B le 21/10/1972 et *S. patula*

à la Gacholle P3 (au niveau de la bordure Sud de la

ligne d'observation installée par CORRE et al.) le 10/10/72.

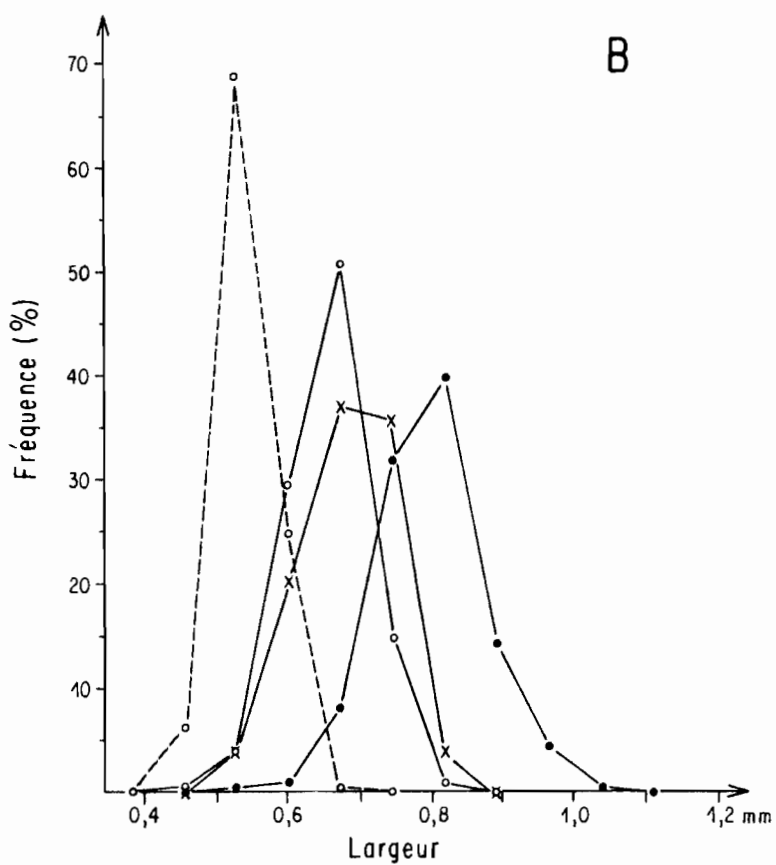
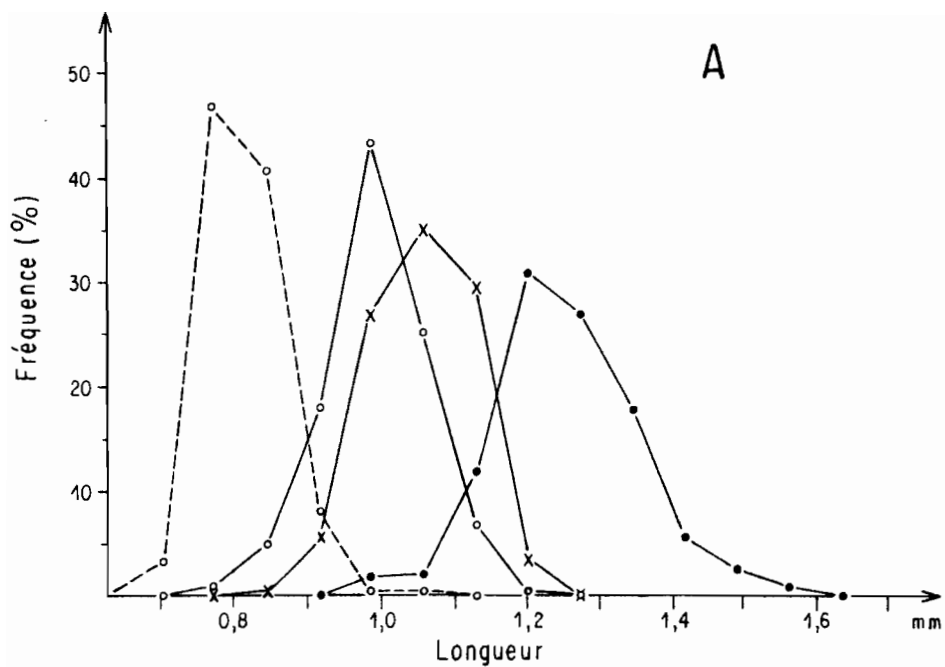


Fig.6 — Répartition des longueurs (A) et des largeurs (B) des graines de *Salicornia emerici* (•—•), *Salicornia brachystachya* (x—x) et *Salicornia patula* (o—o : graines centrales ; o----o : graines latérales)

Fig. 7 - Granulométrie du sol des stations à *S. emerici* (A),
S. patula (B) et *S. brachystachya* (C).

Ces histogrammes granulométriques établis d'après la
méthode préconisée par WACQUANT (1966) concernent pour
chaque station 3 niveaux :

0-5 cm (●—●) ; 5-10 cm (x.....x) ; 10-15 cm (○---○)

Les analyses correspondent à des sols prélevés en
Octobre-Novembre 1972.

Abscisse : séquences granulométriques en microns

Ordonnée : fréquence = quantités d'argiles, de limons ou
de sables exprimées en % pondéral de la frac-
tion minérale fine séchée à 105°C.

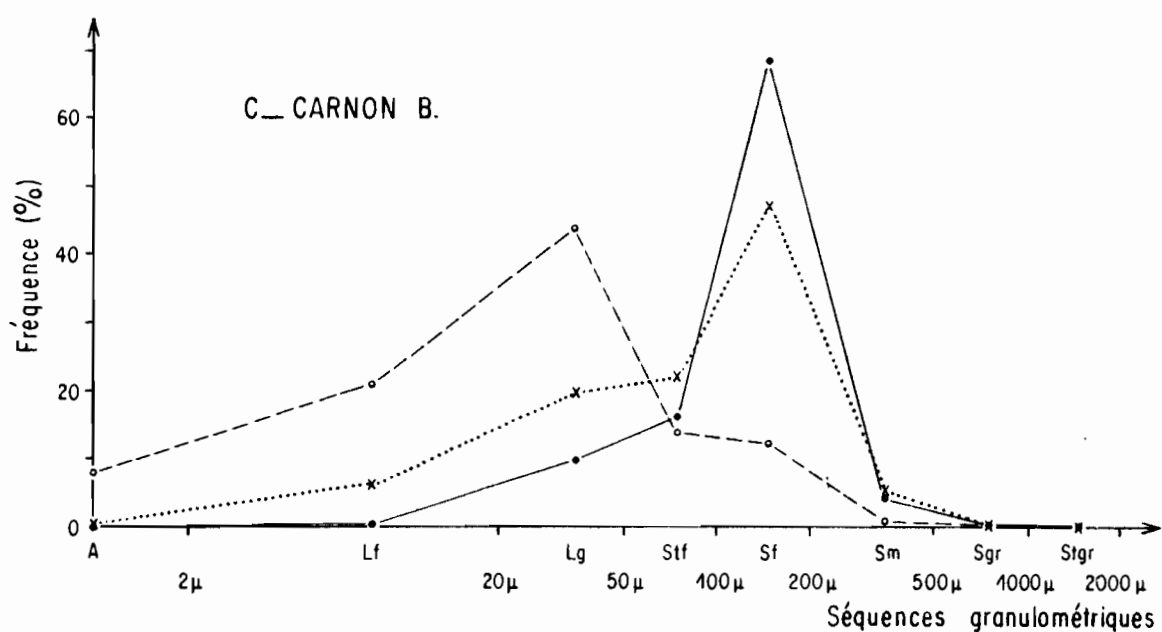
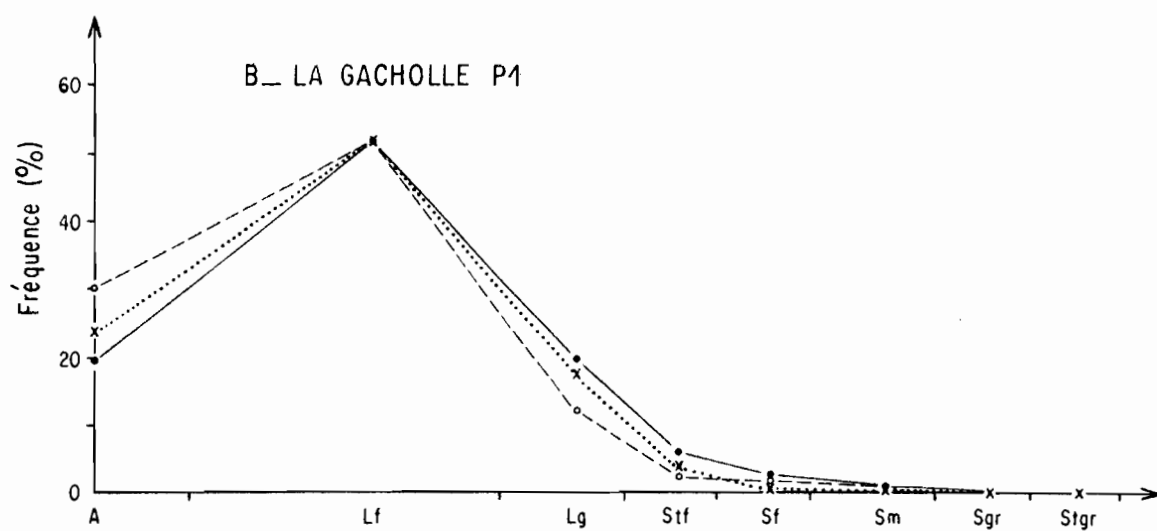
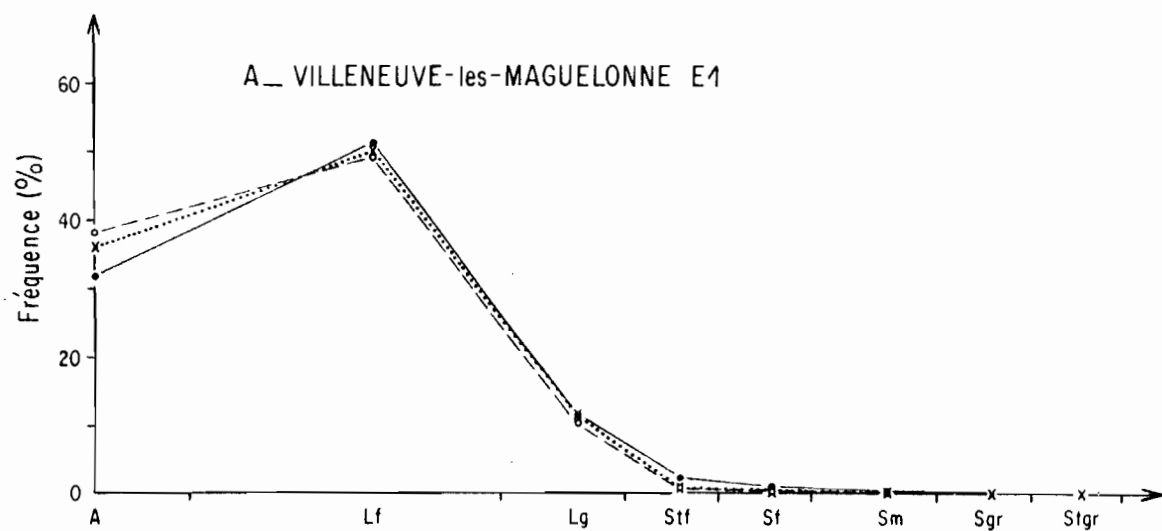


Fig.7 _ Granulométrie du sol des stations à *Salicornia emerici* (A),
Salicornia patula (B) et *Salicornia brachystachya* (C)

Fig. 8, 9, 10, 11 - Effet du prétraitement sur la germination : Variation du taux de germination (T %) en fonction du temps (J) dans les différents milieux.

Germination dans la solution nutritive HOMES 7 (pH : 6,2 KOH N/10) additionnée de 0, 3, 8 ou 13 g.l⁻¹ de NaCl (Hx), 12 H à 25°C à la lumière, 12 H à 12°C à l'obscurité.

P15, P30 : graines prétraitées 15, 30 jours à 5°C à l'obscurité dans le milieu correspondant au milieu de germination.

T : graines non prétraitées.

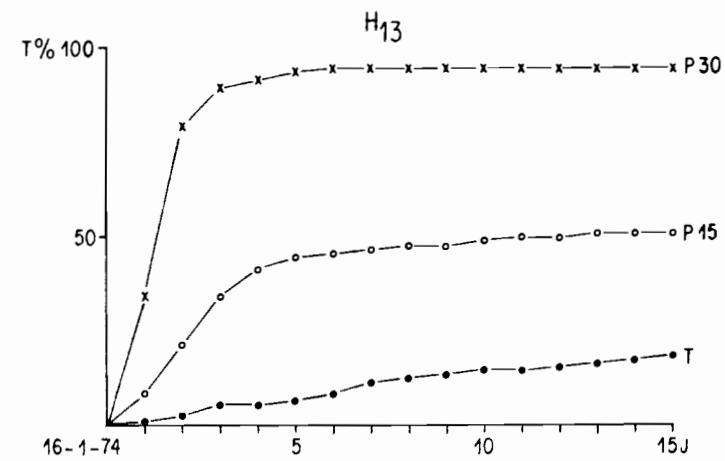
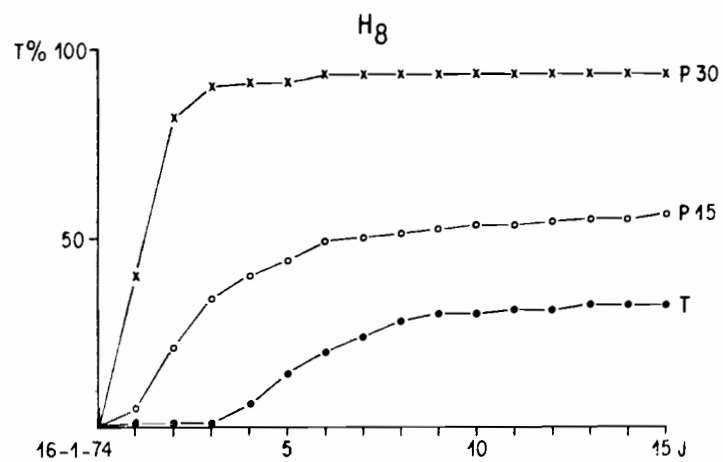
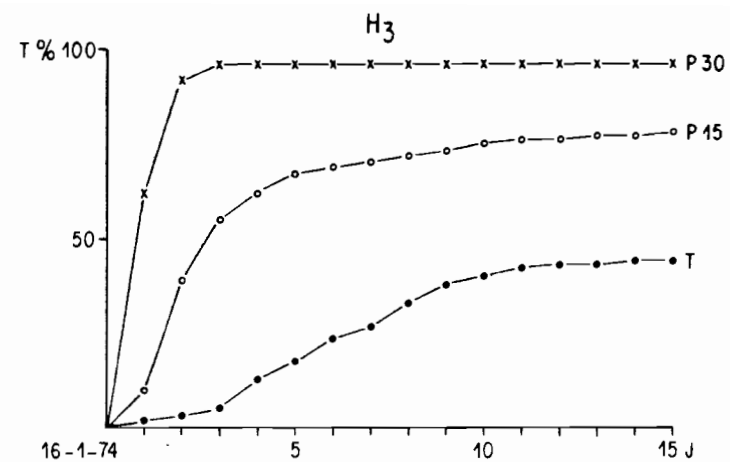
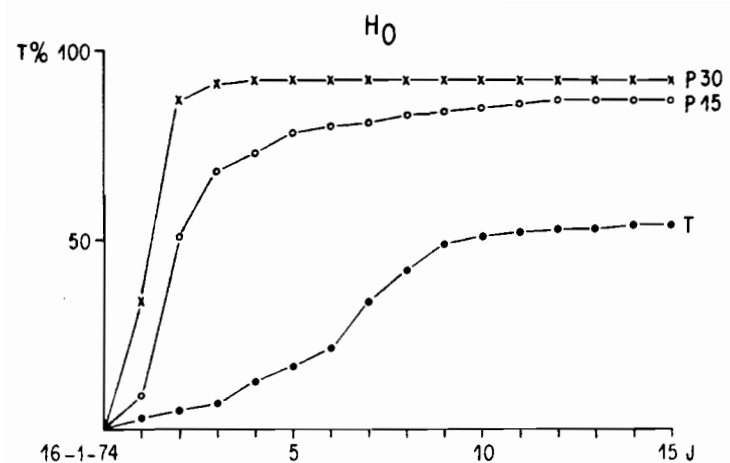


Fig.8 — Effet du prétraitement des graines sur la germination
de *Salicornia emerici*

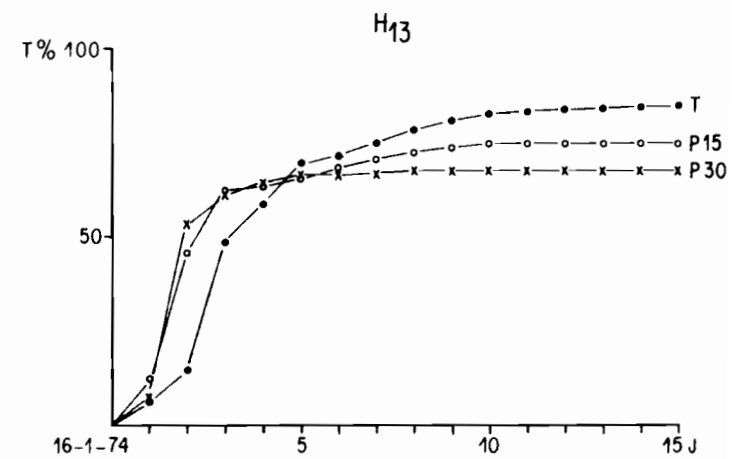
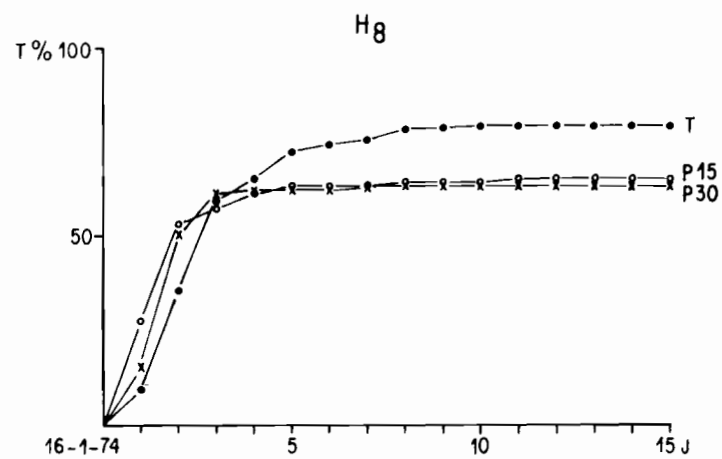
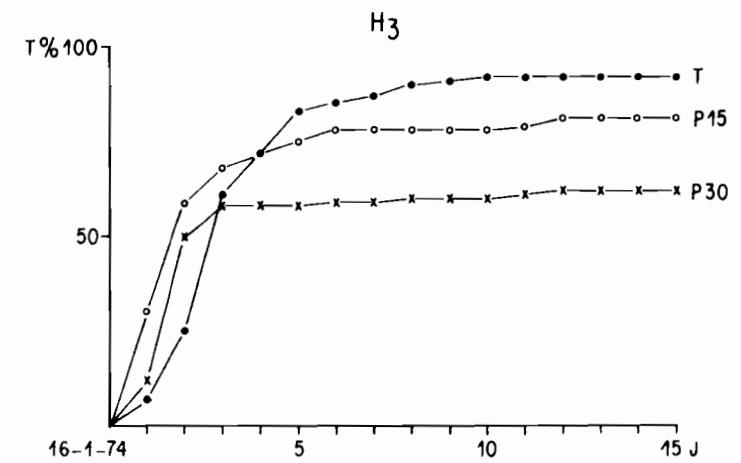
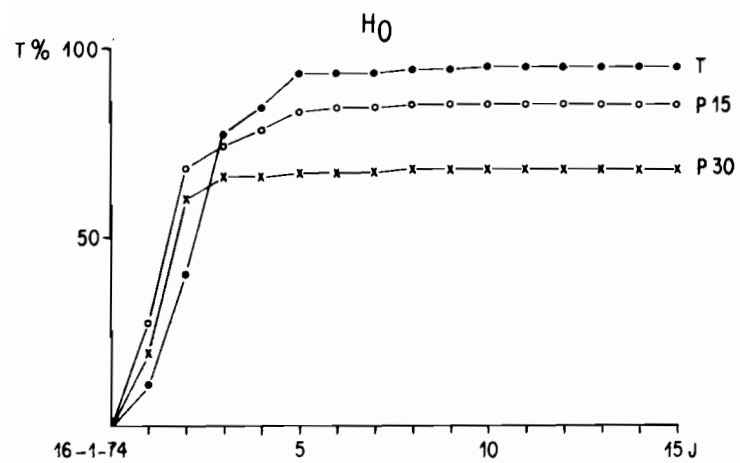


Fig. 9 — Effet du prétraitement des graines sur la germination de *Salicornia brachystachya*

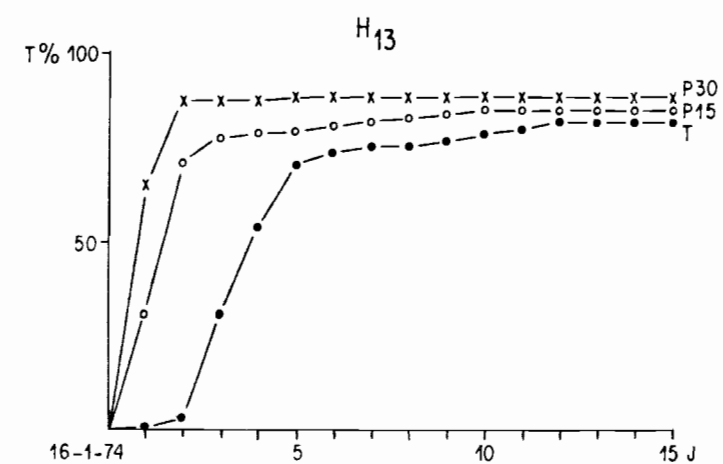
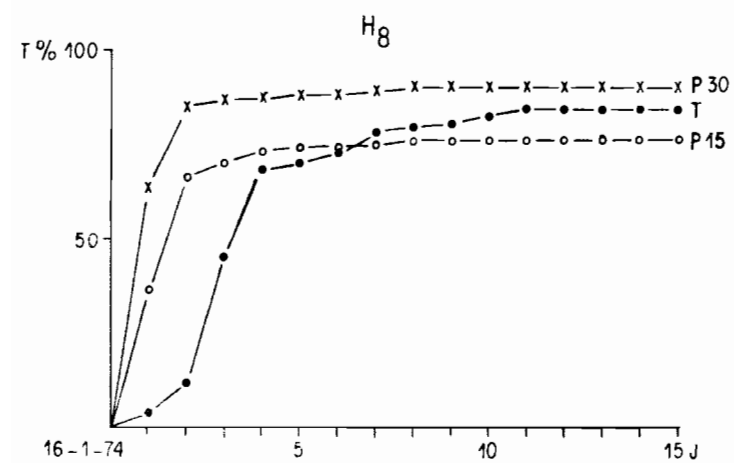
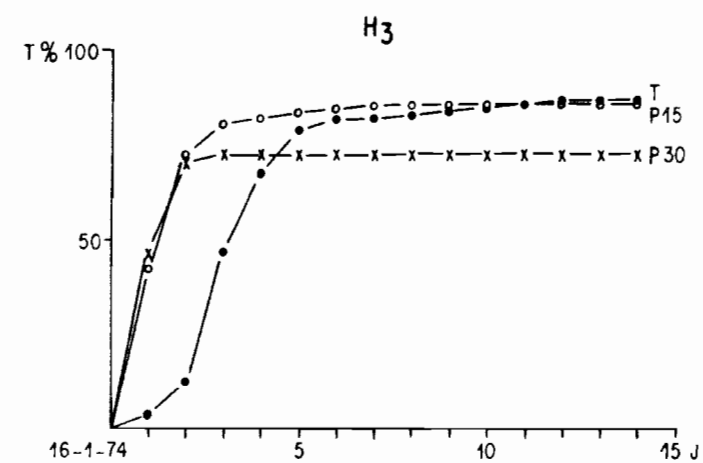
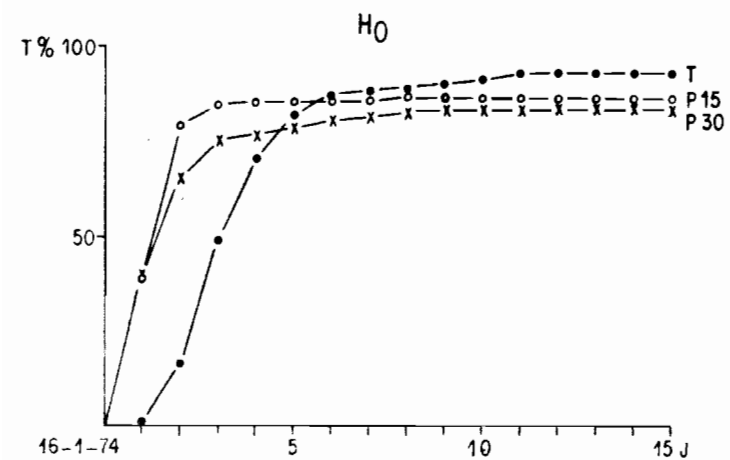


Fig.10 — Effet du prétraitement des graines sur la germination de *Salicornia patula* (graines centrales)

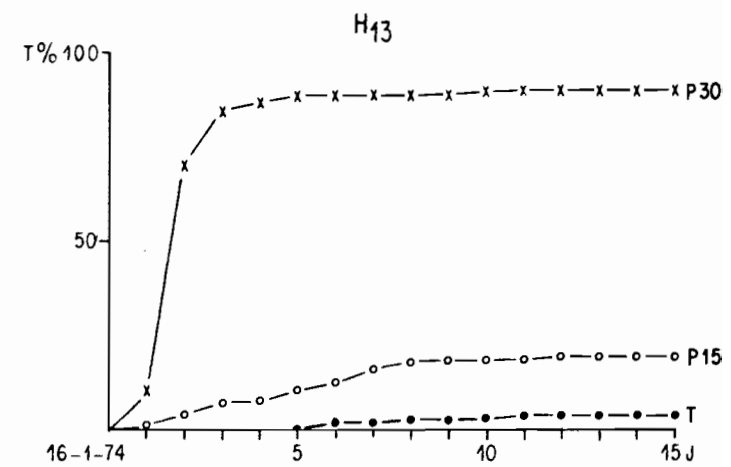
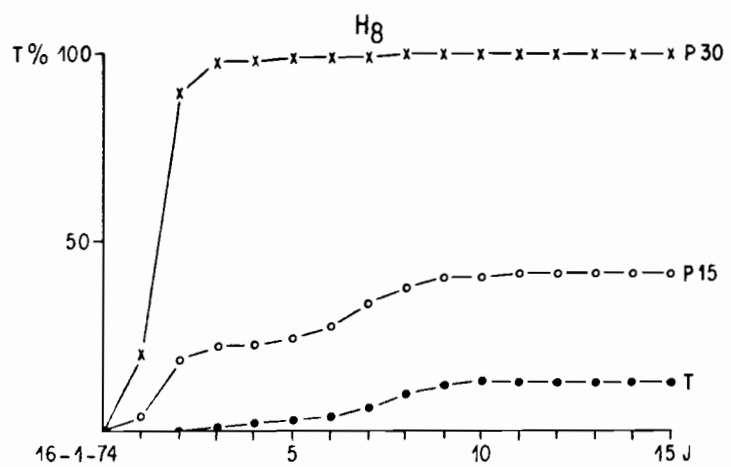
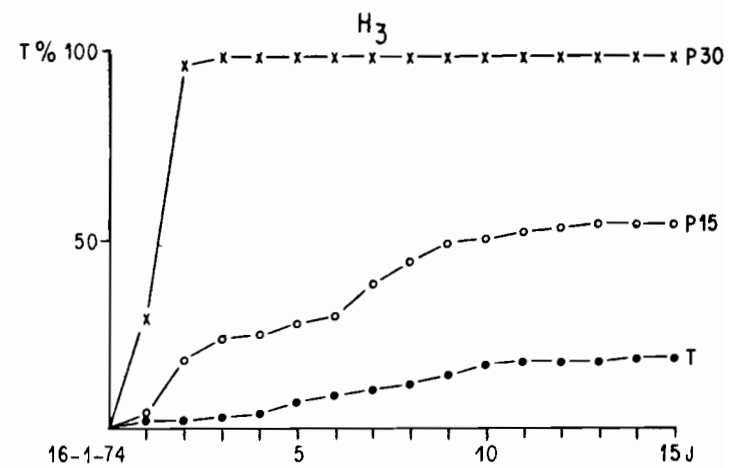
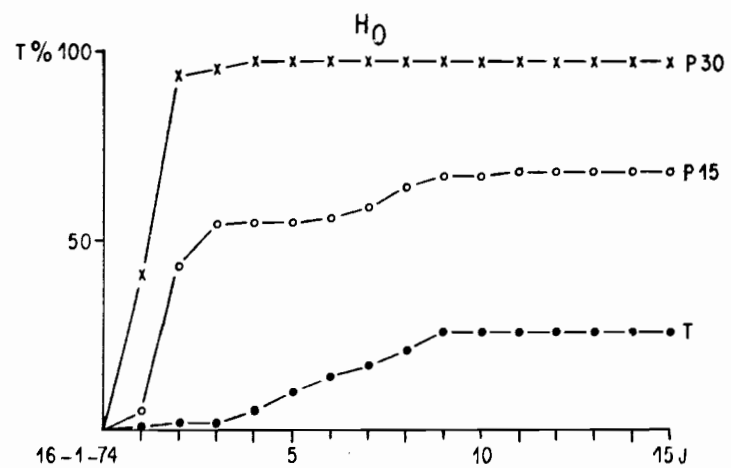


Fig.11 _ Effet du prétraitement des graines sur la germination de *Salicornia patula* (graines latérales)

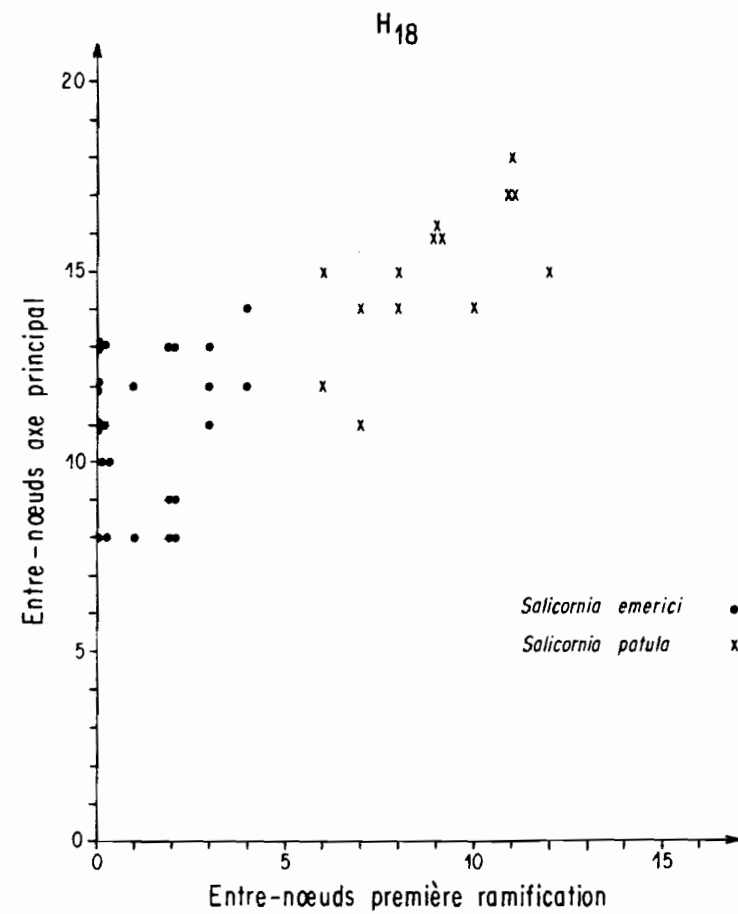
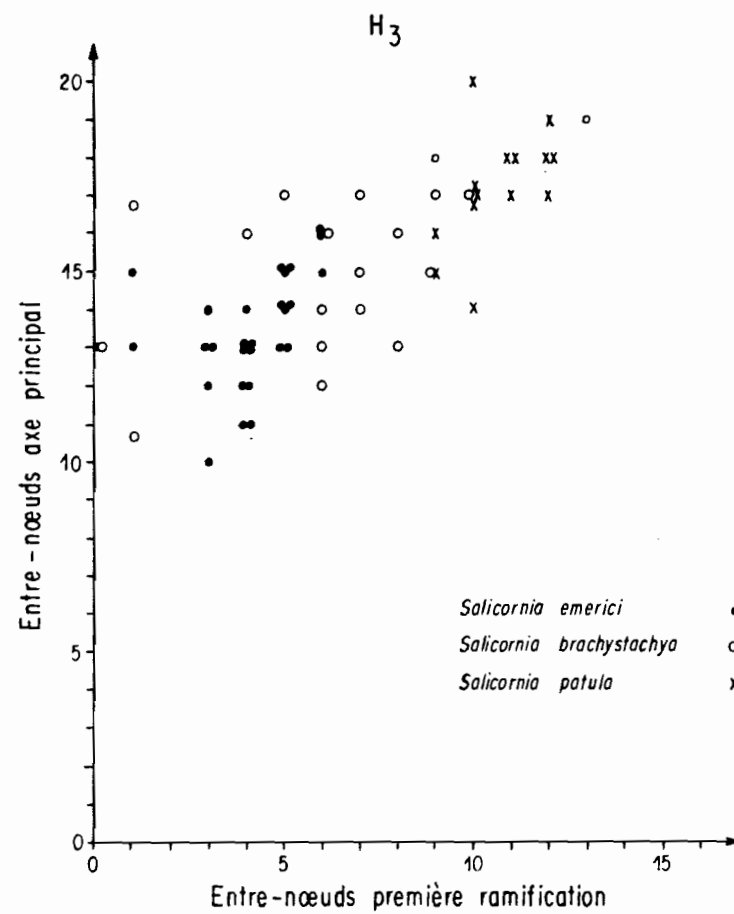


Fig. 12 — Répartition du nombre d'entre-nœuds de l'axe principal en fonction du nombre d'entre-nœuds de la ramification du premier entre-nœud dans H_3 et H_{18} à l'âge de 67 jours

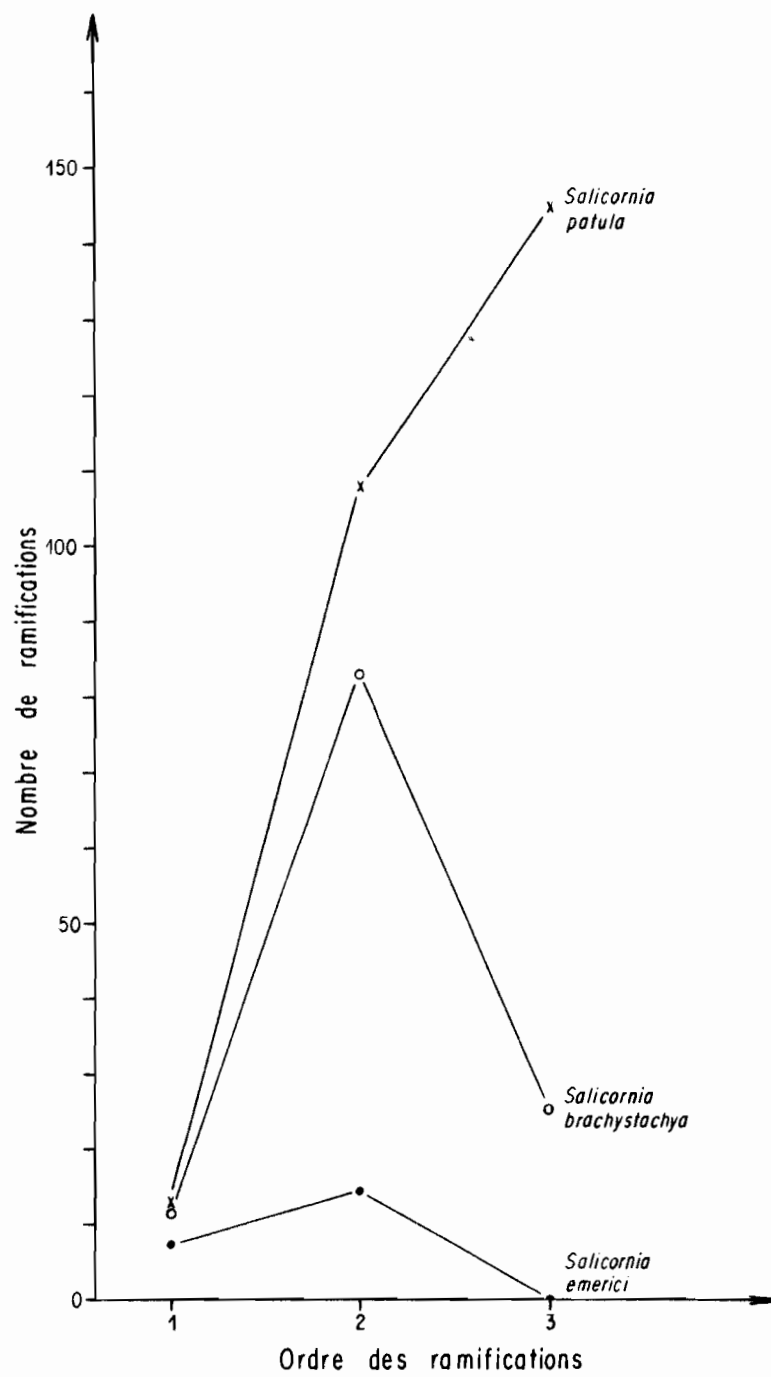


Fig. 13 — Nombre de ramifications primaires,secondaires et tertiaires des trois espèces dans H₃ à l'âge de 94 jours

Fig. 14 - Morphologie du système racinaire de plantules de
S. emerici (A), *S. brachystachya* (B) et *S. patula* (C).

Les graines sont semées dans H_1 (pH : 6,2) ; les observations sont effectuées à l'âge de trois semaines dans H_{20} , après un accroissement progressif de la concentration en NaCl.

T : tige - H : hypocotyle - RP : racine principale -
RL : racines latérales - l : longueur - n : nombre

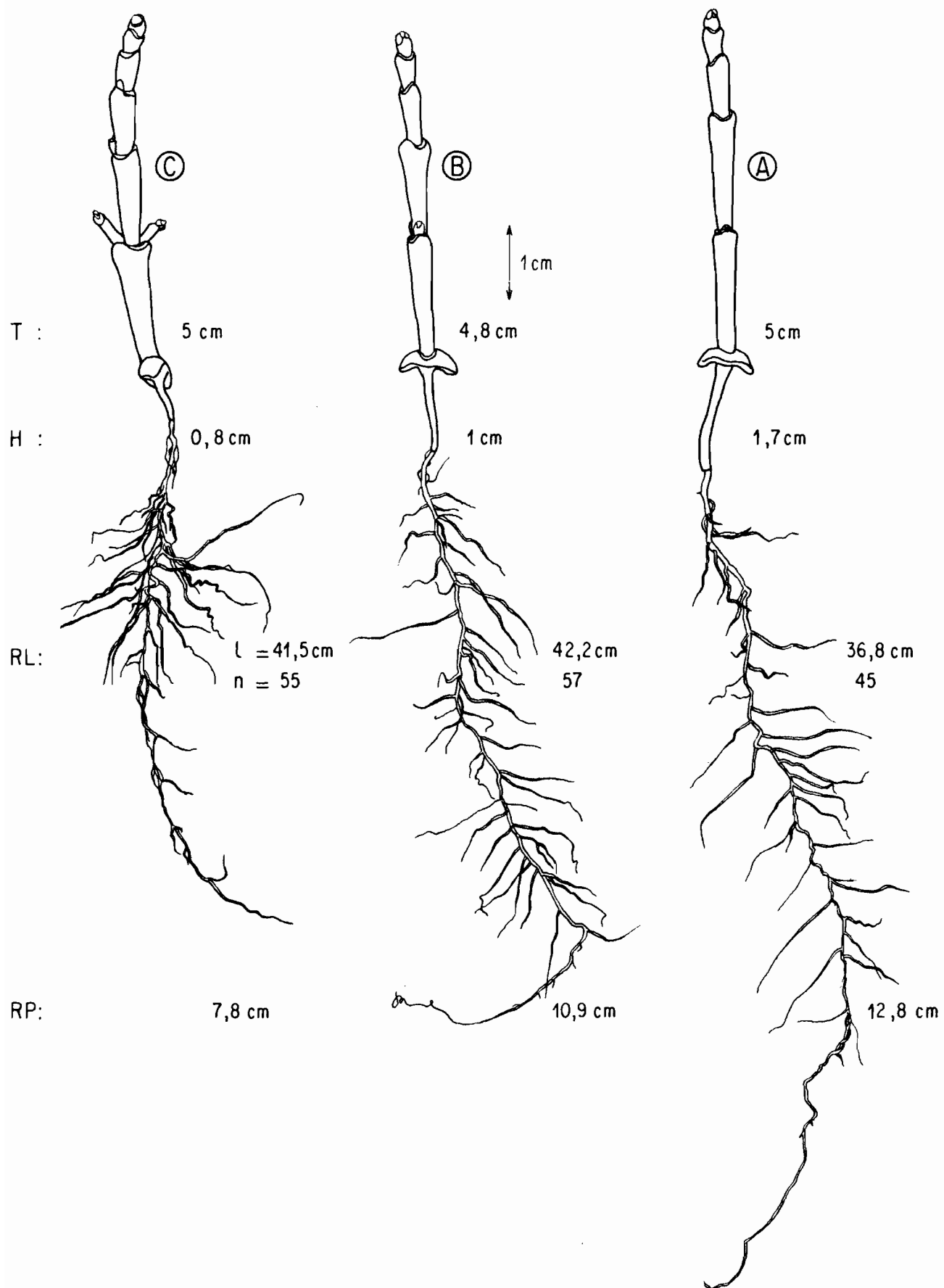


Fig.14_Morphologie du système racinaire de plantules de *Salicornia emerici* (A), *Salicornia brachystachya* (B) et *Salicornia patula* (C)

Fig. 15 - Variations du poids de matière sèche (mg) en fonction de l'âge chez *S. emerici* (A) *S. patula* (B) et *S. brachystachya* (C).

Abscisse : âge en jour ; ordonnée : poids de MS (ordonnée logarithmique).

Culture dans H_x , pH : 6,2 (5 ml.l⁻¹ KOH N/10)

Les équations des droites de régression sont les suivantes :

A - *S. emerici*

$H_{0,05}$: $Y_1 = 0,071 x - 0,319$	$r = 0,99$
$H_{0,2}$: $Y_2 = 0,079 x - 0,825$	$r = 0,99$
$H_{0,4}$: $Y_3 = 0,072 x + 0,077$	$r = 0,99$
$H_{0,6}$: $Y_4 = 0,071 x + 0,216$	$r = 0,98$
H_1	: $Y_5 = 0,075 x - 0,119$	$r = 0,97$

B - *S. patula*

$H_{0,05}$: $Y_1 = 0,057 x + 1,273$	$r = 0,99$
$H_{0,2}$: $Y_2 = 0,066 x + 0,857$	$r = 0,99$
$H_{0,4}$: $Y_3 = 0,071 x + 0,793$	$r = 0,99$
$H_{0,6}$: $Y_4 = 0,074 x + 0,515$	$r = 0,99$
H_1	: $Y_5 = 0,077 x + 0,351$	$r = 0,99$

C - *S. brachystachya*

$H_{0,05}$: $Y_1 = 0,061 x + 0,751$	$r = 0,99$
$H_{0,2}$: $Y_2 = 0,066 x + 0,609$	$r = 0,99$
$H_{0,4}$: $Y_3 = 0,072 x + 0,287$	$r = 0,99$
$H_{0,6}$: $Y_4 = 0,075 x + 0,026$	$r = 0,99$
H_1	: $Y_5 = 0,079 x + 0,226$	$r = 0,99$

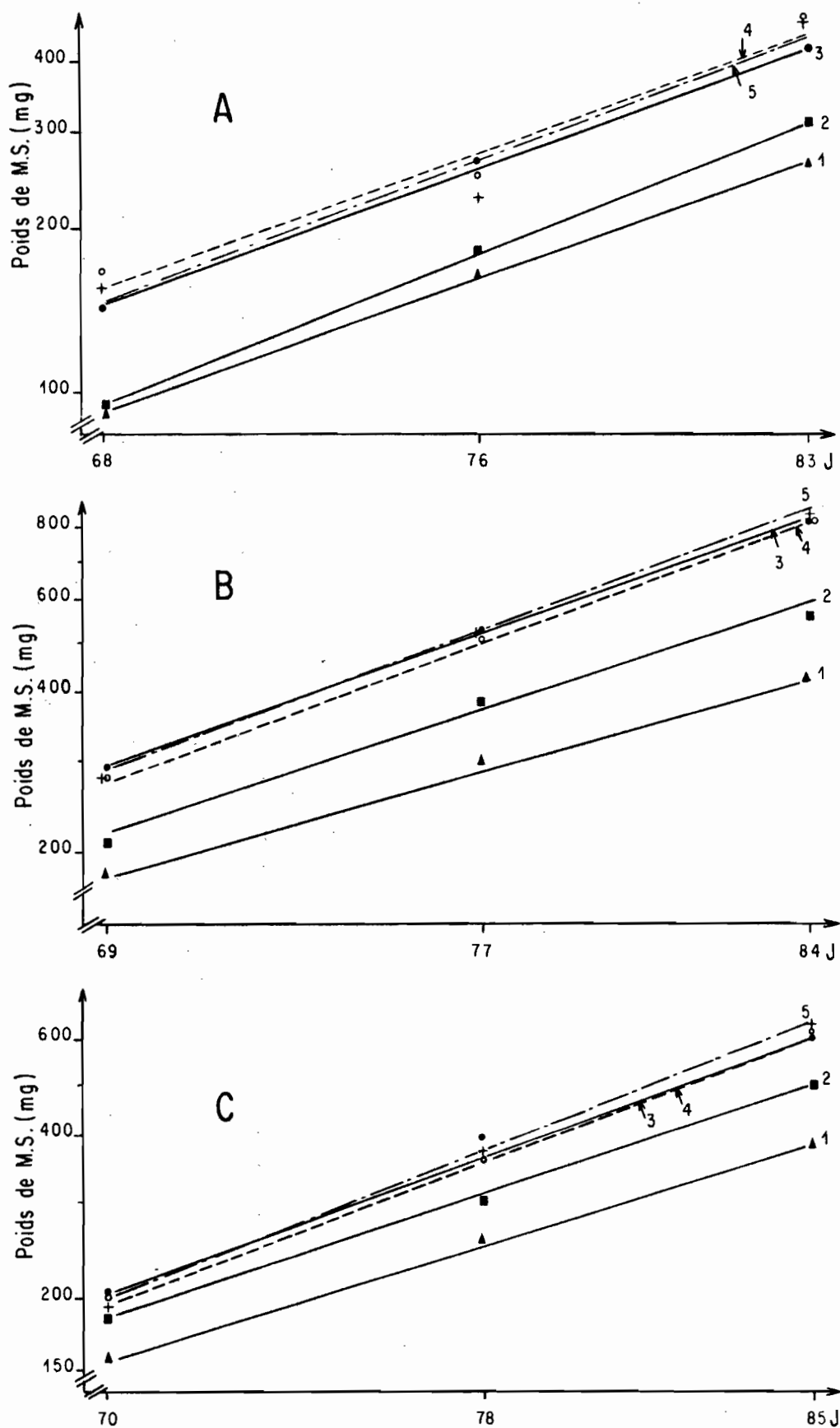


Fig.15 - Variations du poids de matière sèche en fonction de l'âge chez *Salicornia emerici* (A), *Salicornia patula* (B), *Salicornia brachystachya* (C)

Fig. 16 - Variations du poids de matière sèche (A) et de la quantité de carbone fixé (B) dans les parties aériennes (exprimés en % du maximum) en fonction de la salinité du milieu de culture.

Ces graphiques ont été établis à partir des résultats des séries de culture : 1-18 g.l⁻¹ NaCl et 3-35 g.l⁻¹ NaCl.

Les figurés vides correspondent à la valeur observée dans une des séries de culture ; les figurés pleins représentent la moyenne des valeurs observées dans chaque série de culture.

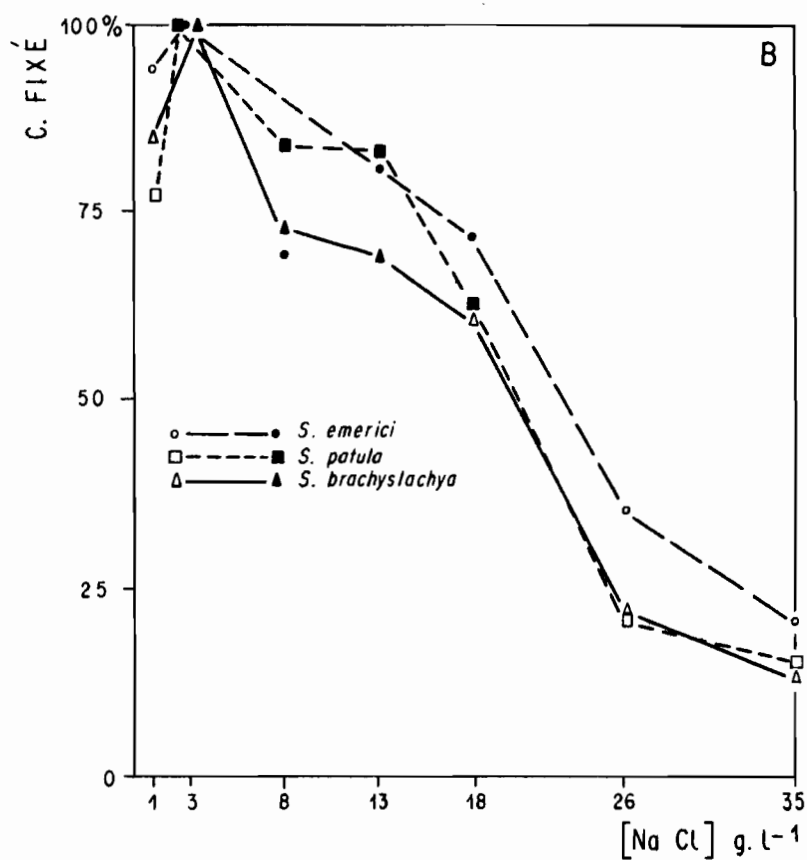
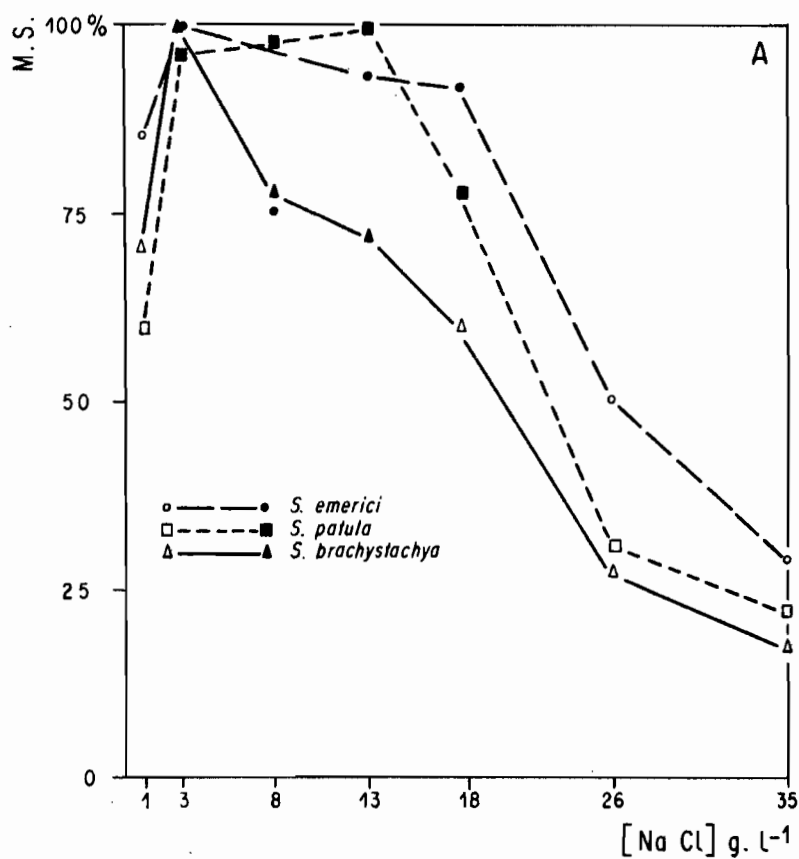


Fig. 16 — Poids de matière sèche (A) et quantité de carbone fixé (B) dans les parties aériennes (exprimés en % du maximum) en fonction de la salinité du milieu de culture

Fig. 17 - Variations du rapport du poids de matière sèche des racines au poids de matière sèche des parties aériennes, en fonction de la salinité du milieu de culture chez *Salicornia emericí* (A), *Salicornia brachystachya* (B) et *Salicornia patula* (C).

- culture à faibles salinités (0,05 à 1 g.l⁻¹ NaCl)
- culture à salinités moyennes (1 à 18 g.l⁻¹ NaCl)
- ✚ culture à salinités de moyennes à fortes (3 à 35 g.l⁻¹ NaCl).

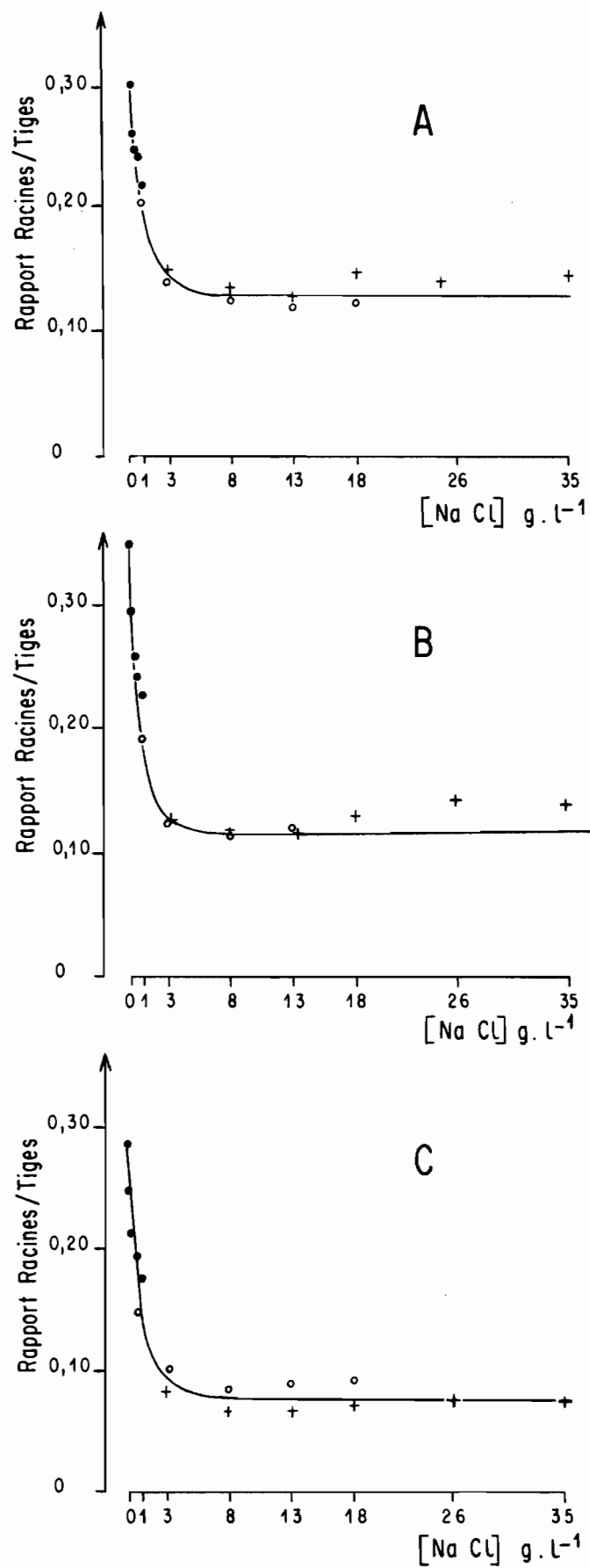


Fig. 17 — Variations du rapport Racines/Tiges en fonction de la salinité du milieu de culture chez *Salicornia emerici* (A) *Salicornia brachystachya* (B) et *Salicornia patula* (C)

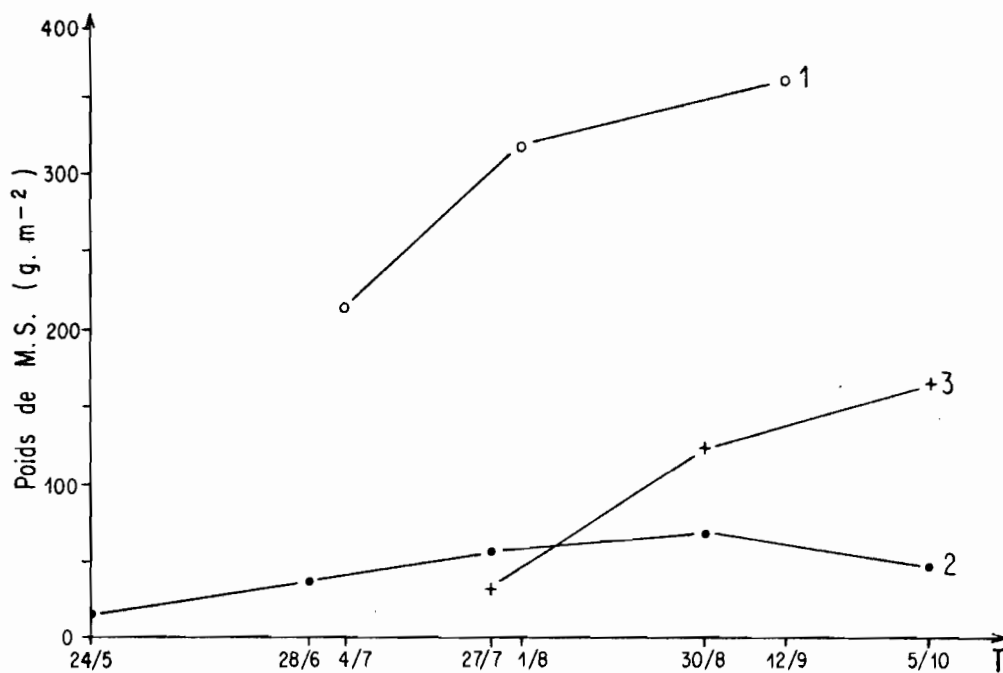


Fig.18 - Évolution de la biomasse aérienne (M.S.) en fonction du temps (T) de *Salicornia emerici* à Villeneuve E1 (1) et de *Salicornia patula* à la Gacholle P1 (2) et P2 (3)

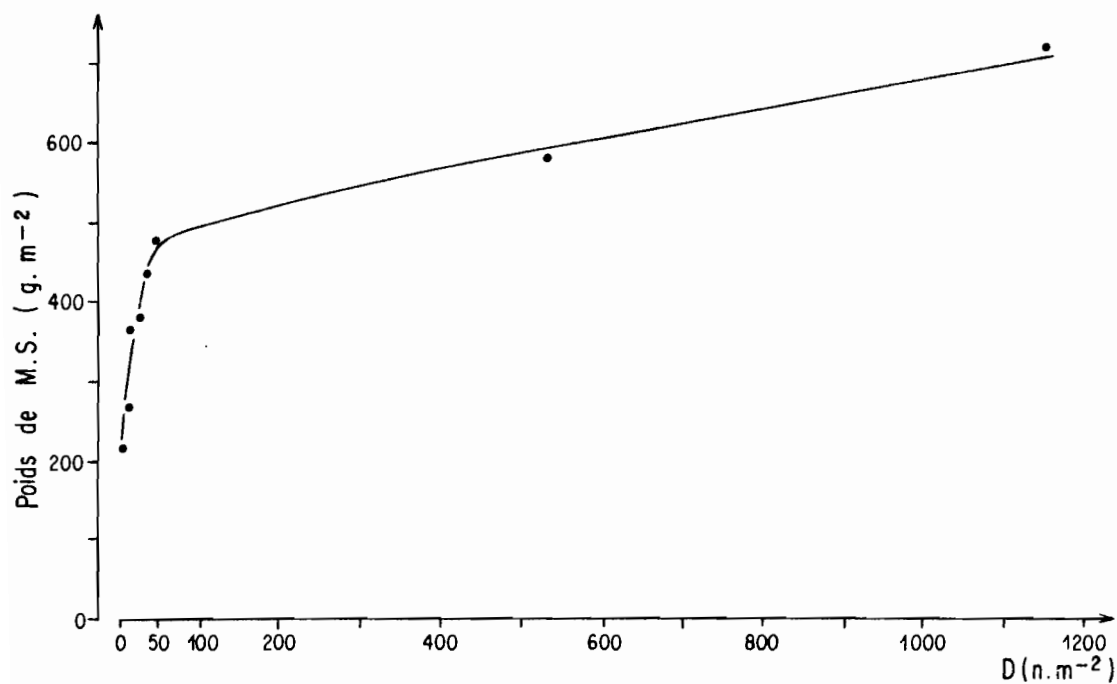


Fig.19 - Évolution de la biomasse aérienne (M.S.) en fonction de la densité (D) de *Salicornia emerici* à Villeneuve E1. Observations effectuées le 25 Septembre 1973

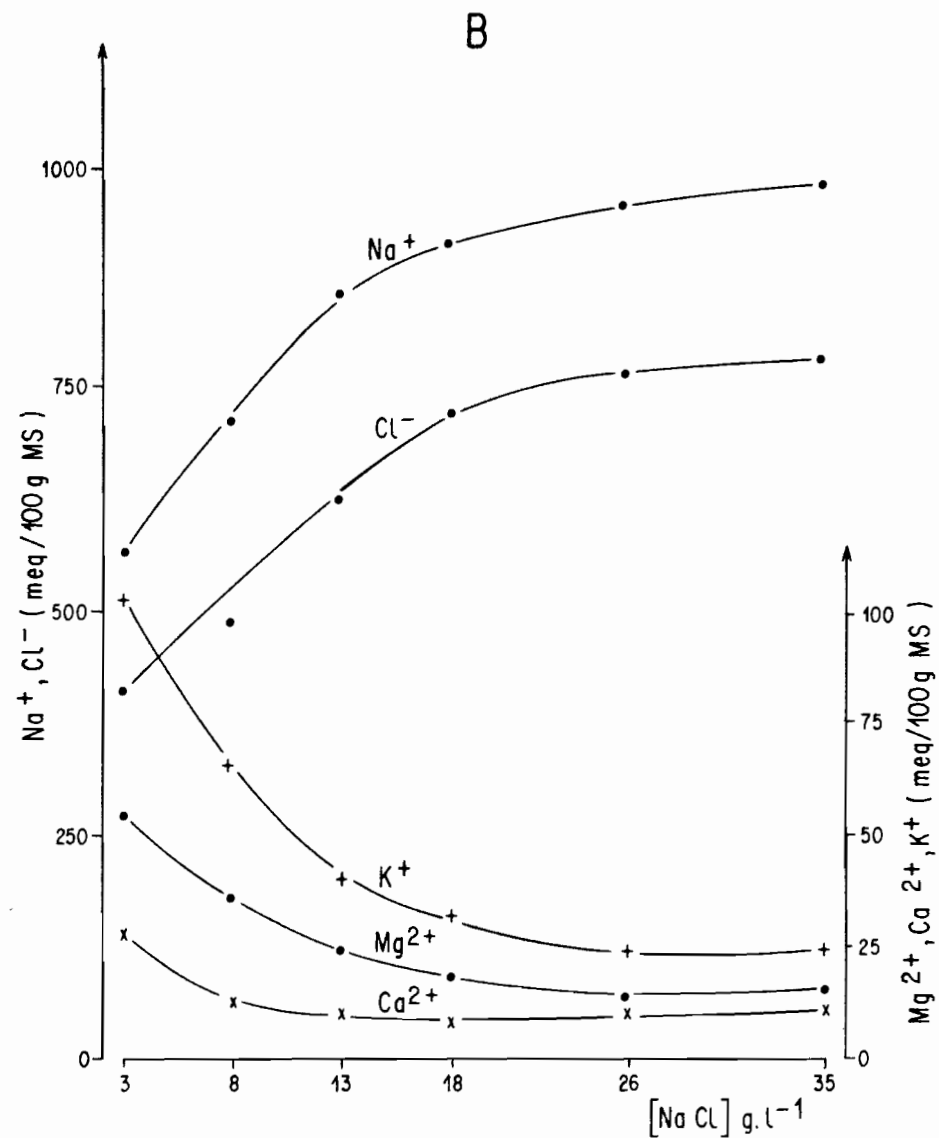
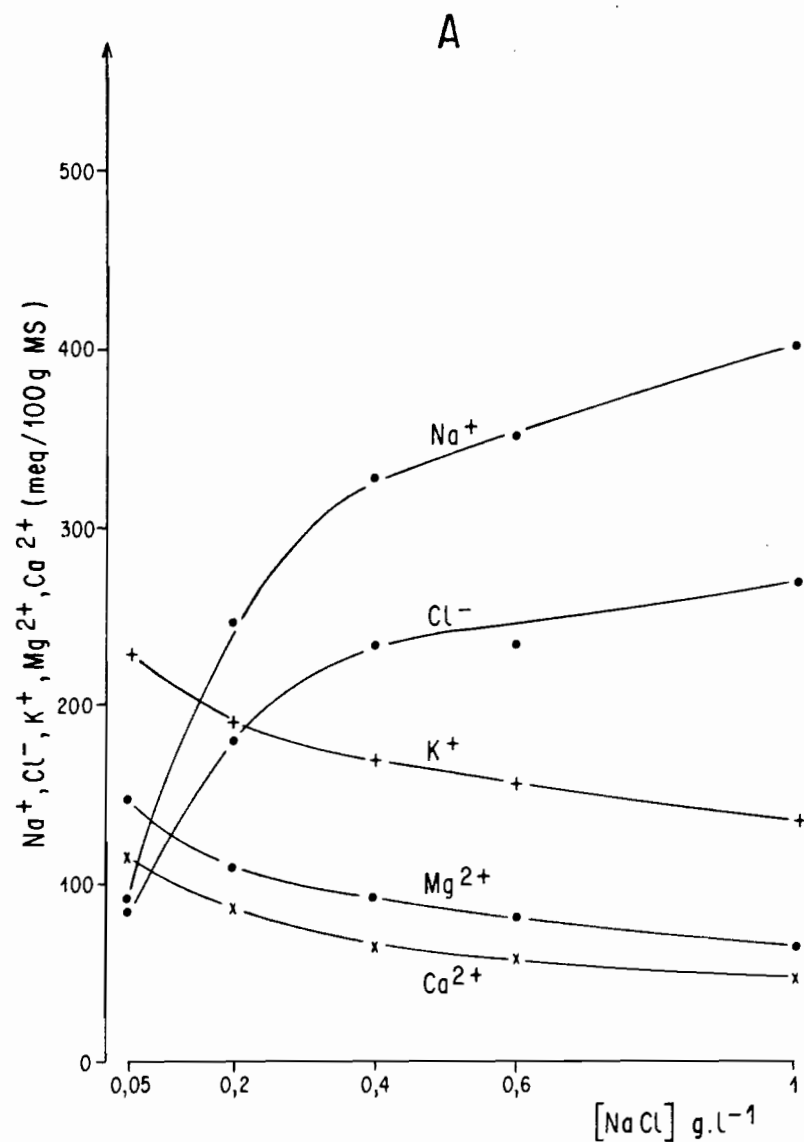


Fig. 20 — Contenu ionique des parties aériennes de *Salicornia emerici* en fonction de la concentration en NaCl du milieu de culture.

A. Faibles salinités B. Fortes salinités

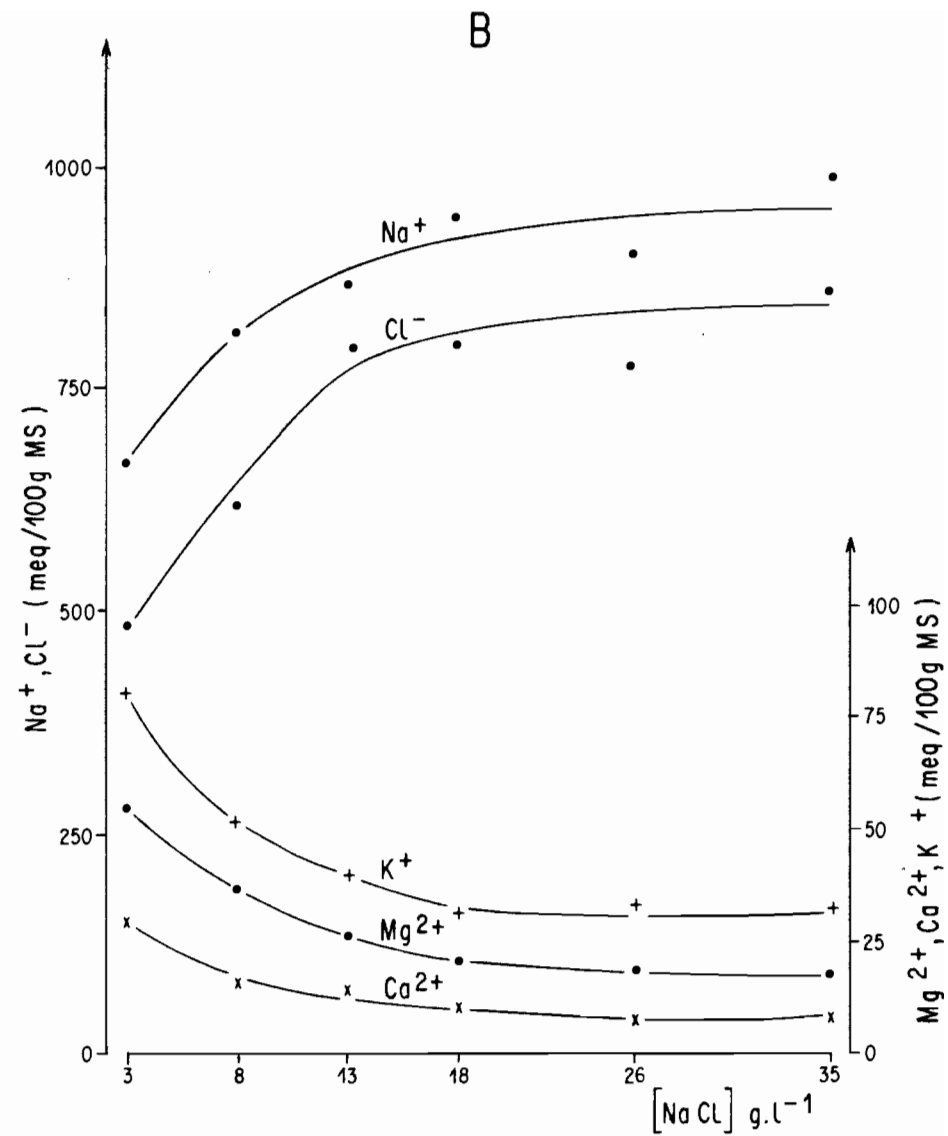
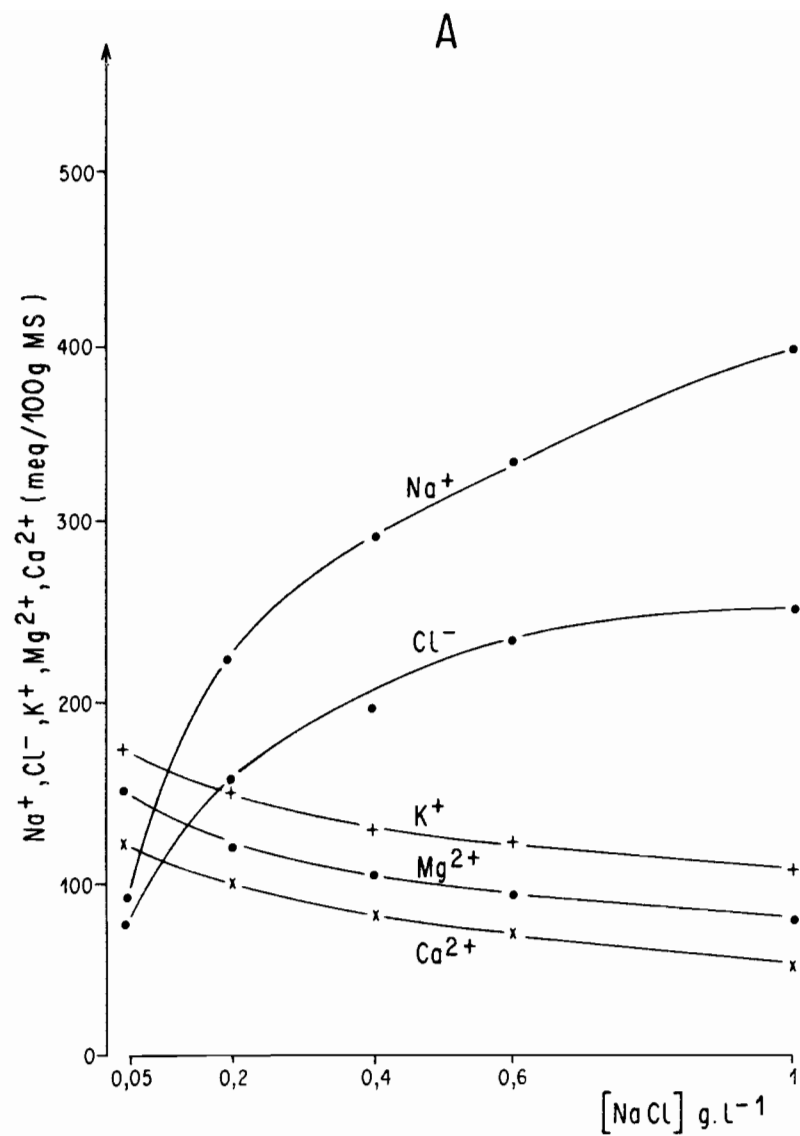


Fig. 21— Contenu ionique des parties aériennes de *Salicornia brachystachya* en fonction de la concentration en Na Cl du milieu de culture .

A. Faibles salinités

B. Fortes salinités

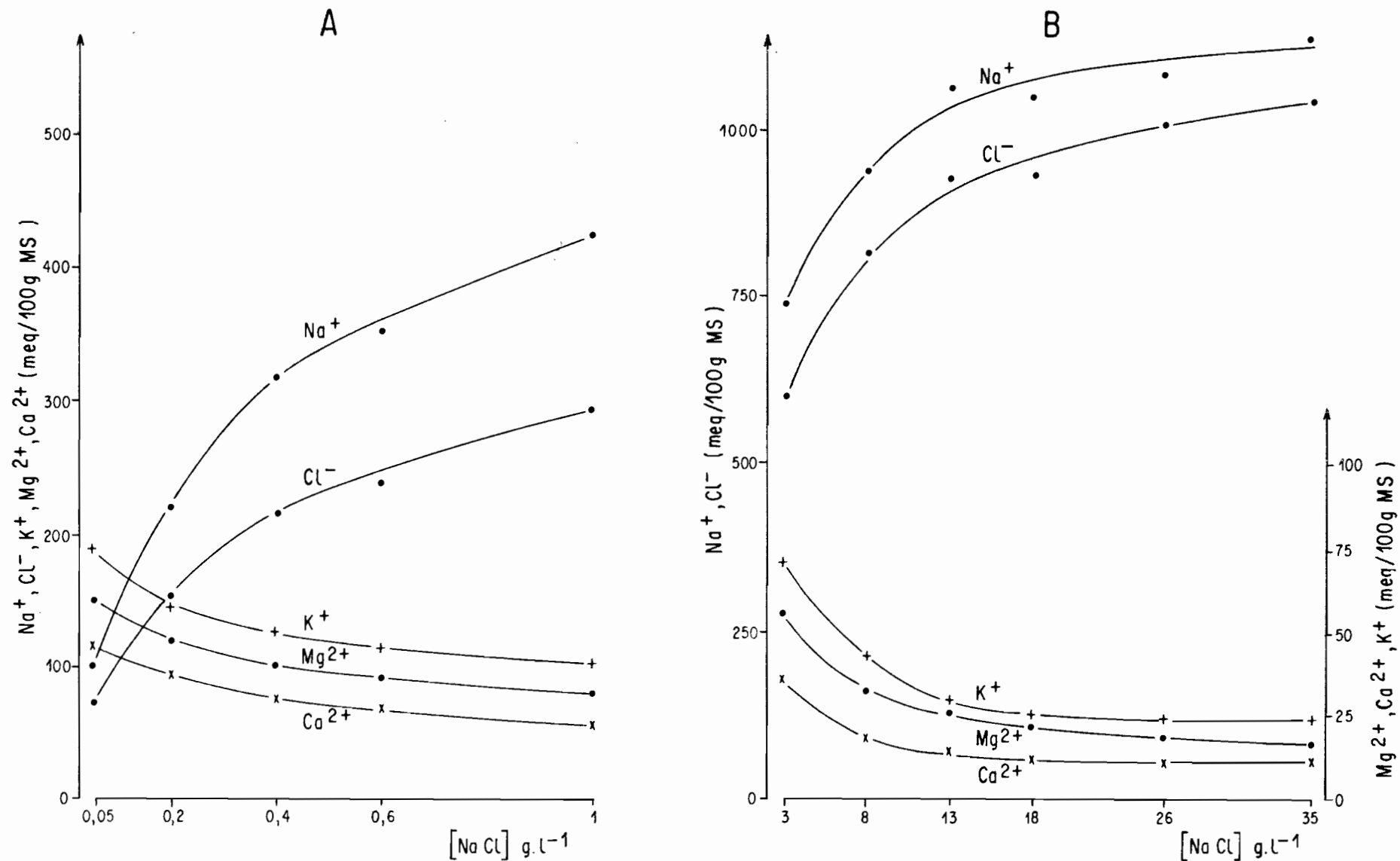


Fig. 22 — Contenu ionique des parties aériennes de *Salicornia patula* en fonction de la concentration en Na Cl du milieu de culture .
A. Faibles salinités B. Fortes salinités

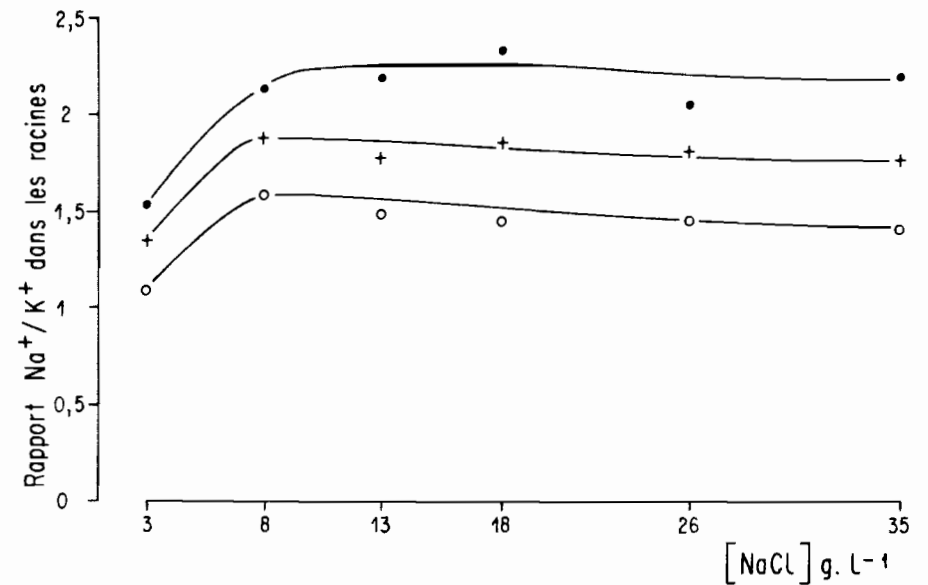
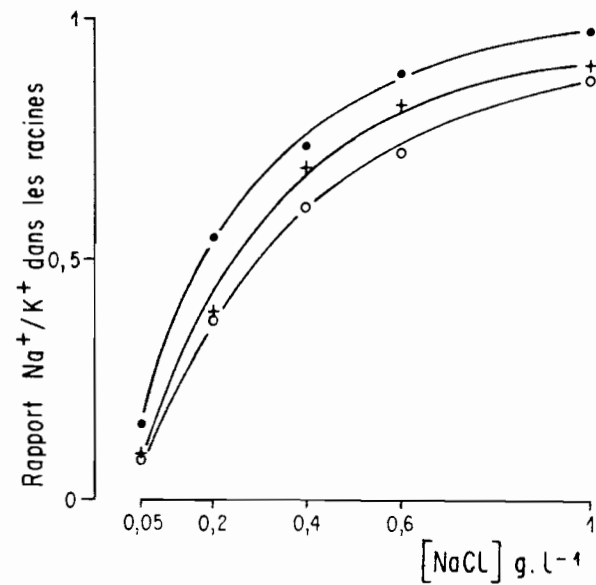
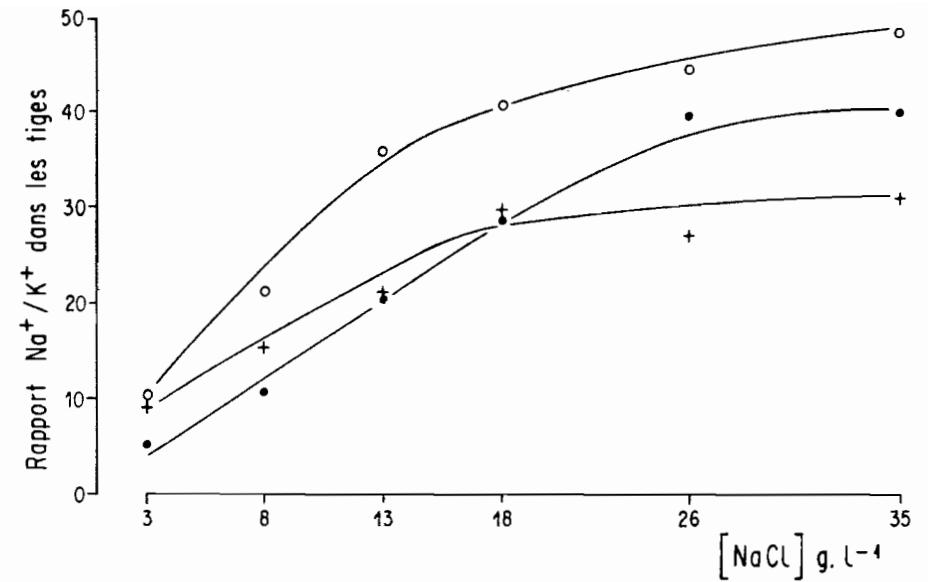
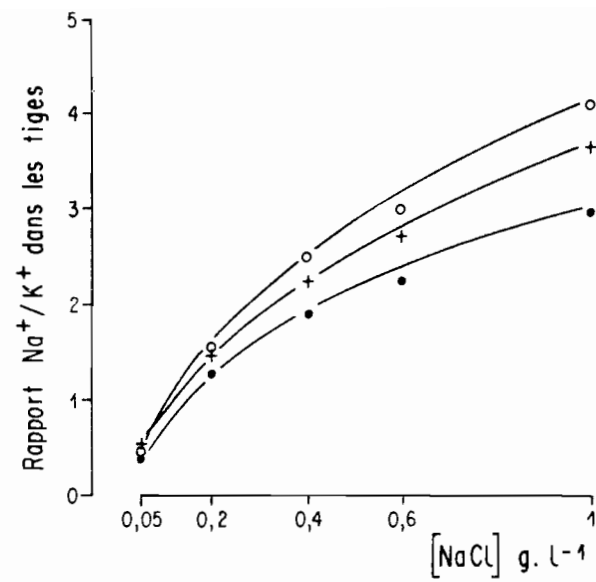


Fig. 23 — Évolution du rapport Na^+/K^+ dans les tiges et les racines de *Salicornia emerici* (●—●), *Salicornia brachystachya* (+—+) et de *Salicornia patula* (○—○) en fonction de la concentration en NaCl du milieu de culture

PLANCHES

Planche I - Morphologie des parties aériennes des trois espèces en culture

Plantes âgées de 54 jours, cultivées dans la solution HOMES 7,
pH : 6,2 (5 ml.l⁻¹ NaOH N/10) additionnée de 3 g.l⁻¹ de NaCl.

Remarquez chez *S. patula* et *S. brachystachya* par rapport à
S. emerici le développement des ramifications et l'angle d'inser-
tion sur l'axe principal des rameaux primaires.

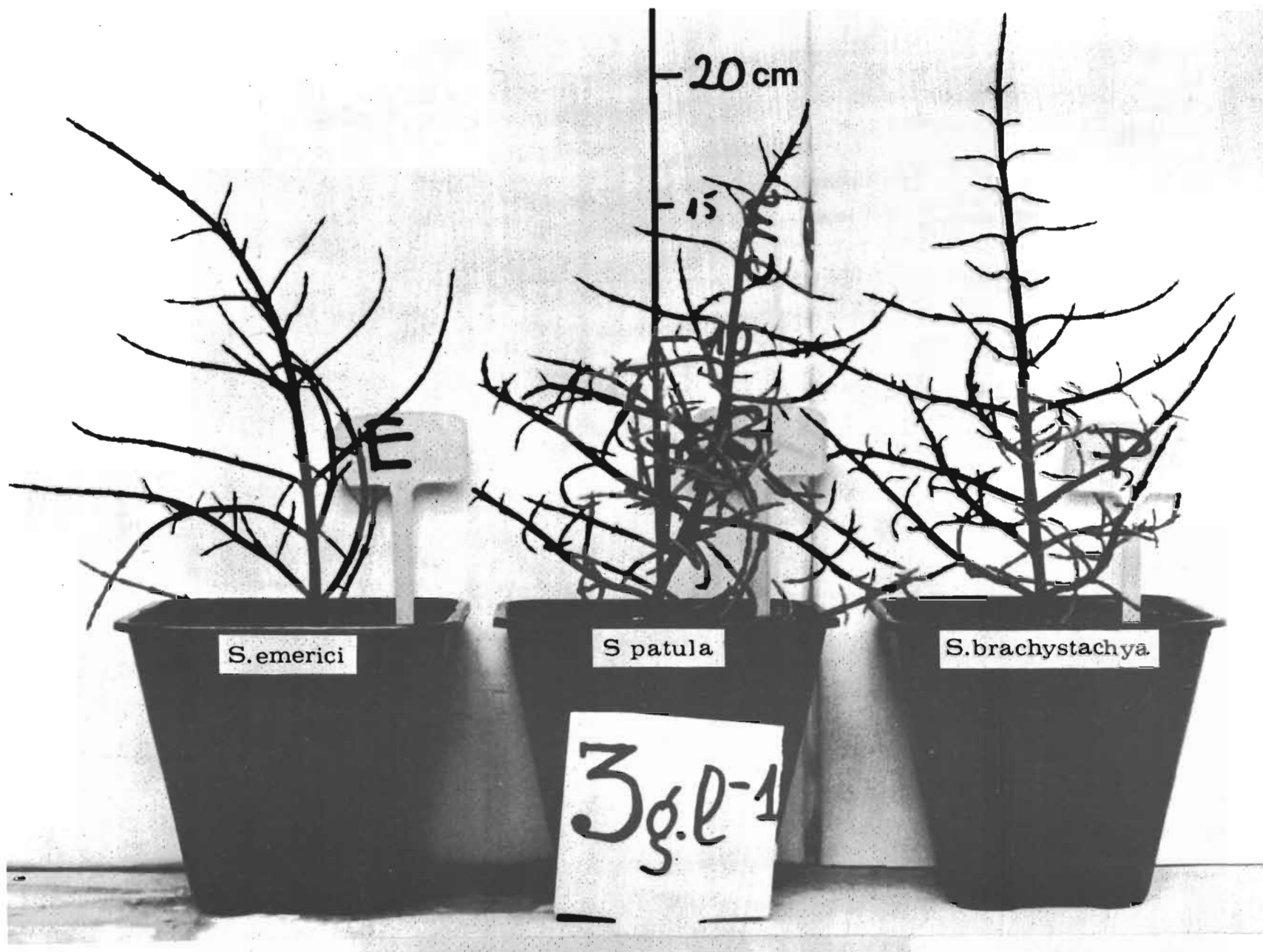


Planche I - Morphologie des trois espèces en culture

Planche II - Morphologie des graines des trois espèces

- A. - Graines de *Salicornia emerici*, récoltées le 16/10/1972 à Villeneuve El : les poils sont droits et relativement peu abondants ; la radicule est nettement plus longue que les cotylédons. On distingue aussi très nettement le funicule.
- B. - Graines de *Salicornia brachystachya*, récoltées le 21/10/1972 à Carnon B. Les graines beaucoup plus petites que celles de *S. emerici* sont très hirsutes et les poils sont enroulés en crosse ; la radicule est aussi longue que les cotylédons.
- C. - Graines de *Salicornia patula*, récoltées le 10/10/1972 à la Gacholle P3. On distingue nettement le dimorphisme existant entre les graines latérales et centrales : la graine centrale étant plus grande que les latérales ; elle est arrondie tandis que les latérales sont plus ou moins triangulaires. Les poils sont plus fournis chez la graine centrale. Dans les deux cas la radicule ne dépasse pas les cotylédons.
- D. - De gauche à droite : graines latérales de *S. emerici*, *S. brachystachya* et *S. patula*. Cette photo montre le rapport de la taille des graines des trois espèces.

N.B. : Sur les photos A, B, C, la graine centrale est entourée des graines latérales.

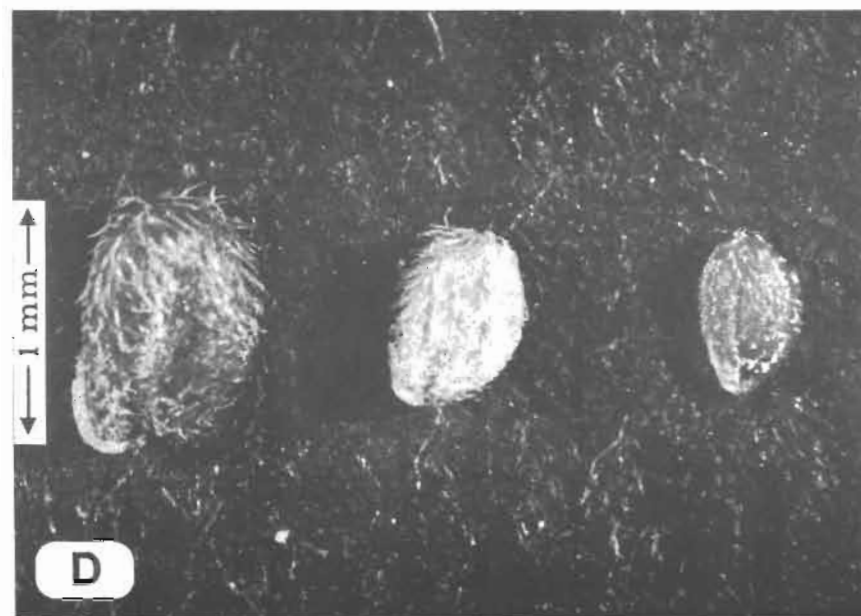
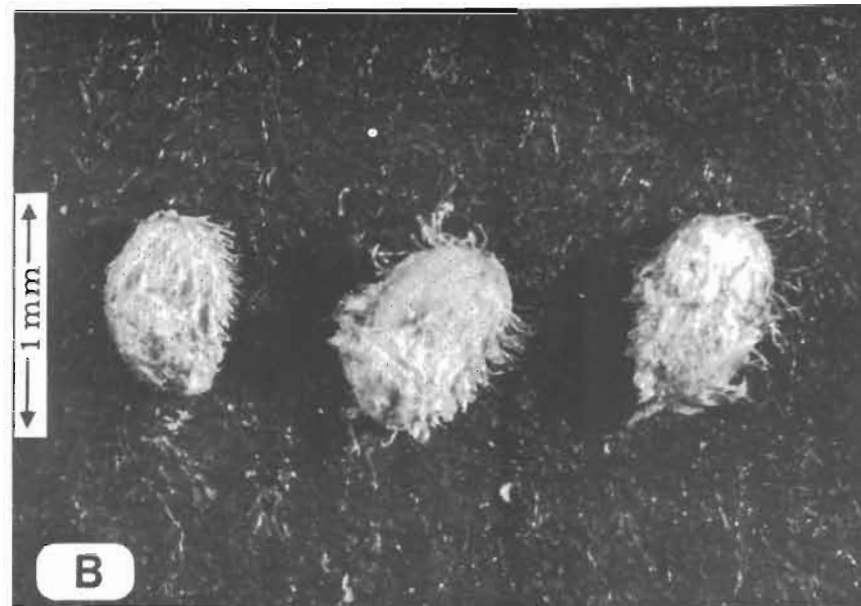
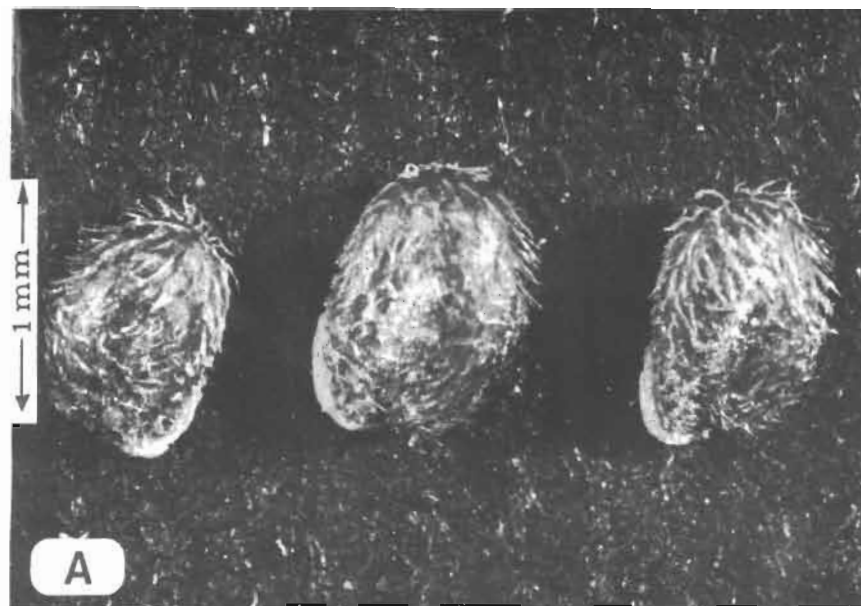


Planche II - Morphologie des graines des trois espèces

Planche III - Stations à *S. emerici*, *S. brachystachya* et *S. patula*

- A. - Vue générale de la station de Villeneuve-les-Maguelonne (El : septembre 1972)
- 1 - Groupement à *Salicornia fruticosa* L. et à *Obione portulacoides* Moq.
 - 2 - Population dense et monospécifique de *S. emerici*
 - 3 - Groupement à *Scirpus maritimus* L. et à *Aster tripolium* L.
 - 4 - Canal communiquant avec l'étang de l'Arnel.
- B. - Vue de la station de Carnon B (septembre 1972)
Pieds isolés de *S. brachystachya* sur une montille sablonneuse.
- C. - Vue générale d'une station à *S. patula* à la Gacholle (septembre 1972)
S. patula occupe les zones nues entre les touffes d'*Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung.-Sternb.

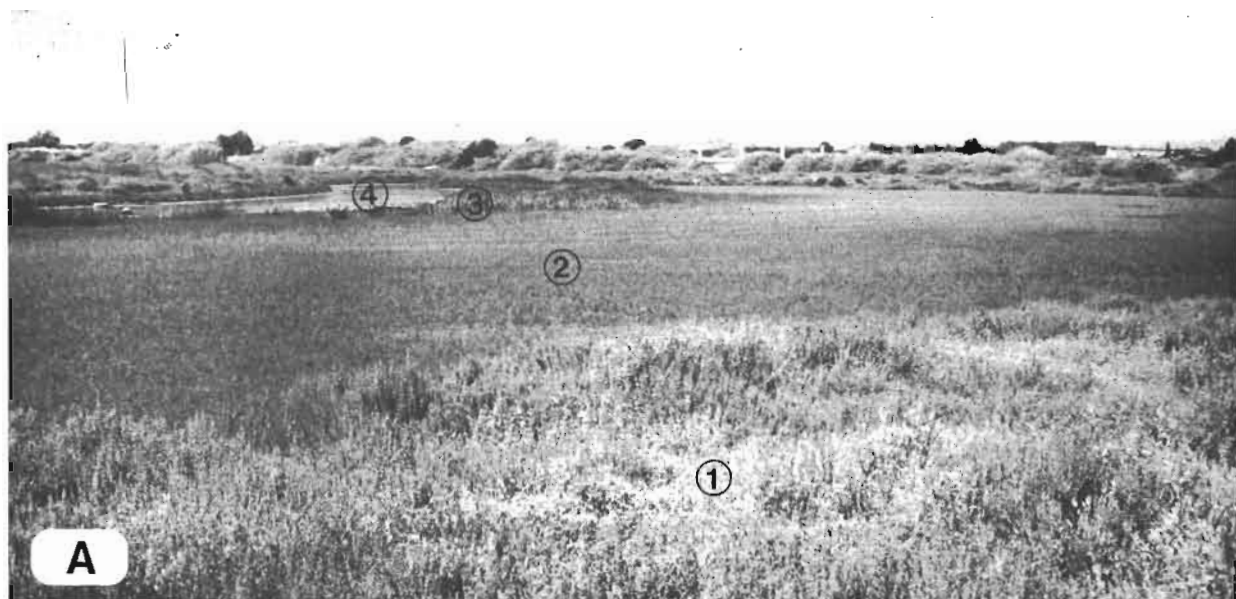


Planche III - Stations à *S. emerici* (A), *S. brachystachya* (B), et *S. patula* (C)

Planche IV - Aspect morphologique des parties aériennes des
trois espèces, dans la gamme des salinités moyennes à fortes.

- A. - *Salicornia emerici*
- B. - *Salicornia brachystachya*
- C. - *Salicornia patula*

Pour chaque salinité expérimentée, l'individu photographié est l'individu moyen (les moyennes étant calculées à partir de la longueur et du nombre d'entre-nœuds de l'axe principal)

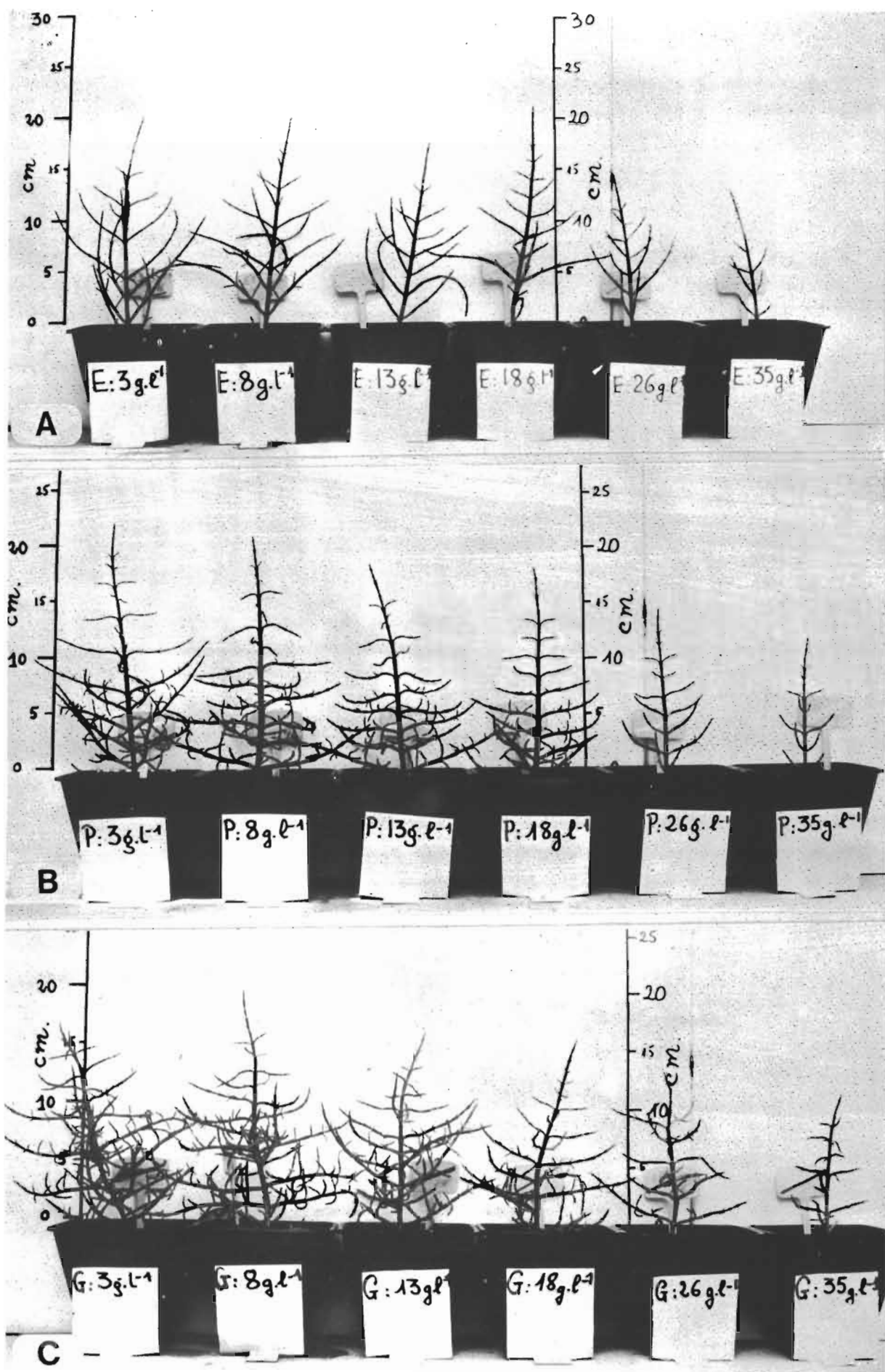


Planche IV - Aspect morphologique des trois espèces en culture