

Halophilie et résistance au sel chez deux *Salicornes* annuelles du littoral méditerranéen

PAR G. HEIM et M. GROUZIS

Département de Physiologie Écologique du C.E.P.E. Louis Emberger,
B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex, France
et O.R.S.T.O.M., B.P. 186, Ouagadougou, Haute-Volta.

Résumé. — Deux espèces annuelles du genre *Salicornia* occupent sur le littoral méditerranéen des situations écologiques contrastées : l'une se trouve sur des sols lourds, où la salinité est très élevée, l'autre sur des sols à texture plus grossière, où la salinité est nettement plus faible. Une étude de l'influence de la concentration en NaCl sur la croissance et l'accumulation de sels a été réalisée en conditions contrôlées. Elle a montré que les deux espèces exigent une certaine teneur en sel pour assurer leur plein développement ; elles peuvent, par conséquent, être considérées comme étant des plantes « halophiles ». La comparaison de leurs réponses à la salinité montre que les racines sont moins sensibles que les parties aériennes au manque, tout comme à l'excès de sel, et que les deux espèces diffèrent davantage par leurs exigences en sel que par leur résistance au sel. Les résultats obtenus ont, en outre, permis de préciser la notion d'exigence en sel, et de quantifier la résistance au sel en se basant sur la nature exponentielle des courbes de réponse aux fortes salinités.

Summary. — Two annual species of *Salicornia* live on the Mediterranean coast in contrasting ecological situations : one of them is found on heavy soils where salinity is very high, the other on coarser soils, where the level of salinity is much lower. A study of the influence of NaCl concentration was carried out under controlled conditions. It has been shown that both species require a certain salt concentration to attain full development ; therefore they can be considered as "halophilous" plants. Comparison between their responses to salinity indicates that roots are less sensitive than aerial parts to an excess, as well as a lack of salt, and that the species differ more in their requirement in salt than by their resistance to it. Results also enabled us to clarify the notion of salt requirement and to quantify salt resistance by using the exponential form of the response curves to high salinity.

* * *

INTRODUCTION

Les observations de terrain et l'étude du comportement physiologique montrent que les halophytes constituent un groupe très hétérogène, à l'intérieur duquel on peut faire des distinctions sur la base du milieu (nature du sel, degré de salinité, etc.) ou du comportement physiologique.

Sur le plan du comportement physiologique on oppose souvent les halophytes facultatifs aux halophytes obligatoires. Les premiers peuvent se développer en milieu salin, mais le font encore mieux en milieu imprégné d'eau douce ; leur absence dans les milieux non salés pourrait s'expliquer par la

6 AOUT 1979

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° M 9788 ex V.

concurrence avec les glycophytes. Les seconds, halophytes obligatoires (VAN EIJK, 1939) ou halophytes *sensu stricto* (ADRIANI, 1945) exigent une certaine teneur en sel dans le milieu pour assurer leur plein développement ; il y a donc un aspect « exigence en sel » qui vient s'ajouter aux problèmes posés par la résistance au sel. BOUCAUD (1972) a montré que ces deux catégories d'halophytes pouvaient coexister au sein d'une espèce polymorphe, *Suaeda maritima*, sous forme de variétés ou d'écotypes correspondant à des situations écologiques bien définies qu'on rencontre sur le littoral de la Manche.

On rencontre sur le littoral méditerranéen, dans des situations écologiques assez comparables, deux espèces annuelles du genre *Salicornia*, systématiquement très proches (*S. herbacea* s.l.). Il s'agit de *S. patula* Duval-Jouve qui se trouve sur des sols lourds de texture argilo-limoneuse, où la salinité est très élevée, et *S. brachystachya* (G.W.F. Meyer) König, qui colonise des sols à texture plus grossière, où les sables prédominent, et où la salinité est nettement plus faible. Une troisième espèce, *S. emerici* Duval-Jouve, occupe en bordure d'étang des zones submergées pendant de longues périodes. Ces trois espèces ont fait l'objet d'une étude écophysiological détaillée portant sur la germination, la croissance et l'accumulation de sels, qui a montré que les trois espèces appartiennent au groupe des halophytes obligatoires (GROUZIS, 1974).

Le présent exposé se propose de préciser les notions d'exigence en sel et de résistance au sel en prenant les résultats concernant les deux premières espèces comme point de départ.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La méthode ayant été exposée de manière détaillée dans GROUZIS (1974), nous nous bornerons ici à résumer l'essentiel.

Les plantes ont été cultivées en serre, sur sable siliceux avec arrosage par subirrigation avec une solution nutritive de type Homès 7, additionnée de quantités variables de NaCl et ajustée à un pH de 6,2. Pour des raisons d'ordre pratique l'expérimentation s'est déroulée en deux temps.

Une première série de cultures (12-4-1973 - 22-6-1973) a été consacrée aux effets des fortes salinités : 3, 8, 13, 18, 26 et 35 g NaCl · l⁻¹. Étant donné que la salinité réduit la capacité de germination des graines, les semis n'ont pas été effectués dans ces solutions, mais à 1 g · l⁻¹, la salinité étant augmentée progressivement, à partir de la levée, au rythme de 40% par jour. Les récoltes, portant sur 15 individus par solution, ont été réparties sur trois semaines, les plantes étant alors âgées de 66 jours en moyenne. Les résultats correspondant à la concentration de 18 g · l⁻¹ s'étant avérés assez divergents (en raison probablement d'une certaine hétérogénéité dans la répartition de la lumière), ils n'ont pas été retenus pour le présent exposé.

La seconde série de cultures (13-12-1973 - 14-03-1974) a été consacrée aux faibles salinités: 0-0,05-0,20-0,40-0,60 et 1,0 g NaCl · l⁻¹. Les récoltes, portant sur 145 individus par solution, ont été réparties sur trois semaines, les plantes étant alors âgées de 75 jours en moyenne. Les plantules de la solution de base n'ayant pas dépassé le stade de 3-4 entrenœuds, les résultats correspondants n'ont pas pu être pris en considération.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le but principal étant de comparer différentes courbes de réponse de la croissance à la salinité il convient tout d'abord de préciser la notion de croissance. Dans son acception la plus large cette notion peut, en effet, être basée sur des critères variés, tels que la quantité de matière sèche récoltée à un instant déterminé, la vitesse de croissance pondérale ou staturale entre deux instants, la quantité de CO_2 fixée par unité de temps, etc.

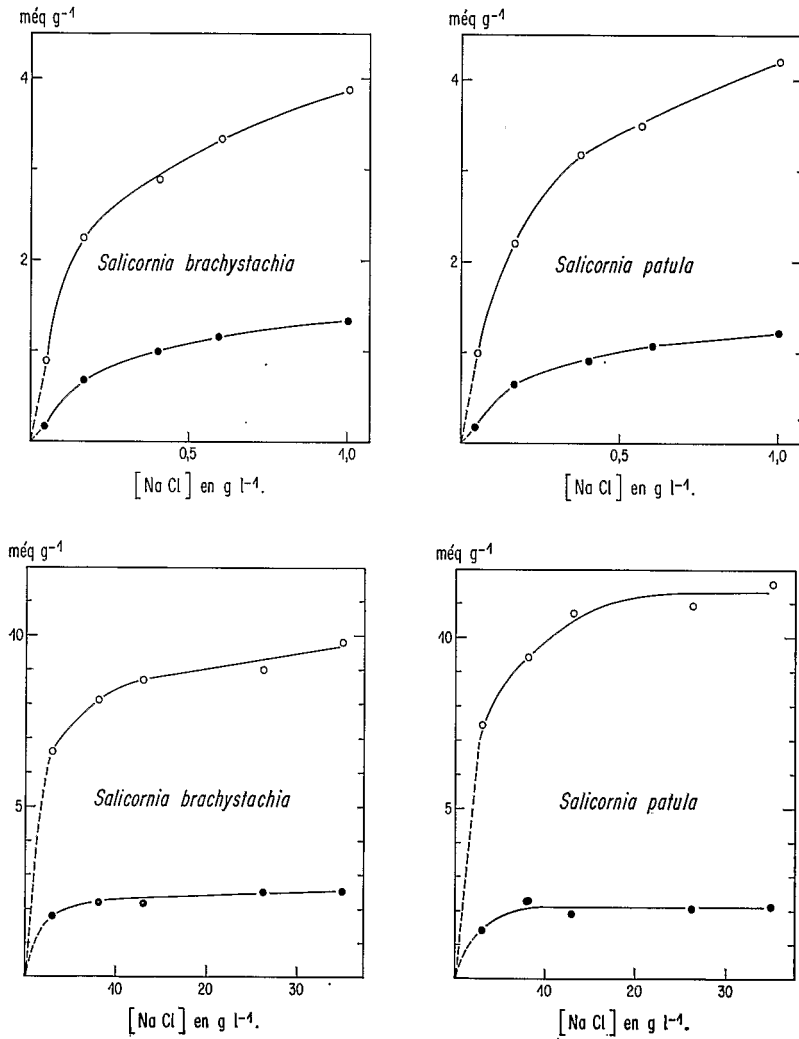


Fig. 1. — Influence de la salinité sur la teneur en Na^+ des parties aériennes (cercle blanc) et des racines (cercle noir).

Des raisons essentiellement d'ordre matériel, telles que la surface disponible pour les cultures, ont conduit à retenir un critère relativement global pour la croissance, à savoir le poids (matière fraîche, matière sèche, carbone) récolté à un instant déterminé de la vie de la plante, qui exprime la production cumulée à partir de la germination.

Composition chimique des tissus végétaux.

Comme chez tous les halophytes de type accumulateur, l'interprétation des courbes de réponse de la croissance à la salinité se complique du fait des modifications de la composition chimique des tissus végétaux sous l'effet d'un accroissement de la salinité. Celui-ci entraîne notamment un accroissement de la teneur en sodium de la plante, surtout en ce qui concerne les parties aériennes. L'augmentation est particulièrement rapide aux faibles salinités,

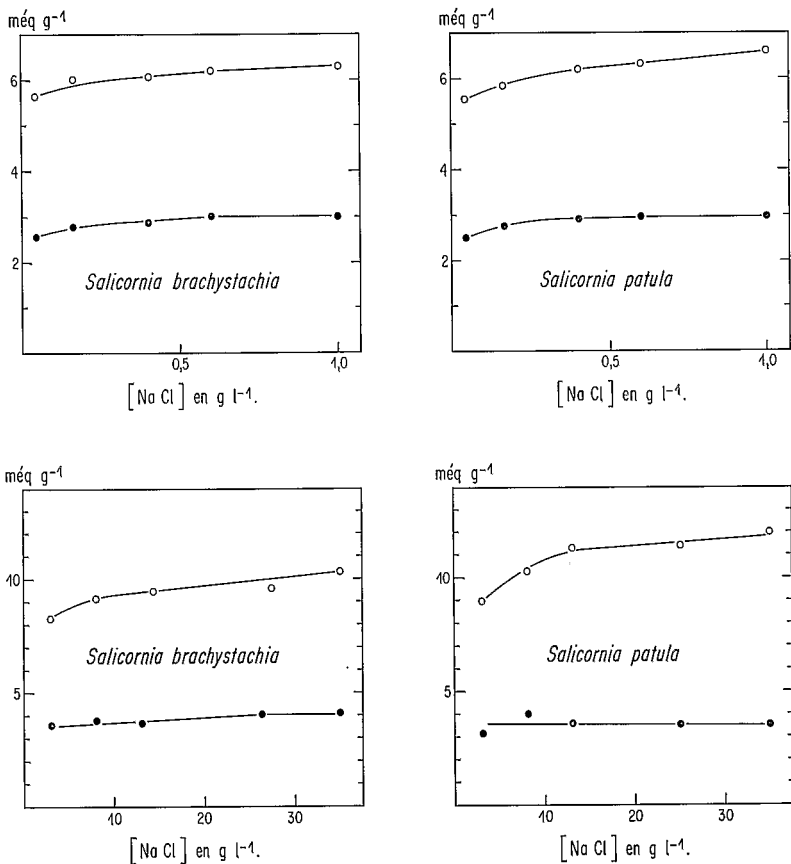


Fig. 2. — Influence de la salinité sur la somme des cations majeurs (K^+ , Na^+ , Ca^{++} , Mg^{++}) présents dans les parties aériennes (cercle blanc) et dans les racines (cercle noir).

un freinage n'intervenant qu'aux salinités les plus élevées (fig. 1). Les effets de cette variation de la teneur en sodium des tissus végétaux sur leur taux de minéralisation sont toutefois assez négligeables puisque, considérée globalement, la somme des cations majeurs (Na^+ ; K^+ ; Ca^{++} ; Mg^{++}) varie relativement peu en fonction de la salinité dans le cas des parties aériennes et pratiquement pas dans celui des racines (fig. 2).

Parallèlement à l'augmentation du taux de minéralisation des parties aériennes on observe une diminution de la teneur en carbone des tissus végétaux plus prononcée d'ailleurs dans le cas de *S. patula*, où elle varie entre 29 et 14% que dans le cas de *S. brachystachya* où elle varie entre 30 et 18%. On observe en outre une variation en fonction de la salinité de la teneur en eau des parties aériennes, qui est maximale aux concentrations moyennes, optimales pour la croissance. Pour toutes ces raisons nous avons été amené à analyser séparément les effets de la salinité sur les poids de matière fraîche et de matière sèche, ainsi que sur la quantité de carbone présente dans la plante.

Réponse aux faibles salinités.

Il ressort de la figure 3 qu'aux très faibles salinités ($0,05 \text{ g.l}^{-1}$) la croissance est nettement freinée, tout en étant encore relativement importante. Les plantes cultivées dans ces conditions sont toutefois très sensibles à des contraintes hydriques, même légères ; c'est ainsi qu'au cours d'une expérience antérieure un début de flétrissement avait été observé chez une espèce voisine (*S. emerici*) dans le cas des plantes cultivées à $0,05 \text{ g.l}^{-1}$, mais non chez les

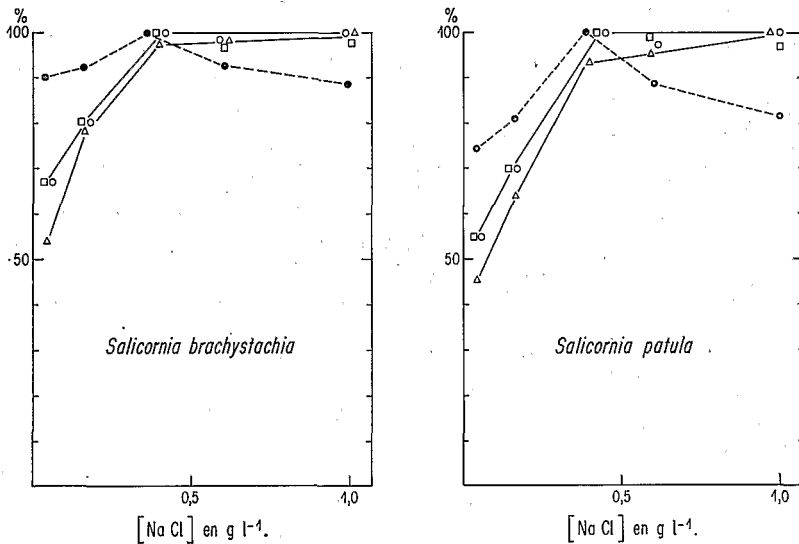


Fig. 3. — Influence des faibles salinités sur le poids de matière fraîche (triangle blanc), de matière sèche (cercle blanc), de carbone (carré blanc) présents dans les parties aériennes et de matière sèche des racines (cercle noir) ; valeurs relatives rapportées au maximum.

plantes cultivées dans des solutions plus concentrées (GROUZIS, 1972). Il est donc vraisemblable que, dans des conditions atmosphériques correspondant à une évaporation plus forte, une réduction plus importante de la croissance eut été observée. Les deux espèces sont donc bien des halophytes obligatoires ou plantes halophiles au sens de BINET (1970), dont l'activation du métabolisme sous l'action de fortes concentrations salines pourrait, selon BOUCAUD (1972), être liée à des particularités du métabolisme azoté, impliquant notamment des modifications importantes au niveau enzymatique.

Les effets d'un manque de sel se répercutent davantage sur les parties aériennes que sur les racines, et sur le poids de matière fraîche que sur le poids de matière sèche ou la quantité de carbone présente dans la plante, ce qui s'explique par une variation parallèle de la teneur en eau ; il n'y a par contre pas de différences significatives entre les deux derniers modes d'expression. Mais, quel que soit le mode d'expression, c'est *S. patula* qui apparaît comme étant la plus exigeante en sel et, par conséquent, la plus halophile des deux.

Une quantification plus précise des effets du manque de sel serait souhaitable, car la solution que nous avons retenue provisoirement, à savoir le rapport entre la valeur correspondant à la salinité la plus faible et le maximum observé, n'est pas très satisfaisante.

Réponse aux fortes salinités.

Aux fortes concentrations on observe une décroissance d'allure exponentielle, qui traduit la résistance au sel des deux espèces. Celle-ci est grande puisque, même à une concentration en NaCl voisine de celle de l'eau de mer (35 g.l^{-1}) on observe encore un développement normal de la plante, qui fleurit et produit des graines capables de germer normalement.

De nombreuses hypothèses, résumées notamment par HAYWARD (1956) et par GREENWAY (1962) ont été avancées en ce qui concerne les causes précises du ralentissement de la croissance en fonction de l'accroissement de la salinité. Certains auteurs (BAUMEISTER et SCHMIDT, 1962) pensent que les effets d'un excès de sel se manifesteraient davantage au niveau des synthèses protéiques qu'au niveau de la photosynthèse ; cette hypothèse est d'ailleurs corroborée par les expériences d'ECKARDT (1972) sur *Salicornia fruticosa*, qui montrent qu'une réduction de la photosynthèse n'intervient qu'à partir de salinités relativement élevées, de l'ordre de 30 g NaCl.l^{-1} .

La nature exponentielle de la courbe de réponse de la croissance aux fortes salinités permet de quantifier la résistance au sel d'une espèce sur des bases relativement rigoureuses. L'ajustement des données à la fonction :

$$Y = Y_0 e^{-kx}$$

dans laquelle Y_0 représente le maximum et Y la valeur correspondant à une concentration saline donnée x , permet en effet de calculer les valeurs du coefficient k pour les différents modes d'expression de la croissance (fig. 4).

On constate tout d'abord que les coefficients correspondant aux deux espèces ont des valeurs très proches, *S. patula* pouvant toutefois être considérée comme légèrement plus résistante au sel. La comparaison des différents modes d'expression montre qu'en ce qui concerne les parties aériennes l'excès de sel agit davantage sur le poids de matière fraîche que sur le poids de matière sèche, la quantité de carbone occupant une position intermédiaire. Dans le

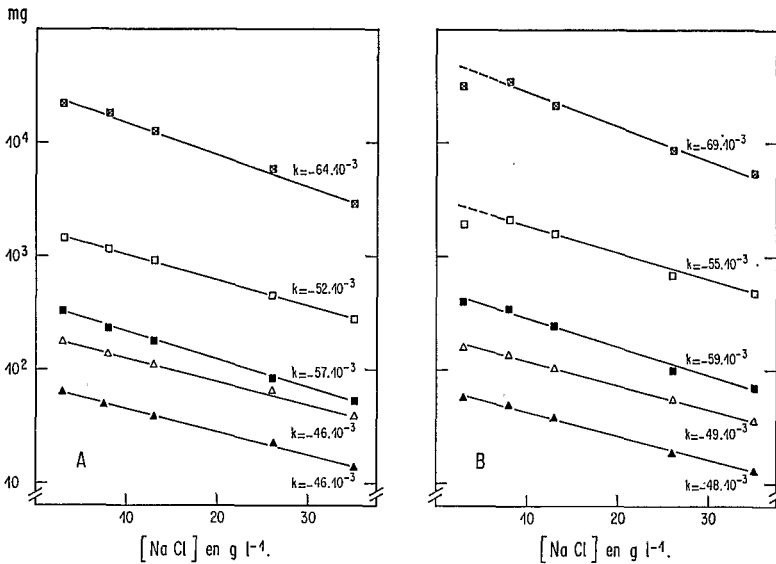


Fig. 4. — Influence des fortes salinités sur les poids de matière fraîche (carré et croix), de matière sèche (carré blanc) et de carbone (carré noir) des parties aériennes, ainsi que sur les poids de matière sèche (triangle blanc) et de carbone (triangle noir) des racines chez *Salicornia brachystachya* (A) et *S. patula* (B).

cas des racines il n'y a par contre aucune différence entre les effets sur le poids de matière sèche et les effets sur la quantité de carbone présente. On constate enfin que, comme c'était déjà le cas pour le manque de sel, les racines sont beaucoup moins sensibles que les parties aériennes à un excès de sel.

Négligeant les faibles différences entre les deux espèces on peut résumer la situation en disant que, lorsque la concentration en NaCl de la solution augmente de 1 g.l⁻¹:

- le poids de matière fraîche des parties aériennes diminue de 6,7%,
- le carbone présent dans les parties aériennes de 5,8%,
- le poids de matière sèche des parties aériennes de 5,2%,
- le poids de matière sèche, ainsi que le carbone présent dans les racines, de 4,7%.

Concentrations optimales pour la croissance.

Les concentrations optimales pour la croissance des deux espèces sont nettement plus faibles que les valeurs observées précédemment sur différentes espèces du genre *Salicornia*: 10-20 g.l⁻¹ (VAN EIJK, 1939; BINET, 1960; BAUMEISTER et SCHMIDT, 1962). D'autres facteurs, tels que le pH, l'éclaircissement ou l'humidité atmosphérique sont en effet susceptibles de modifier la réponse à la salinité. C'est ainsi que GALE *et al.* (1970) ont montré que chez *Atriplex halimus* la salinité optimale pour la croissance est décalée vers les salinités plus faibles en atmosphère humide; or nos expériences ont été réalisées en serre, dans des conditions d'humidité atmosphérique relativement élevée.

CONCLUSIONS

Quel que soit le critère (vitesse de croissance, poids de matière sèche observé à un instant donné, etc.), l'influence de la salinité sur la croissance des halophytes s.s. peut être caractérisée par trois paramètres : la concentration optimale, les effets d'un manque de sel qui reflètent l'halophilie et ceux d'un excès de sel qui reflètent la résistance au sel. Les deux premiers paramètres sont difficiles à quantifier avec précision, d'autant plus que de nombreux autres facteurs, tels que par exemple la balance ionique ou le déficit de saturation de l'air, sont susceptibles d'interférer avec les effets de la salinité. Il semble par contre que, compte tenu de l'allure exponentielle des courbes de réponse aux fortes salinités, les effets d'un excès de sel puissent être quantifiés sans difficultés majeures par un coefficient de décroissance en fonction de la salinité.

On remarquera que le fait de se baser sur le poids de matière sèche récolté à un instant donné de la vie de la plante pour exprimer la croissance présente un certain nombre d'inconvénients. Il ne permet pas, entre autres, de tenir compte des phénomènes d'adaptation à la salinité, qui jouent un rôle de premier plan dans la résistance au sel. Une série de récoltes échelonnées sur toute la durée de la vie de la plante n'aurait pas cet inconvénient, mais le procédé se heurte, en général, à des difficultés d'ordre pratique, liées à la quantité de matériel végétal nécessaire.

Il ressort enfin des résultats qui viennent d'être rapportés que les effets de la salinité se répercutent davantage sur la croissance des parties aériennes que sur celle des racines et qu'ils dépendent, en outre, du mode d'expression (matière fraîche, matière sèche, carbone) dans le cas des parties aériennes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADRIANI (M.J.), 1945. — Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau des halophytes de la région néerlandaise méridionale, ainsi que la Méditerranée française. *J.B. Wolters*, Groningen, 217 p.
- BAUMEISTER (W.) et SCHMIDT (L.), 1962. — Ueber die Rolle des Natriums im pflanzlichen Stoffwechsel. *Flora*, 132, 24-56.
- BINET (P.), 1960. — Cultures sans sol de plantes halophiles. Les enseignements de quelques essais préliminaires. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10^e série, 1, 28-39.
- BINET (P.), 1970. — Halophytes. In : *Encyclopaedia Universalis*. Laffont, Paris, 8, 224-225.
- BOUCAUD (J.), 1972. — Caractéristiques écophysiologiques et aspects particuliers du métabolisme azoté de deux écotypes de *Suaeda maritima* (L.) Dum. (*S. m. macrocarpa* Moq. et *S. m. flexilis* Focke) en relation avec leur halophilie. *Thèse de Doctorat d'État*, Université de Caen, 207 p.
- 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.
- GALE (J.), NAAMAN (R.) et 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.

- GROUZIS (M.), 1972. — Étude comparée de la germination et de la croissance de trois halophytes : *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris., *Salicornia fruticosa* L. et *Salicornia emericii* Duv.-Jouve. *D.E.A. d'Écologie*, U.S.T.L., Montpellier, 45 p.
- GROUZIS (M.), 1974. — Écophysiologie comparée de trois espèces annuelles du genre *Salicornia*. Croissance et accumulation des sels. *Thèse de spécialité*, U.S.T.L., Montpellier.
- HAYWARD (H.E.), 1956. — La croissance des plantes en milieu salin. In : UNESCO, *Arid Zone Research Utilisation of saline water*, 4, 39-75.
- VAN EIJK (M.), 1939. — Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster tripolium*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, 36, 559-657.

BULLETIN

DE LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE

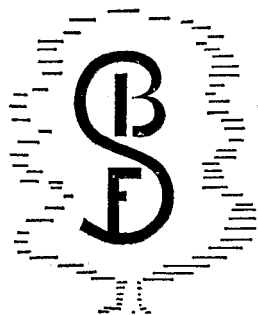
DE FRANCE

Tome 125

**ACTUALITÉS
BOTANIKQUES**

1978 - 3/4

**ASPECTS PHYSIOLOGIQUES
DE L'HALOPHILIE
ET DE
LA RÉSISTANCE AUX SELS**



EXTRAIT