

STRUCTURE, PRODUCTIVITE ET REGIME HYDRIQUE  
DE PHYTOCENOSSES HALOPHILES  
SOUS CLIMAT MEDITERRANNEEN

par A. BERGER \*, J.J. CORRE \*\* et G. HEIM \*

Localisée entre deux bras du Rhône, la Camargue se présente comme un ensemble complexe dans lequel deux unités peuvent être distinguées : la Camargue fluvio-lacustre, qui doit son existence aux divagations du Rhône au cours de l'histoire du delta et qui n'a subi que fort peu d'influences marines et la Camargue laguno-marine, naturellement ouverte sur la mer et dominée par le sel. La première est largement cultivée, tandis que trois grands types d'écosystèmes — marais, pelouses et écosystèmes forestiers — se partagent les zones non cultivées. La seconde, par contre, ne fait qu'une place très réduite aux cultures, les écosystèmes prépondérants étant les milieux lagunaires, les dunes et les sansouïres. Une description phyto-écologique détaillée de ces milieux littoraux salés a été publiée récemment par l'un d'entre nous (Corre, 1975).

On ne disposait jusqu'à présent que de fort peu d'observations écophysologiques sur le fonctionnement de ces écosystèmes, notamment en ce qui concerne leur productivité. L'importance quantitative de la biomasse végétale sur pied de certains faciès du *Salicornietum fruticosae* (Bigot, 1963), ainsi que la présence par endroits d'une épaisse couche de litière, pouvaient être considérés comme des indices d'une production primaire nette relativement élevée. Des mesures d'échanges de CO<sub>2</sub> avaient toutefois montré que la sécheresse estivale avait pour effet de freiner considérablement la fixation de CO<sub>2</sub> par la couverture végétale, malgré la présence d'une nappe phréatique à faible profondeur (Eckardt, 1972).

---

\* Département de Physiologie Ecologique du C.E.P.E. « Louis Emberger », C.N.R.S., BP 5051, 34033 Montpellier Cédex (France).

\* Laboratoire de systématique et géobotanique de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Institut de Botanique, 163, rue Auguste-Broussonnet, 34000 Montpellier (France).

Effectué dans le cadre plus général d'une étude des biocénoses halophiles, le présent travail se propose d'analyser le régime hydrique et la production primaire en relation avec une étude du milieu et de la structure de la végétation de la sansouire. Ce terme, d'origine provençale, est appliqué en Camargue à la formation de ligneux bas dont l'espèce dominante appartient au genre *Salicornia* (la plus importante étant *S. fruticosa*) ou une espèce appartenant à un genre voisin, *Arthrocnemum glaucum*. Ces communautés, périodiquement immergées, couvrent une surface de quelques 14 000 hectares. Leur originalité réside dans la présence à faible profondeur d'une nappe d'eau plus ou moins salée, la sécheresse estivale due à l'existence d'un climat de type méditerranéen entraînant par ailleurs un dessèchement de longue durée des couches superficielles du sol.

### MATERIEL ET METHODE

Les mesures ont été effectuées dans la Réserve naturelle de Camargue, à proximité du Phare de la Gacholle, le long d'une coupe de 200 m, perpendiculaire à une berge d'étang.

1. LA VÉGÉTATION. — Pour analyser la structure de la végétation, on a disposé une ligne balisée par des piquets le long desquels était tendu un ruban gradué. Les lectures de végétation ont été effectuées le long de segments contigus de 10 cm, à deux périodes de l'année : juin-juillet et septembre-octobre. En 1971, une lecture supplémentaire a été faite en avril. Dans le même temps était mesurée la hauteur moyenne de la végétation le long de segments de 50 cm. Des prélèvements de sol à la tarière décrite par Schuurman et Goedewaagen (1971) en quatre points du transect ont permis de préciser la répartition en profondeur des racines.

Les résultats obtenus ont permis de déterminer les limites des différentes unités de végétation en appliquant la méthode des limites optimales (Godron, 1972) d'apprécier et de déterminer les variations d'importance des différentes espèces en exprimant leur fréquence relative.

2. LE MILIEU. — Les conditions mésologiques prédominantes étant liées aux caractéristiques de la nappe phréatique, une série de 20 batteries de piézomètres a été implantée parallèlement à la ligne, chaque batterie étant composée de trois tubes enfoncés à des profondeurs croissant de 0,3 à 1,5 m, ce qui a permis de repérer les gradients de salinité et les variations de niveau du plan d'eau.

Le niveau du plan d'eau a été repéré par rapport au profil topographique de la coupe. Les mesures de salinité ont été faites

par conductivité électrique mesurée à 18°C et exprimées en mmhos cm<sup>-1</sup>. L'équivalent en sels totaux est donné par le tableau I.

TABLEAU I

*Equivalence entre la conductivité électrique à 18°C et la salinité exprimée en sels solubles totaux. La relation entre les deux grandeurs a été établie expérimentalement.*  
 $\log (\text{conductivité à } 18^{\circ}\text{C}) = 0,2752 + 0,8798 \log (\text{salinité en g l}^{-1})$ .

Conductivité à 18°C (mmhos cm <sup>-1</sup> )	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
Salinité (g l <sup>-1</sup> )	7	15	23	32	41	51	61	71	81	91

3. DÉTERMINATION DE LA BIOMASSE VÉGÉTALE. — La biomasse végétale a été déterminée en récoltant l'ensemble des parties aériennes sur des parcelles élémentaires de 0,25 m<sup>2</sup> ; étant donné la densité du couvert végétal et l'intrication des rameaux appartenant à différentes touffes, il a été nécessaire de délimiter avec précision la surface prélevée grâce à un système de grilles. Sauf indication contraire, le nombre de ces parcelles élémentaires a été de six. L'erreur sur la moyenne est de l'ordre de 5-10 % ; très acceptable en ce qui concerne les déterminations de biomasse proprement dites, elle devient assez gênante lorsqu'il s'agit de déterminer les variations de biomasse. Elle est essentiellement liée au petit nombre et aux faibles dimensions des parcelles récoltées, toutes deux imposées par la difficulté à trouver des surfaces homogènes d'une étendue suffisante et par la durée des opérations de tri. Ces récoltes de biomasse ont été complétées par des récoltes de la litière à la surface du sol.

Après avoir subi un tri par espèces et par organes, le matériel végétal a été fragmenté, puis pesé après séchage à poids constant à une température de 85°C.

4. VALEUR ÉNERGÉTIQUE ET COMPOSITION CHIMIQUE. — La valeur énergétique a été déterminée en mesurant la chaleur de combustion des différents tissus végétaux à l'aide d'un calorimètre IKA, la teneur globale en éléments minéraux (teneur en cendres) par calcination à 600°C. Les différents éléments ont été dosés par les techniques suivantes :

— Carbone : dosage par voie sèche à l'aide d'un Carmhograph Wösthoff,

— Azote : méthode de Kjeldahl,

— Chlore : dosage par potentiométrie avec l'électrode d'argent après extraction par  $\text{HNO}_3$  0,2 N.

5. POTENTIEL HYDRIQUE. — Le potentiel hydrique a été mesuré par la méthode de la chambre en pression (Scholander *et al.*, 1965). L'ascension de la sève dans le végétal développe des pressions négatives élevées sans qu'il se produise de rupture dans la colonne d'eau. La méthode proposée permet de mesurer ces tensions. Lorsque l'on coupe un rameau, la sève sous tension se trouve brusquement ramenée à la tension atmosphérique, ce qui provoque sa disparition à l'intérieur des vaisseaux. Le rameau est placé dans une chambre, l'extrémité sectionnée dépassant à l'extérieur, puis soumis à une surpression croissante. On mesure alors la pression pour laquelle la sève affleure à nouveau au niveau de la section. Cette pression (P) est égale à la tension  $-\psi$ .

L'expression suivante permet de relier la tension hydrostatique dans la vascularisation au potentiel hydrique du végétal

$$\psi = -P + \pi_x$$

expression dans laquelle  $\psi$  est le potentiel hydrique,  $-P$  le potentiel correspondant à la tension hydrostatique et  $\pi_x$  le potentiel osmotique de la sève brute. Ce dernier terme étant négligeable devant P, on assimile P à  $\psi$  :

$$\psi \approx P$$

6. TRANSPIRATION. — La transpiration a été mesurée par la méthode de pesée de rameaux coupés. Un rameau coupé est pesé puis placé à son emplacement initial. Au bout de deux minutes il est repesé. La différence de poids donne la perte d'eau pendant l'intervalle de temps. Une étude préalable a permis de vérifier par pesées successives, toutes les minutes, que la transpiration reste stable pendant 5 minutes après la section des rameaux. Les rameaux comportent des parties ligneuses non chlorophylliennes et des articles chlorophylliens. La transpiration est rapportée à l'unité de masse de matière chlorophyllienne exprimée en poids sec (transpiration en mg d'eau/gramme/minute).

7. EVAPORATION. — L'évaporation a été mesurée avec un évaporomètre de Piche placé à 10 cm au-dessus de la hauteur moyenne de la végétation.

## RESULTATS

### 1. LE MILIEU

Par ses conditions climatiques moyennes, la région peut être classée dans le sous-étage à hiver frais du climat méditerranéen subhumide (Emberger, 1955 et Sauvage, 1964). D'une année à l'autre ces conditions peuvent varier tout en restant de type méditerranéen. De la sorte elles oscillent entre l'étage semi-aride et l'étage humide (fig. 1).

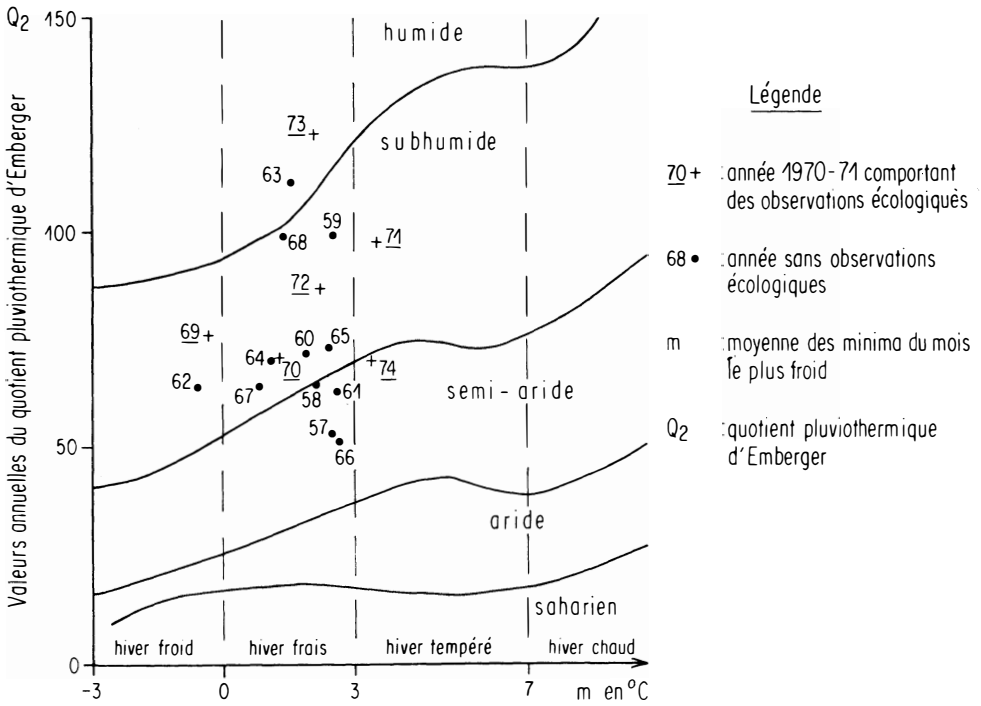
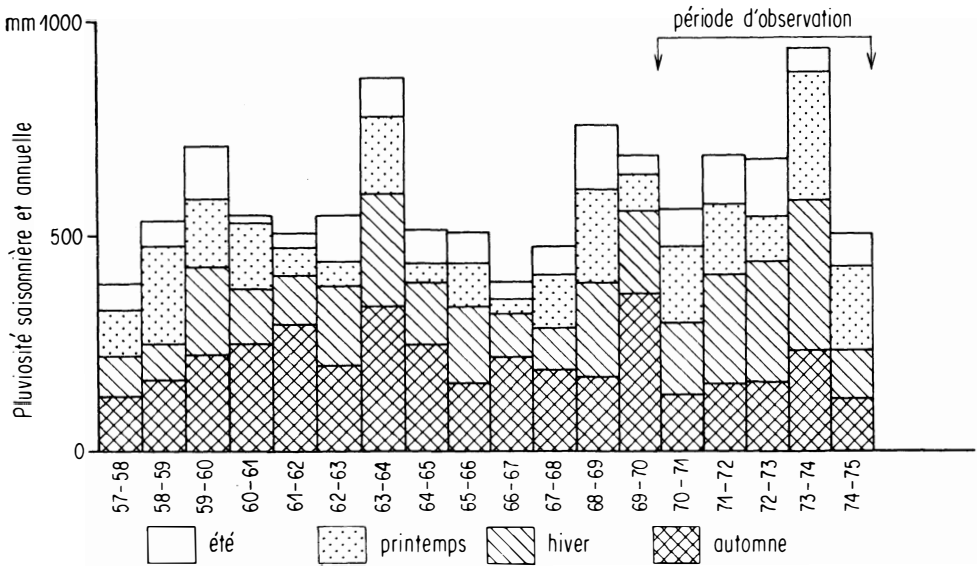


Figure 1. — Conditions climatiques durant la période 1957-1975. (La Tour du Valat).

Au sein du paysage des marécages saumâtres de la Basse-Camargue, la station correspond à une cuvette en bordure d'un étang permanent (fig. 2). Le contact avec l'étang se fait par une falaise surmontée d'un bourrelet constitué par des débris minéraux et organiques rejetés par les vagues.

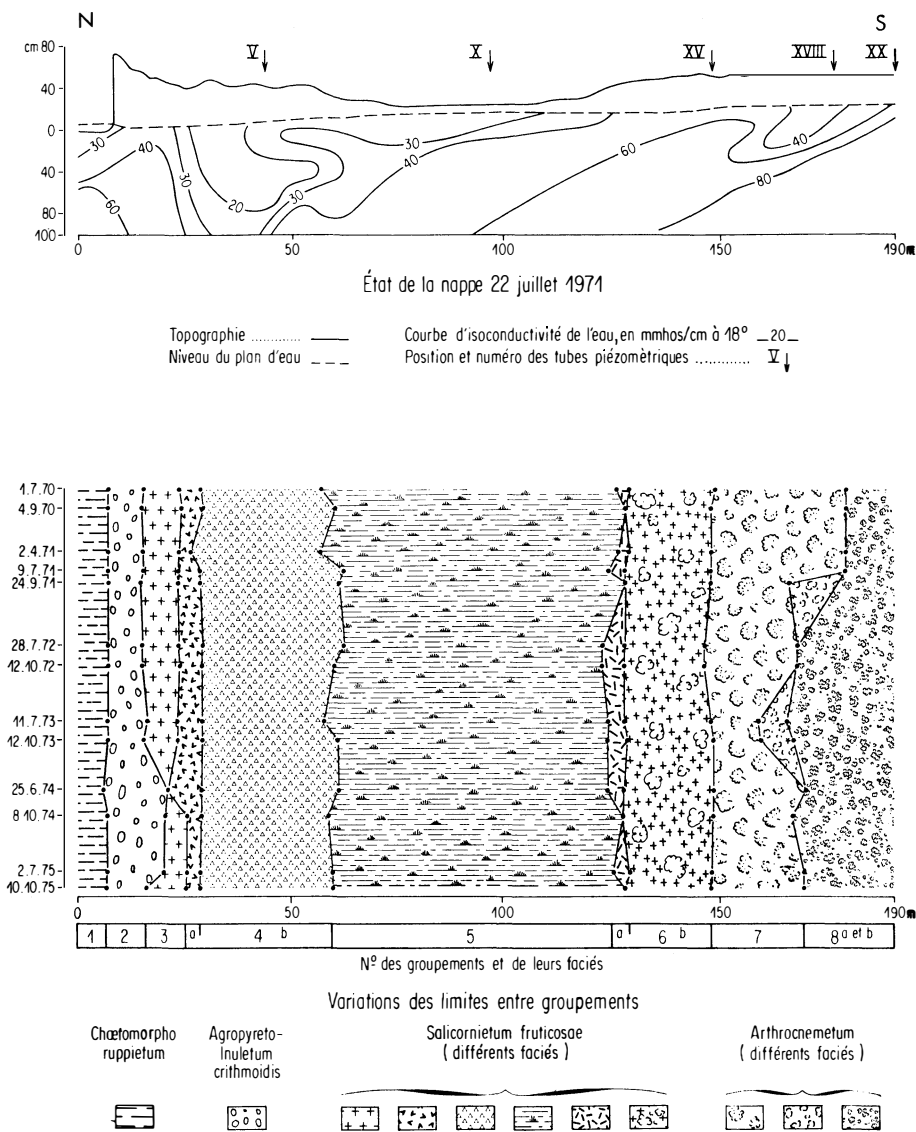


Figure 2. — Position des limites entre les faciés des groupements végétaux en relation avec la topographie et la salinité de la nappe.

Une nappe salée peu profonde (moins de 1 m) présente des oscillations saisonnières de niveau (fig. 3). La période des hautes eaux se situe pendant l'hiver, une partie du printemps et de l'automne. Elle se caractérise par des périodes de submersion de plus ou moins longue durée selon les conditions climatiques de l'année. La période des basses eaux correspond à l'été.

Dans la nappe phréatique, il s'établit un gradient de plus forte salinité du bord de l'étang vers l'intérieur des terres (fig. 4). Ce gradient n'est toutefois pas régulier ; les courbes d'isosalinité (isoconductivité électrique) indiquent en effet l'existence d'infiltrations d'eaux peu salées formant des lentilles superficielles.

## 2. LES BIOCÉNOSES VÉGÉTALES

La coupe (fig. 2) traverse huit zones correspondant à divers faciès de végétation qui peuvent être rattachés à quatre groupements végétaux, dont certains sont représentés par plusieurs faciès. C'est ainsi qu'elle traverse successivement un groupement rattaché au *Chaetomorpha-Ruppium*, localisé dans l'étang (faciès 1), l'*Agropyreto-Inuletum crithmoidis*, qui occupe le bourrelet formant la berge de l'étang (faciès 2), enfin divers faciès du *Salicornietum fruticosae* s. ass. *juncetosum subulati* (3, 4, 5 et 6) et de l'*Arthrocnemum* (7 et 8). Les diagnoses floristiques de ces différents faciès ont été résumées sur le tableau II.

2.1. *Description des biocénoses végétales.* — Sous une apparente homogénéité physiologique les deux derniers groupements présentent une grande diversité floristique. C'est ainsi que dans le *Salicornietum fruticosae* la présence localisée de *Juncus subulatus* et de *Juncus gerardi*, ainsi que les différences de fréquence d'*Obione portulacoïdes* et d'*Aeluropus litoralis* permettent de différencier les différents faciès. De la même manière l'*Arthrocnemum* peut être subdivisé en se basant sur des différences de fréquence des Cyanophycées, d'*Arthrocnemum glaucum* ou de *Salicornia patula*.

Les biomasses végétales aériennes observées en septembre, lorsqu'elles atteignent leur maximum saisonnier, ont été consignées sur le tableau III. Dans les différents faciès du *Salicornietum fruticosae* on observe des valeurs élevées (2,3-3,7 kg<sub>MS</sub>m<sup>-2</sup>) ; *Salicornia fruticosa* constitue 75 % environ de la biomasse dans le faciès 3, 95 % dans les faciès 4 et 6, 100 % dans le faciès 5. La biomasse végétale aérienne de l'*Arthrocnemum* est beaucoup plus faible : 0,4 kg<sub>MS</sub> m<sup>-2</sup> dans le faciès 8, où la végétation est relativement dense ; elle est constituée presque exclusivement par *Arthrocnemum glaucum* : 99 % et même 100 % les années où *Salicornia*

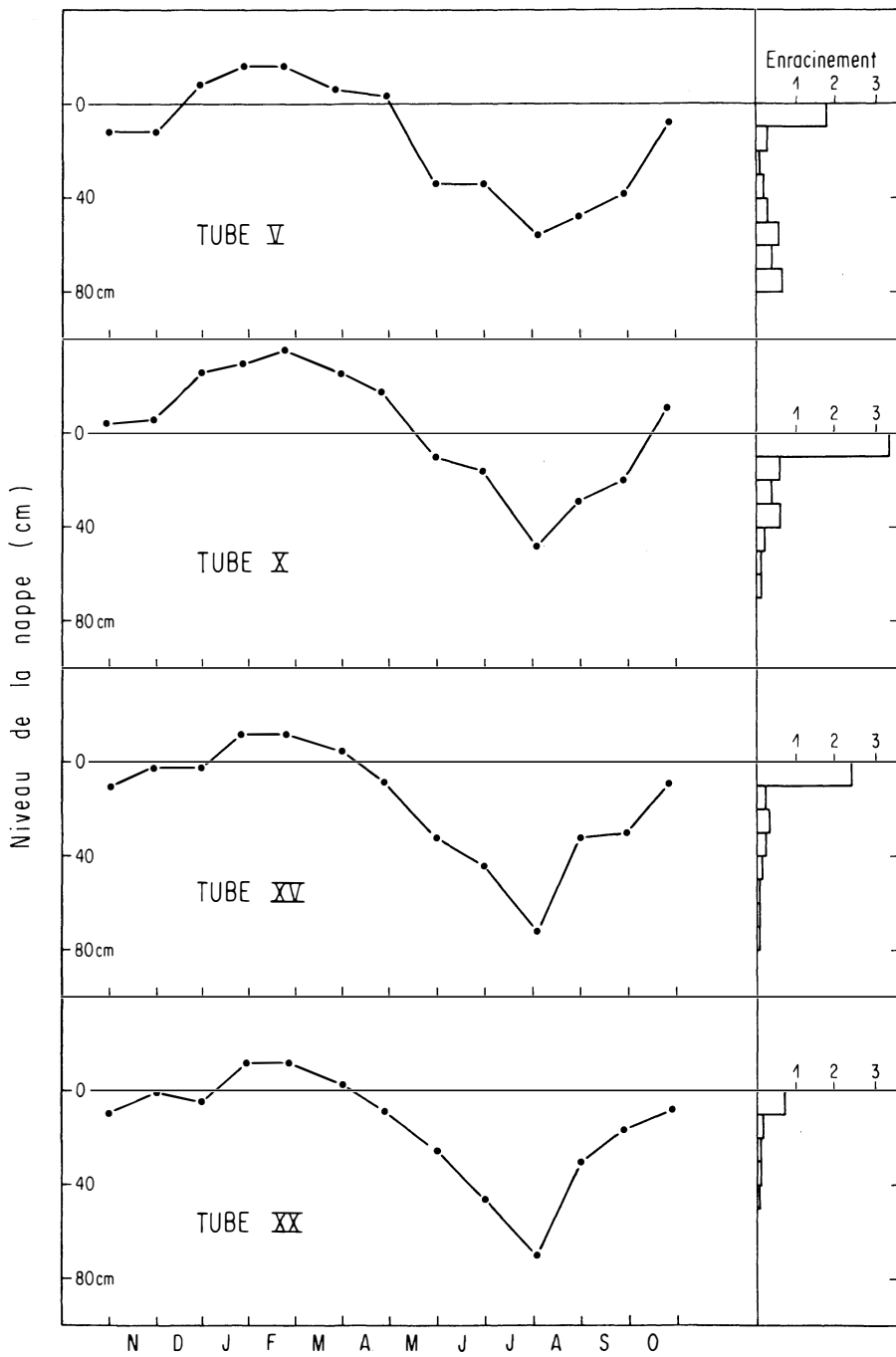


Figure 3. — Variation saisonnière du niveau de la nappe au cours de l'année 1972-1973 et répartition des racines entre 0 et 1 m de profondeur (grammes de matière sèche pour 100 cm<sup>3</sup> de terre).



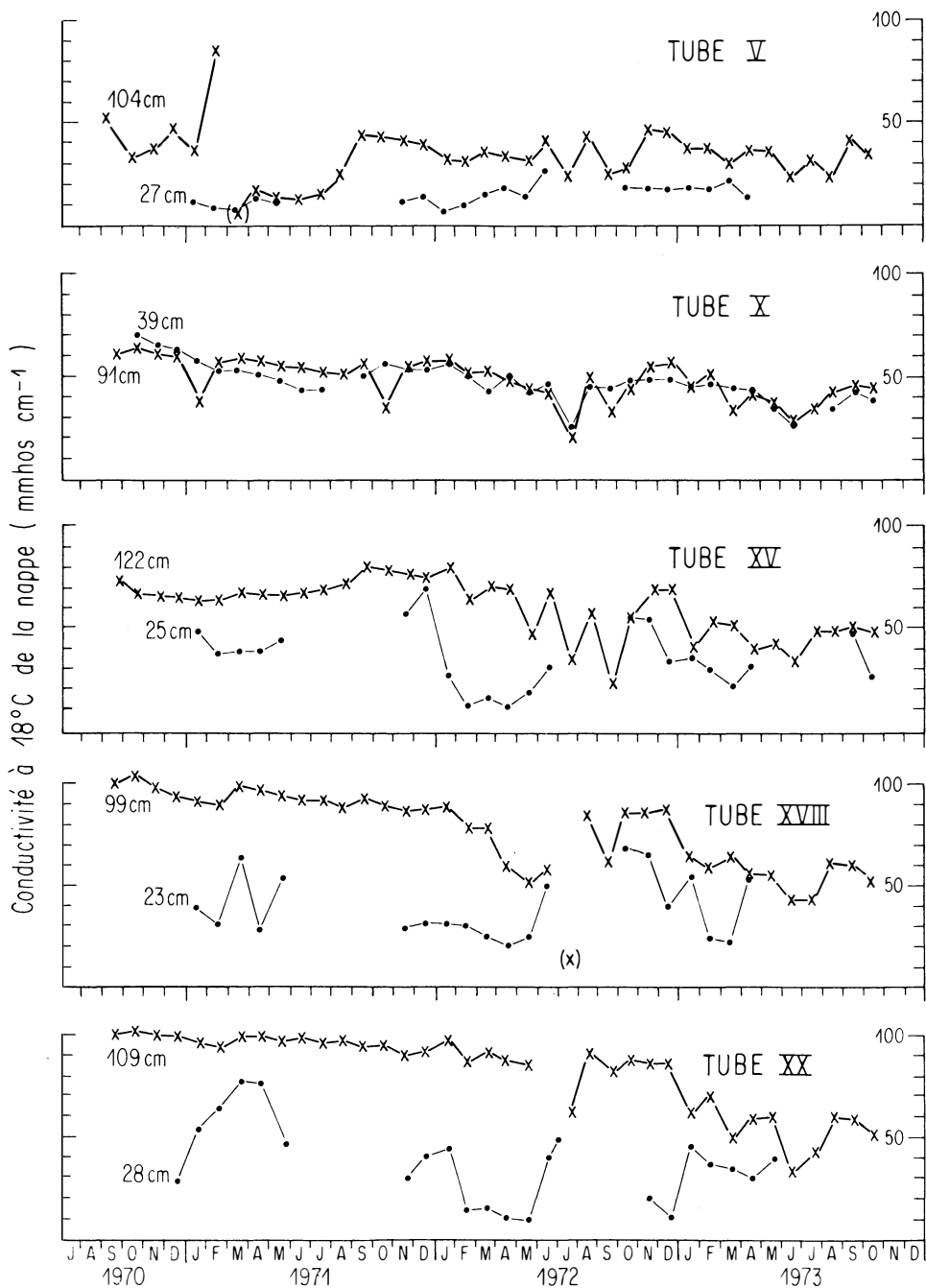


Figure 4. — Variation saisonnière de la salinité de la nappe phréatique.



TABLEAU III

*Biomasses végétales aériennes ( $kg_{MS} m^{-2}$ ) observées en septembre  
(maximum saisonnier) dans différents faciès  
du Salicornietum fruticosae (3, 4, 5 et 6) et dans l'Arthrocnemetum.*

Zone (voir fig.2)	3	4		5	6		8
Année	1970	1970	1974	1974	1970	1974	1974
Biomasse totale des parties aériennes	+ 3,23 - 0,324	+3,69 -0,164	3,62	2,34	2,35 ±0,171	2,38	0,40
Salicornia fruticosa rameaux chlorophylliens	+ 0,20 - 0,031	+0,32 -0,023	0,61	0,21	+ 0,31 - 0,034	0,33	0
Salicornia fruticosa parties aériennes lignifiées	+ 2,20 - 0,269	+3,14 -0,154	2,96	2,13	1,95 + 0,165	1,96	0
Salicornia fruticosa ensemble des parties aériennes	+ 2,40 - 0,358	+3,46 -0,200	3,57	2,34	+ 2,26 - 0,188	2,29	0
Arthrocnemum glaucum rameaux chlorophylliens	0	0	0	0	0	0	0,15
Arthrocnemum glaucum parties aériennes lignifiées	0	0	0	0	0	0	0,25
Arthrocnemum glaucum ensemble des parties aériennes	0	0	0	0	0	0	0,40
Obione portulacoides	+ 0,73 ± 0,087	+ 0,014 ± 0,006	0,020	0	+ 0,059 ± 0,017	0,065	0
Aeluropus litoralis	0,073 ± 0,025	0,22 ± 0,047	0,032	0	+ 0,021 - 0,008	0,025	0
Agropyrum acutum	+ 0,031 0,010	0	0	0	0	0	0
Glyceria convoluta	0	0	0	0	0,013 + 0,006	0	0
Salicornia patula	0	0	0	0	0	0	0,004

*patula* n'a pas germé. Parallèlement à ces variations on observe des différences dans la hauteur moyenne de la végétation (fig. 5).

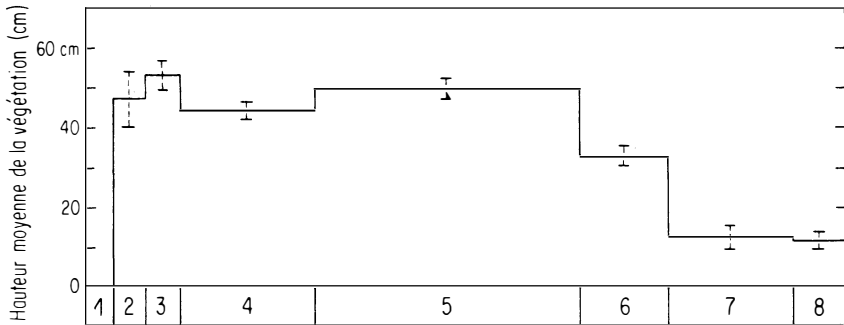


Figure 5. — Hauteurs moyennes de la végétation dans les différents faciès le long du transect. Les barres verticales correspondent à l'écart-type.

L'enracinement se localise généralement en surface, avec une diminution nette de la masse des racines au-delà des 50 premiers centimètres (fig. 3) ; dans certains cas (faciès 4) on note l'apparition d'une deuxième strate de racines au-delà de cette profondeur.

### 2.2. Relation entre les biocénoses végétales et le milieu. —

La partie la plus déprimée en arrière de la ligne d'étang (faciès 5) correspond à un faciès du *Salicornietum fruticosae* où, mis à part *Salico fruticosa*, on ne trouve que quelques tapis de Cyanophycées occupant les clairières ; la submersion persiste dans ce biotope de 4 à 8 mois par an.

La rive septentrionale de cette dépression est occupée par deux faciès (3 et 4) qui sont en relation avec la présence d'eaux plus ou moins chargées en sels solubles ; la submersion dure de 0 à 5 mois.

La rive méridionale est plus salée. Elle est occupée par des faciès du *Salicornietum fruticosae* (6) et de l'*Arthrocnemum* (7 et 8). Ces derniers correspondent à la partie la plus salée de la coupe ; à partir de 1971 l'apparition d'une veine d'eau de moindre salinité entraîne une modification des limites entre les faciès 7 et 8. La durée de submersion est légèrement inférieure à celle de la rive septentrionale.

2.3. Evolution des biocénoses végétales. — Il ressort du tableau III qu'entre 1971 et 1974 la biomasse végétale aérienne, exprimée en quantité de matière sèche, du *Salicornietum fruticosae* n'a pas varié significativement. Il s'agit donc vraisemblablement d'un écosystème proche de la maturité. Par ailleurs,

exception faite de l'*Arthrocnemetum*, les limites entre faciès varient peu (fig. 2), malgré un adoucissement des milieux en cours de la période d'observation. Il n'en demeure pas moins que les biocénoses végétales présentent une certaine dynamique. Certaines espèces ayant un rôle de premier plan ont leur fréquence qui varie. C'est le cas de l'*Agropyrum acutum* dans l'*Agropyreto-Inuletum crithmoidis* dont la fréquence diminue, passant de 66 à 28 %, bien que son aire de répartition ait tendance à s'élargir. C'est le cas également d'*Obione portulacoides* dans les faciès 3 et 4 qui a tendance à supplanter *Salicornia fruticosa*. Ces variations ont pour conséquence d'atténuer ou d'affirmer les limites entre faciès.

### 3. VARIATIONS DE BIOMASSE ET PRODUCTION PRIMAIRE.

Les variations saisonnières de la biomasse végétale aérienne du *Salicornietum fruticosae* ont été étudiées en 1973, en effectuant une série de récoltes dans deux zones (4 et 6) différant par la salinité de la nappe phréatique et par la biomasse végétale sur pied. Ces récoltes ont été réalisées à un rythme mensuel à partir du mois de mai grâce à des dispositifs en carré latin, à raison de 6 prélèvements de 0,25 m<sup>2</sup> chacun dans chaque cas. Il est à noter toutefois qu'en ce qui concerne la zone modérément salée, la dernière récolte n'a porté que sur les organes chlorophylliens de *Salicornia fruticosa*, en raison d'une submersion précoce du terrain consécutive à une forte pluie. Les variations observées ont permis d'estimer la production primaire nette.

3.1. *Variation saisonnière de la biomasse végétale.* — Les résultats (tabl. IV et V) montrent tout d'abord que l'évolution de la biomasse des parties aériennes de *Salicornia fruticosa* est très nette et se présente de la même manière dans les deux faciès, un plateau étant atteint dans le courant du mois de septembre. Cette évolution est beaucoup moins nette pour les autres espèces (*Obione portulacoides* et *Aeluropus litoralis*) en raison de la répartition spatiale de ces espèces. En ce qui concerne la quantité de litière, enfin, il y a surtout lieu de noter qu'elle demeure relativement constante, tout en étant beaucoup plus importante dans les zones à salinité modérée et à biomasse élevée.

La biomasse photosynthétisante de *Salicornia fruticosa* (rameaux chlorophylliens), pratiquement nulle dans le courant de l'hiver, atteint son maximum dans le courant du mois de juillet (fig. 6). La comparaison des deux faciès montre tout d'abord que la croissance s'est effectuée à un rythme sensiblement égal jusqu'en juin, mais qu'un freinage de la croissance est intervenu dans la zone fortement salée dès le mois de juillet, tandis qu'elle se poursuivait normalement dans la zone modérément salée. Il en résulte que le maximum observé dans la zone modérément salée

TABLEAU IV

*Variation saisonnière de la biomasse végétale aérienne  
du Salicornietum fruticosae dans la zone 4.*

*Moyennes de six parcelles de 0,25 m<sup>2</sup>, exprimées en g<sub>MS</sub> m<sup>-2</sup>  
et suivies de l'erreur sur la moyenne.*

	16.5.73	25.6.73	24.7.73	27.8.73	1.10.73
<u>Salicornia fruticosa</u>					
Tiges et rameaux lignifiés	2569 ± 129	2761 ± 301	2931 ± 320	3051 ± 349	
Rameaux chorophylliens végétatifs	150 ± 34,9	293 ± 49,1	509 ± 36,1	489 ± 75,9	310 ± 18,5
Rameaux chorophylliens reproducteurs	0	0	0	0	56 ± 11,3
Biomasse totale des parties aériennes	2719 ± 149	3054 ± 346	3440 ± 335	3540 ± 323	
<u>Obione portulacoides</u>	78 ± 30,0	67 ± 28,2	79 ± 35,1	87 ± 40,0	
dont pousses nouvelles	11	26	22	30	
<u>Aeluropus litoralis</u>	27 ± 9,3	55 ± 14,1	54 ± 18,2	64 ± 19,1	
dont pousses nouvelles	2	12	18	22	
Biomasse totale des parties aériennes	2824 ± 137	3176 ± 340	3573 ± 323	3691 ± 315	
Litière	702 ± 158	719 ± 125	741 ± 143	606 ± 107	

TABLEAU V

*Variation saisonnière de la biomasse végétale aérienne  
du Salicornietum fruticosae dans la zone 6.*

*Moyennes de six parcelles de 0,25 m<sup>2</sup>, exprimées en g<sub>MS</sub> m<sup>-2</sup> et suivies de l'erreur sur la moyenne.*

	16.5.73	25.6.73	24.7.73	27.8.73	1.10.73
<u>Salicornia fruticosa</u>					
Tiges et rameaux lignifiés	1551 ± 147	1666 ± 205	1966 ± 124	2105 ± 277	2240 ± 180
Rameaux chlorophylliens végétatifs	135 ± 10,7	354 ± 49,2	431 ± 27,0	370 ± 22,7	240 ± 8,9
Rameaux chlorophylliens reproducteurs	0	0	0	0	19 ± 6,9
Biomasse totale des parties aériennes	1686 ± 158	2020 ± 250	2398 ± 138	2475 ± 289	2498 ± 172
<u>Obione portulacoides</u>	107 ± 34,7	80 ± 27,2	54 ± 31,5	60 ± 24,1	135 ± 22,5
dont pousses nouvelles	16	34	21	32	40
<u>Aeluropus litoralis</u>	32 ± 6,4	38 ± 10,5	42 ± 7,0	39 ± 15,1	75 ± 11,3
dont pousses nouvelles					
Biomasse totale des parties aériennes	1825 ± 142	2138 ± 235	2494 ± 132	2574 ± 289	2708 ± 143
Litière	414 ± 37,3	379 ± 40,3	367 ± 54,4	380 ± 66,8	375 ± 50,2

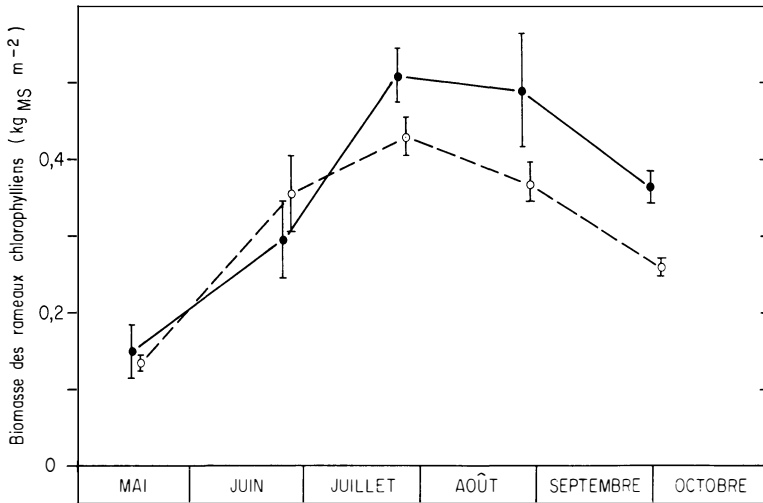


Figure 6. — Variation saisonnière de la biomasse photosynthétisante (rameaux chlorophylliens) de *Salicornia fruticosa* dans une zone modérément salée (●) et dans une zone fortement salée (○) Moyennes de 6 parcelles de 0,25 m<sup>2</sup> chacune. Les barres verticales représentent l'erreur sur la moyenne.

dépasse de 15 % environ la valeur observée dans la zone fortement salée. Par ailleurs, la diminution qui succède au maximum est beaucoup plus rapide dans la zone fortement salée de sorte qu'en octobre les valeurs observées dans la zone modérément salée sont supérieures d'environ 40 %.

3.2. *Composition chimique et valeur énergétique de la biomasse végétale.* — L'étude des valeurs énergétiques et de la composition chimique des tissus végétaux fait ressortir des différences importantes, notamment chez *Salicornia fruticosa* (tabl. VI). C'est ainsi que la valeur énergétique, qui est de 19,1 kJ g<sub>MS</sub><sup>-1</sup> en moyenne pour les parties aériennes lignifiées, n'est que de 12,3 kJ g<sup>-1</sup> pour les rameaux chlorophylliens végétatifs. Il en est de même en ce qui concerne la teneur en carbone, qui est de 465 mg g<sub>MS</sub><sup>-1</sup> en moyenne pour les parties aériennes lignifiées et de 299 mg g<sup>-1</sup> pour les rameaux chlorophylliens végétatifs.

Les rameaux chlorophylliens ont des teneurs particulièrement élevées en Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>, dont la variation saisonnière a été représentée sur la figure 7. Ces teneurs augmentent dans le courant du printemps pour atteindre un palier, voire diminuer légèrement dans le courant de l'été. La comparaison des résultats correspondant aux deux zones, modérément (4) et fortement (6) salées, montre par ailleurs qu'au début du printemps il existe une différence — assez faible, mais statistiquement significative —



TABLEAU VI

Valeur énergétique ( $\text{kJ g}^{-1}_{\text{MS}}$ ) et teneur en éléments chimiques ( $\text{mg g}^{-1}_{\text{MS}}$ ) de *Salicornia fruticosa*. Moyennes suivies de l'écart-type de mesures effectuées sur des échantillons récoltés en septembre 1971 sur six parcelles implantées le long du gradient de salinité.

	Rameaux chlorophylliens végétatifs	Epis	Parties aériennes lignifiées
Nombre de mesures	24	6	24
Valeur énergétique	$12,3 \pm 0,725$	$14,5 \pm 0,498$	$19,1 \pm 0,402$
Carbone	$299 \pm 14,6$	$356 \pm 12,1$	$465 \pm 10,6$
Azote	$11,6 \pm 0,752$	$18,1 \pm 2,02$	$9,72 \pm 1,49$
Sodium	$107 \pm 7,14$	$93,3 \pm 14,4$	$20,3 \pm 5,00$

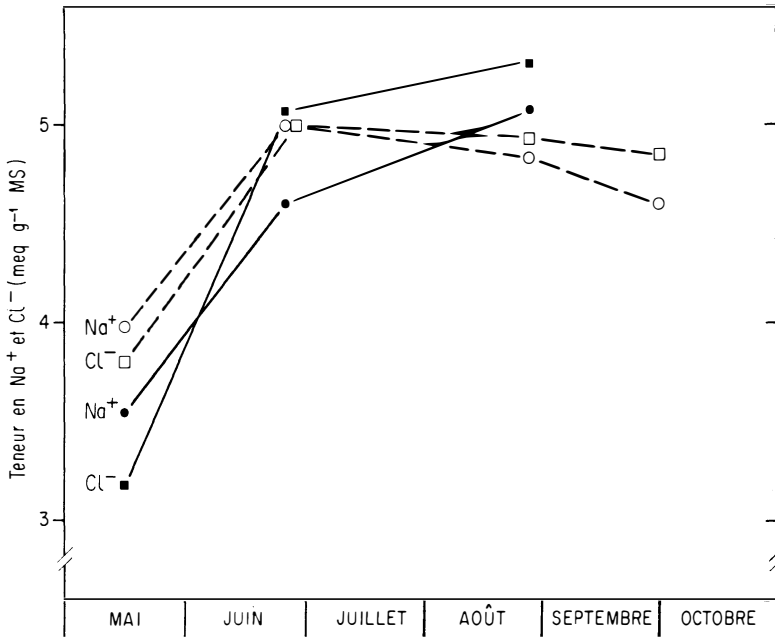


Figure 7. — Variation saisonnière des teneurs en  $\text{Na}^+$  et en  $\text{Cl}^-$  des organes chlorophylliens de *Salicornia fruticosa*. Résultats de mesures effectuées sur des échantillons récoltés en 1973 dans la zone 4 (modérément salée : ○, □) et dans la zone 6 (fortement salée : ●, ■).

les teneurs en  $\text{Na}^+$  et en  $\text{Cl}^-$  étant plus élevées dans la zone fortement salée. Dans le courant de l'été, par contre, ce rapport a tendance à s'inverser, ce qui peut être mis en relation avec l'observation que la lignification des rameaux intervient plus tôt et se fait plus rapidement dans la zone fortement salée.

Les relations entre les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont complexes, car si au printemps on observe un excédent de  $\text{Na}^+$ , c'est un excédent de  $\text{Cl}^-$  qui se manifeste en automne.

3.3. *Production primaire nette.* — La production primaire nette a été calculée en considérant séparément *Salicornia fruticosa*, qui constitue 95 % de la biomasse végétale aérienne, et les espèces secondaires (*Obione portulacoides* et *Aeluropus litoralis*).

L'estimation de la production de *Salicornia fruticosa* a été basée sur la détermination de l'accroissement de la biomasse entre le printemps et l'automne. Il ressort des tableaux VII et VIII que la quantité de matière sèche produite par *Salicornia fruticosa* est relativement élevée et du même ordre de grandeur dans les deux zones :  $950-1\ 000\ \text{g}_{\text{MS}}\ \text{m}^{-2}$  (parties aériennes seules). Toutefois, cette production inclut une fraction minérale importante :  $200-260\ \text{g}\ \text{m}^{-2}$ , soit environ 25 % de la quantité de matière sèche produite. Ceci rend difficile les comparaisons avec d'autres écosystèmes, dans lesquels la fraction minérale n'est en général que de quelques pour cents. On retiendra donc plutôt pour ces comparaisons la quantité de carbone fixée ( $380\ \text{g}\ \text{m}^{-2}$ ) ou l'équivalent énergétique de la production nette ( $15,5\ \text{MJ}\ \text{m}^{-2}$ ).

Pour ce qui concerne *Obione portulacoides* et *Aeluropus litoralis* la grande variabilité des résultats, liée au mode de répartition spatiale de ces espèces, n'a pas permis d'appliquer la même méthode. L'estimation de la production de ces deux espèces a donc été basée sur la valeur maximale des pousses de l'année (tabl. IX).

Les données concernant la production nette totale du *Salicornietum fruticosae* (parties souterraines non comprises) ont été récapitulées sur le tableau X. Négligeant les différences — très faibles — entre les deux zones on peut résumer la situation en indiquant qu'en 1973 la production nette du *Salicornietum fruticosae* a été de  $1\ \text{kg}_{\text{MS}}\ \text{m}^{-2}$ , correspondant à une fixation de carbone de  $400\ \text{g}\ \text{m}^{-2}$  et à un équivalent énergétique de la production nette de  $16\ \text{MJ}\ \text{m}^{-2}$ .

A propos de ces résultats, deux remarques doivent être faites. La première concerne l'erreur qui, quoique difficile à chiffrer avec précision, est certainement très élevée ; en raison notamment des erreurs sur les estimations de la biomasse végétale (de l'ordre de 10 %) et de l'absence de données concernant les chutes de litière. Il s'est en effet avéré pratiquement impossible de mesu-

TABLEAU VII

*Variation de biomasse et production nette de Salicornia fruticosa  
dans la zone 4 du Salicornietum fruticosae.*

	Teneur en cendres (g g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Teneur en carbone (g g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Valeur énergétique (kj g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Matière sèche (g m <sup>-2</sup> )	Fraction minérale (g m <sup>-2</sup> )	Carbone (g m <sup>-2</sup> )	Equivalent énergétique (MJ m <sup>-2</sup> )
1) Rameaux chlorophylliens présents au printemps	0,270	0,376	15,1	150	40	56	2,3
2) Rameaux lignifiés présents au printemps	0,057	0,477	19,7	2569	146	1225	50,6
3) Biomasse en présence au printemps (1+2)	(0,068)	(0,471)	(19,4)	2719	186	1281	52,9
4) Rameaux chlorophylliens présents en automne	0,365	0,336	13,3	366	134	123	4,9
5) Rameaux lignifiés présents en automne	0,086	0,463	19,1	3200	275	1482	61,1
6) Biomasse en présence en automne (4+5)	(0,115)	(0,450)	(18,5)	3566	409	1605	66,0
7) Variation de biomasse (6-3)				847	223	342	13,1
8) Production nette (7+1)				997	263	390	15,4

TABLEAU VIII

*Variation de biomasse et production nette de Salicornia fruticosa  
dans la zone 6 du Salicornietum fruticosae.*

	Teneur en cendres (g g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Teneur en carbone (g g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Valeur énergétique (kJ g <sup>-1</sup> <sub>MS</sub> )	Matière sèche (g m <sup>-2</sup> )	Fraction minérale (g m <sup>-2</sup> )	Carbone (g m <sup>-2</sup> )	Equivalent énergétique (MJ m <sup>-2</sup> )
1) Rameaux chlorophylliens présents au printemps	0,296	0,364	14,7	135	40	49	2,0
2) Rameaux lignifiés présents au printemps	0,053	0,479	19,8	1551	82	743	30,7
3) Biomasse en présence au printemps (1+2)	(0,072)	(0,470)	(19,4)	1686	122	792	32,7
4) Rameaux chlorophylliens en présence en automne	0,355	0,336	13,3	259	92	87	3,4
5) Rameaux lignifiés présents en automne	0,086	0,463	19,1	2240	193	1037	42,8
6) Biomasse en présence en automne (4+5)	(0,114)	(0,450)	(18,5)	2499	285	1124	46,2
7) Variation de biomasse (6-3)				813	163	332	13,5
8) Production nette (7+1)				948	203	381	15,5

TABLEAU IX

*Production nette des espèces secondaires du Salicornietum fruticosae, Aeluropus litoralis (1) et Obione portulacoides (2), estimée à partir du maximum de biomasse des rameaux de l'année.*

	Zone 4			Zone 6		
	1	2	1+2	1	2	1+2
Matière sèche (g m <sup>-2</sup> )	22	30	52	12	40	52
Fraction minérale (g m <sup>-2</sup> )	7,5	2,1	9,6	4,1	2,8	6,9
Carbone (g m <sup>-2</sup> )	7,6	14,1	21,7	4,2	18,8	23,0
Equivalent énergétique (MJ m <sup>-2</sup> )	0,31	0,57	0,88	0,17	0,76	0,93

TABLEAU X

*Production nette totale (parties souterraines non comprises) du Salicornietum fruticosae. La production des espèces autres que Salicornia fruticosa (Aeluropus litoralis et Obione portulacoides) ne représente que 5 % de la production nette totale.*

	Zone 4	Zone 6
Matière sèche (g m <sup>-2</sup> )	1049	1000
Fraction minérale (g m <sup>-2</sup> )	275 (26 % de la MS)	210 (21 % de la MS)
Carbone (g m <sup>-2</sup> )	402	404
Equivalent énergétique (MJ m <sup>-2</sup> )	16,3	16,4

rer ces dernières au sein d'un couvert végétal aussi dense que le *Salicornietum fruticosae* sans le perturber ; les observations concernant la variation saisonnière des quantités de litière et de « bois mort sur pied » donnent toutefois à penser que les chutes de litières sont relativement négligeables entre le printemps et l'automne et se produisent pour l'essentiel dans le courant de l'hiver.

L'autre remarque a trait à la variabilité de la production annuelle en fonction des conditions climatiques de l'année et, par conséquent, à la représentativité des résultats obtenus en 1973. Considérée sur le plan des précipitations l'année a été caractérisée par des précipitations estivales relativement importantes (134 mm alors que la moyenne 1957-73 n'est que de 81 mm) dont le rôle est mis en évidence sur le tableau XI. C'est ainsi que l'absence de précipitations estivales importantes freine considérablement la croissance des épis reproducteurs, et par conséquent la production de graines. Le phénomène est très net dans la zone 4, où le poids des épis a varié entre 10  $g_{MS} m^{-2}$  en 1970, où l'été fut particulièrement sec, et 56  $g_{MS} m^{-2}$  en 1973, où l'été fut relativement humide. Il l'est beaucoup moins dans la zone 6.

**TABLEAU XI**  
*Quantité d'épis produits ( $g_{MS} m^{-2}$ ) en fonction des précipitations estivales.*

Précipitations estivales (mm)	44 (1970)	60 (1974)	91 (1971)	114 (1972)	134 (1973)
Zone 4	10	25	35	47	56
Zone 6	2	10	21	30	19
Zone 6/Zone 4	0,20	0,40	0,60	0,64	0,34

On peut en conclure que la valeur de 1  $kg_{MS} m^{-2} an^{-1}$  représente sans doute une estimation « haute » de la production primaire nette du *Salicornietum fruticosae*, et que, compte-tenu de l'incertitude sur les estimations de biomasse, la moyenne se situe vraisemblablement entre 0,5 et 1  $kg_{MS} m^{-2} an^{-1}$ . Il en résulte que l'équivalent énergétique de la production primaire nette du *Salicornietum fruticosae* est de l'ordre de 8-16  $MJ m^{-2}$ . Sans atteindre des valeurs caractéristiques d'une culture telle que la culture de tournesols étudiée par Eckardt et al. (1971) : 18  $MJ m^{-2}$ , il est du même ordre de grandeur que celui de la forêt de *Quercus ilex* (ECKARDT et al., 1975) : 13  $MJ m^{-2}$  et dépasse nettement celui des peuplements de Salicornes annuelles étudiées par GROUZIS (1974) qui n'était que de 4-7  $MJ m^{-2}$ . Le rayonnement global incident étant de l'ordre de 6 000  $MJ m^{-2} an^{-1}$ , le rendement énergétique de la production nette (parties souterraines non comprises) est

donc en moyenne de l'ordre de 0,2 % du rayonnement global incident.

#### 4. RÉGIME HYDRIQUE

Le *Salicornietum fruticosae* se caractérise du point de vue hydrique par le fait que le sol est le plus souvent humide et présente donc des tensions de succion capillaires faibles. La nappe ne descend en effet jamais très loin de la surface du sol et l'ascension capillaire assure une alimentation en eau normale des couches superficielles. Dans les zones basses, les longues périodes de submersion semblent préjudiciables à *Salicornia fruticosa* (zone 5 du transect par exemple). Ceci est confirmé par certaines observations concernant la contrainte hydrique élevée présentée par cette espèce en mai 1973, période de grande humidité du sol suivant immédiatement une période de submersion. Cette contrainte pourrait intervenir par l'intermédiaire de l'asphyxie des racines.

Du point de vue salin ce groupement est associé à des nappes relativement salées (de 10 à 45 g/l de sels totaux), ce qui confronte le végétal à des pressions osmotiques de l'ordre de 7 à 35 bars.

D'un autre côté, dans cette station où la nappe a un niveau horizontal, l'abaissement estival crée suivant le relief des conditions hydriques et surtout salines, très différentes d'un point à un autre du peuplement, ce que l'on peut confirmer en comparant la contrainte hydrique dans la plante et la contrainte osmotique édaphique correspondante.

4.1. *Caractérisation du régime hydrique.* — Deux paramètres de base seront utilisés ici pour caractériser l'état hydrique du végétal : le potentiel hydrique et la transpiration. La connaissance du régime hydrique découlera de l'étude de leurs variations journalières et saisonnières.

Le *potentiel hydrique*, exprimé en bars, représente l'énergie de liaison de l'eau dans le végétal. Un végétal bien alimenté en eau a un potentiel voisin du zéro ; ce potentiel s'abaisse et devient donc négatif lorsque le végétal se dessèche (Slatyer, 1967).

La *transpiration* du végétal est exprimée en grammes d'eau perdus par minute et par gramme de matière chlorophyllienne.

4.2. *Transpiration.* — La figure 8 présente l'évolution journalière de la transpiration à deux périodes (23.05.73 et 28.08.73), contrastées au point de vue hydrique et pour deux zones du transect (zone 4 et 6). En mai les courbes de transpiration dans les deux zones sont assez voisines, avec toutefois une légère régulation de la transpiration au milieu de la journée et l'après-midi. En août les niveaux de transpiration sont très sensiblement

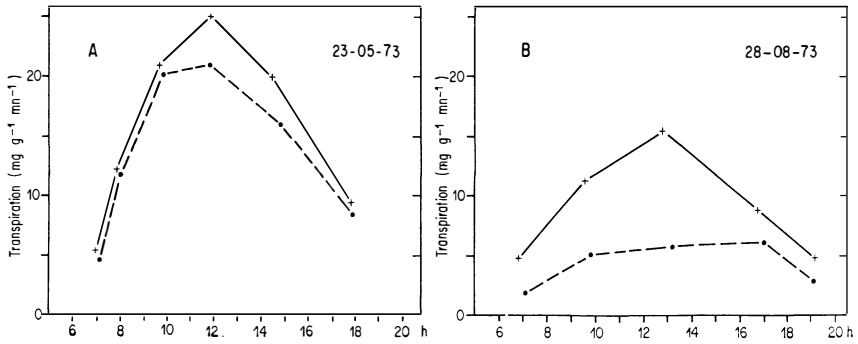


Figure 8. — Evolution journalière de la transpiration de *Salicornia fruticosa* (en g d'eau par g de matière chlorophyllienne sèche et par minute) dans la zone 4 (+ ——— +) et dans la zone 6 (· ——— ·) du *Salicornietum fruticosae*.

réduits, surtout dans la zone 6, et des signes manifestes de régulation stomatique se présentent. Il est toutefois difficile de poursuivre l'analyse sur la base des seuls résultats de transpiration. La comparaison entre les deux périodes n'est notamment pas possible, s'il n'est pas tenu compte des différences d'évaporation. Pour remédier à ceci il faut étudier la transpiration relative (transpiration-évaporation) ou, ce qui est préférable, la relation graphique entre transpiration et évaporation à différentes heures de la journée (fig. 9).

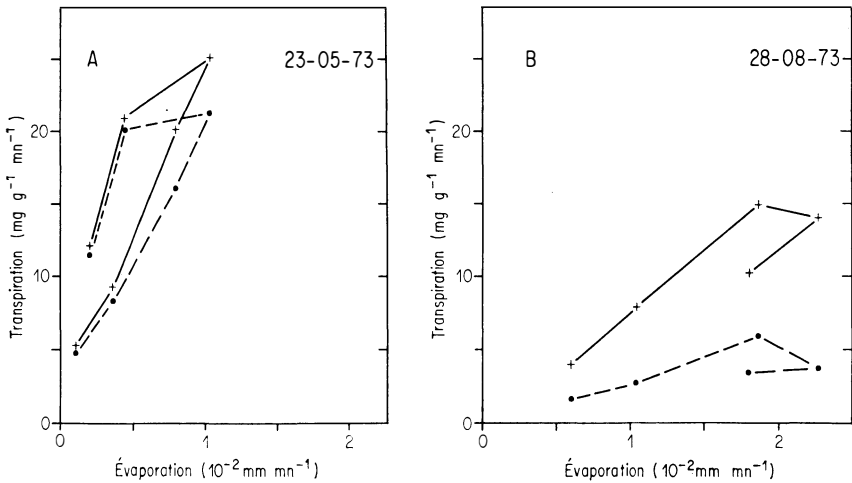


Figure 9. — Relation transpiration-évaporation dans la zone 4 (+ ——— +) et dans la zone 6 (· ——— ·) du *Salicornietum fruticosae*.



Cette figure montre, pour les mêmes journées que précédemment, l'influence de la régulation stomatique sur la transpiration au cours de la journée et au cours de la saison. La pente de la relation  $T = f(E)$  est proportionnelle à la conductance épidermique pour la vapeur d'eau et donc à l'ouverture stomatique. Le sens des flèches sur les courbes indique l'évolution du phénomène au cours de la journée.

En mai la relation est, le matin, semblable dans les deux zones. Au cours de la journée les deux relations se séparent, indiquant par là une légère régulation stomatique. En août, les relations sont très différentes pour les deux zones. Dans la zone 4 la régulation est sensible par rapport au mois de mai, dans la zone 6 elle est très importante.

Les résultats présentés à la figure 10 synthétisent toutes les données concernant l'évolution saisonnière de la transpiration et de l'évaporation, paramètre physique auquel elle est directement liée. Les paramètres représentés ici sont les valeurs maximales journalières. La figure 10 A indique bien cette réduction de la transpiration au cours de la saison ; elle montre également la grande différence de comportement entre ces deux zones. La transpiration est ici rapportée au gramme de matière chlorophyllienne sèche. L'intensité de la régulation est cependant plus

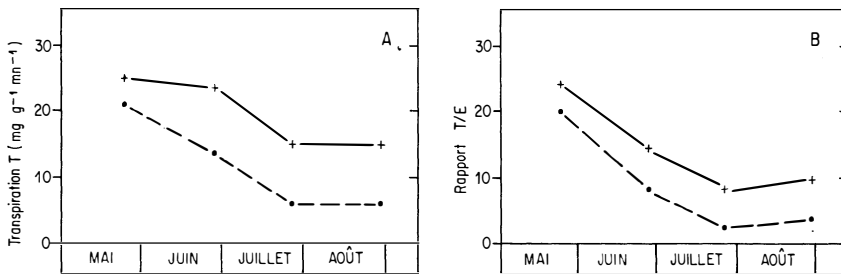


Figure 10. — Evolution saisonnière de la transpiration journalière maximale.

A — Transpiration par g de matière chlorophyllienne sèche et par minute.

B — Evolution saisonnière du rapport T/E.

intense encore qu'il n'y paraît, car durant la même période l'évaporation double et toute l'importance de la régulation n'est réellement mise en évidence que par le rapport T/E (fig. 10 B). Cette régulation stomatique est un critère écophysiological très important pour la compréhension des réactions de la plante aux contraintes du milieu.

Si l'on calcule à partir des données de biomasse chlorophyllienne (voir chapitre 3), la transpiration par m<sup>2</sup> de végétation,

son évolution saisonnière change d'aspect ; et les deux zones 4 et 6 apparaissent alors comme très contrastées au point de vue consommation d'eau (fig. 11).

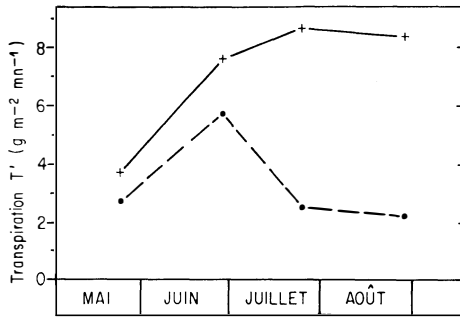


Figure 11. — Evolution saisonnière de la transpiration journalière maximale par m<sup>2</sup> de sol.

4.3. *Le potentiel hydrique.* — La contrainte hydrique que subit le végétal, caractérisée ici par le potentiel hydrique, évolue au cours de la journée en fonction du débit d'eau qui transite dans celui-ci et de la résistance qu'oppose le complexe sol-plante au transfert de l'eau dans le sol et l'atmosphère. Ceci peut être résumé par la relation suivante (Berger, 1975)

$$\psi_p = \psi_s - RD \quad (1)$$

relation dans laquelle  $\psi_s$  représente le potentiel moyen dans la zone du sol exploitée par les racines,  $\psi_p$  le potentiel dans la plante, R la résistance à la circulation de l'eau dans le système sol-plante et D le débit à travers la plante entre le sol et l'atmosphère.

Lorsque le débit devient nul  $\psi_p$  doit tendre vers  $\psi_s$ , valeur qui intègre le potentiel des différentes strates de sol exploitées par les racines, la quantité de racines par strates et leur activité. Tous ces paramètres sont actuellement difficilement accessibles et mesurables, et il nous semble préférable d'utiliser  $\psi_p$  lorsque D est nul pour valeur de  $\psi_s$  moyen.

Expérimentalement nous avons étudié l'évolution de  $\psi_p$  lorsque la transpiration est brutalement réduite à 0. Dans ce but le potentiel  $\psi_p$  est mesuré sur une plante qui transpire abondamment (en fin de matinée par exemple). Une chambre opaque et tapissée de tissu éponge humide est ensuite placée sur la plante (ici un pied d'*Arthrocnemum* dans un peuplement clairsemé où les pieds sont facilement distinguables les uns des autres). Périodiquement, un rameau est prélevé pour suivre le potentiel. La

figure 12 présente cette évolution. Au bout de deux heures environ le potentiel se stabilise autour d'une valeur qui représente l'équilibre entre  $\psi_p$  et  $\psi_s$ .

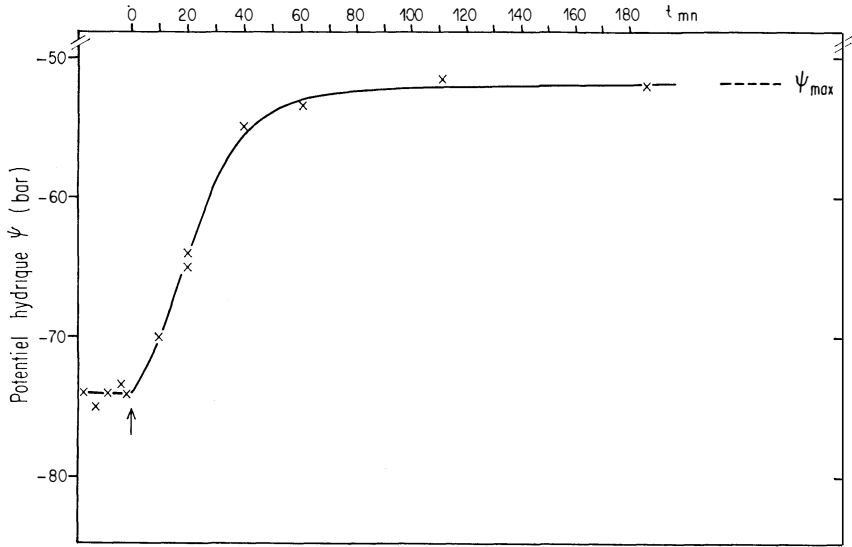


Figure 12. — Cinétique de récupération de potentiel hydrique permettant de rechercher la valeur d'équilibre entre le potentiel du sol et celui de la plante ( $\psi_{max}$ ).

Si, sur le même pied, on mesure le potentiel de la plante laissée à l'air libre, on observe avant le lever du soleil une valeur de potentiel maximum ( $\psi_{max}$ ) voisine de ce potentiel d'équilibre (Benamara, 1976). Sur la base de cette observation, le potentiel avant le lever du soleil ( $\psi_{max}$ ) a été pris comme caractérisant le potentiel moyen dans la rhizosphère du végétal.

La figure 13 présente l'évolution journalière du potentiel dans les deux zones du *Salicornietum fruticosae* et dans l'*Arthrocnemum* limitant la zone 6.

De la valeur  $\psi_{max}$  observée avant le lever du soleil, le potentiel baisse rapidement en trois ou quatre heures et se stabilise au milieu de la journée pour atteindre la valeur la plus négative  $\psi_{min}$ . La récupération de potentiel en fin de journée et en début de nuit est beaucoup plus lente que la chute de potentiel observée le matin. Le potentiel  $\psi_{min}$ , d'après la relation (1) intègre le potentiel moyen dans le sol  $\psi_{max}$  et la transpiration, qui à ce moment atteint ses valeurs les plus élevées.

La figure 13 correspond à une journée de juin 1973 durant laquelle deux zones du groupement à *Salicornia fruticosa* sont

soumises à des contraintes hydriques très différentes,  $\psi_{\max}$  — 24 dans la zone 4 et — 35 bars dans la zone 6,  $\psi_{\min}$  — 46 dans la zone 4 et — 54 dans la zone 6.

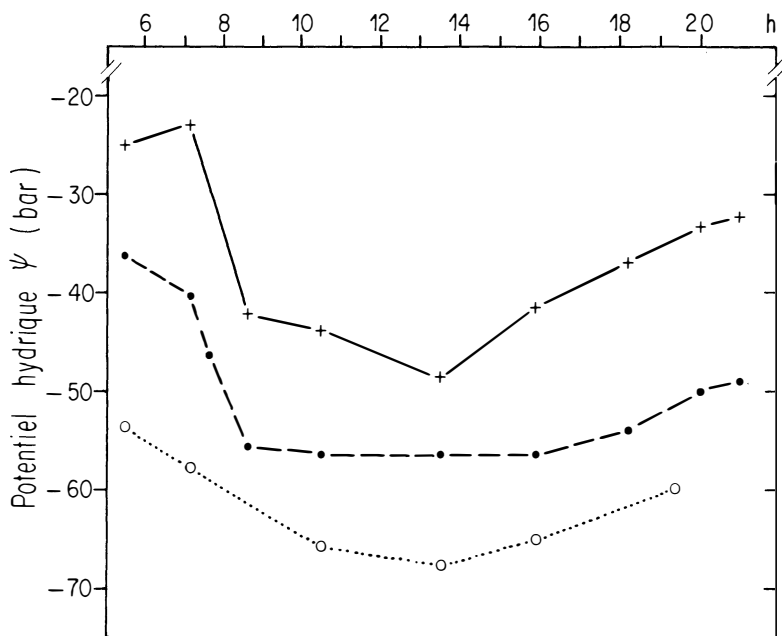


Figure 13. — Evolution journalière du potentiel hydrique ( $\psi$ ) sur *Salicornia fruticosa* (zone 4 + ——— +) et zone 6 (..... o) et sur *Arthrocnemum glaucum* (o ..... o). Mesures effectuées le 27 juin 1973.

Dans le but d'étudier l'évolution saisonnière à partir d'un nombre de paramètres restreint et dont la signification soit précise, nous avons retenu les deux potentiels définis plus haut. La figure 14 présente l'évolution saisonnière de ces deux paramètres dans les zones 4 et 6 et dans le groupement à *Arthrocnemum glaucum*.

Le potentiel  $\psi_{\max}$  (fig. 14 A) qui, comme nous l'avons vu, permet de caractériser la contrainte hydrique édaphique varie énormément dans la zone 6 puisqu'il passe de — 21,5 en fin mai à — 60 bars en juillet et août. La variation correspondante dans la zone 4 n'est que de 20 bars pour un point de départ sensiblement identique en mai (— 18 bars).

Comme l'indique nettement la figure, la contrainte hydrique de *Salicornia fruticosa* dans la zone 6 est en début de saison sensiblement égale à celle observée dans la zone 4. Progressivement

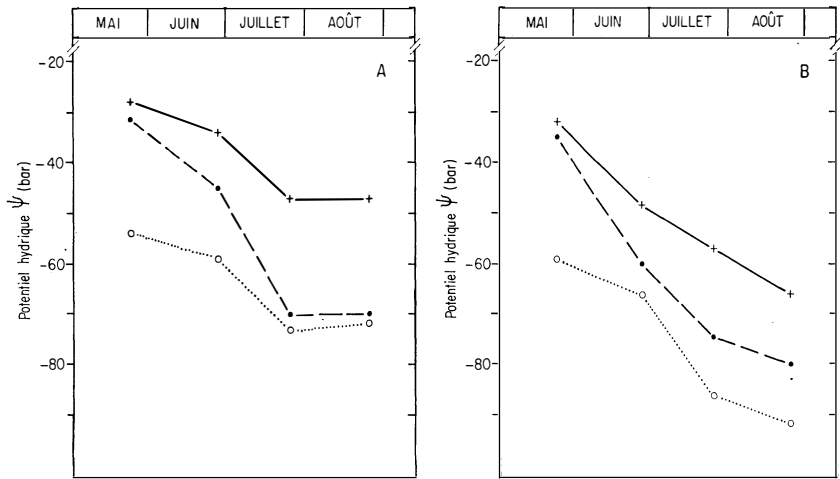


Figure 14. — Evolution saisonnière du potentiel maximum (A) et du potentiel minimum (B) chez *Salicornia fruticosa* (zone 4 + ——— +) (zone 6 .-.-.-.) et chez *Arthrocnemum glaucum* (o ..... o).

cette contrainte évolue différemment et aboutit à des niveaux voisins de ceux observés sur *Arthrocnemum glaucum* qui limite au Sud le *Salicornietum fruticosae*.

## DISCUSSION

Lorsque la nappe phréatique est proche de la surface, par exemple fin mai, alors qu'elle n'est encore qu'à 20-30 cm de profondeur, le comportement de *Salicornia fruticosa* est très semblable dans les deux zones, notamment en ce qui concerne le potentiel hydrique et la croissance des rameaux chlorophylliens. Les effets directs du gradient de salinité (30 mmhos dans la zone 4, 50 mmhos dans les zones 6, 7 et 8) sur le comportement de la végétation sont, par conséquent, relativement peu importants.

L'abaissement estival de la nappe phréatique jusqu'à 60-70 cm de profondeur se traduit chez *Salicornia fruticosa* par une diminution du potentiel hydrique dans la vascularisation et par un ralentissement très net de la croissance. Bien que cet abaissement de la nappe se déroule à peu près à la même vitesse dans les deux zones, on aboutit dans la zone 6 à une diminution du potentiel hydrique et à un ralentissement de la croissance beaucoup plus importants. Cette différence de comportement est à mettre en relation avec le mode d'enracinement, superficiel dans la zone 6 et plus diffus dans la zone 4, et avec les conséquences que cela entraîne au niveau de l'alimentation en eau.

En effet, l'expression  $\psi_p = \psi_s - RD$  nous indique qu'il doit exister une relation entre le potentiel de la plante ( $\psi_p$ ) et celui du substrat ( $\psi_s$ ) dans lequel celle-ci s'alimente en eau. Suivant la profondeur de la nappe, l'alimentation du végétal se fait soit directement dans celle-ci, soit dans des zones de sol elles-mêmes alimentées par la nappe.

$\psi_p$  doit tendre vers  $\psi_s$  lorsque la transpiration tend vers 0, phénomène que l'on pourrait éventuellement observer en fin de nuit lorsque la transpiration est faible. Si l'on compare le potentiel  $\psi_{max}$  de la plante et celui de la nappe (calculé à partir de la salinité moyenne dans le premier mètre), on observe une différence ( $\Delta$ ) allant de quelques bars à plusieurs dizaines de bars suivant la période de l'année et la zone du transect (tableau XII).

TABLEAU XII

*Evolution saisonnière de la profondeur de la nappe (z) et de la différence de potentiel hydrique entre la nappe et la plante ( $\Delta$ ).*

		Mai	Juin	Juillet	Août
Zone 4	z cm	14	17	32	25,5
	$\Delta$ bars	8,85	13,5	22,4	19,2
Zone 6	z cm	17	22	37	22
	$\Delta$ bars	0	21,3	38	36,5

Tout se passe comme s'il existait entre la nappe et la plante une forte chute de potentiel hydrique. Il est possible d'avancer l'hypothèse selon laquelle cette chute de potentiel est liée à la profondeur de la nappe (z). Dans la zone 4 la relation semble très bonne et pourrait éventuellement confirmer l'hypothèse. Dans la zone 6 par contre la relation est moins évidente et un autre phénomène doit intervenir qui accentue la chute de potentiel alors que la distance à la nappe varie peu. Il faudrait signaler, à ce propos, l'effet de distillation dû à l'absorption de l'eau par les racines. Celles-ci absorbent, en effet, une solution peu salée et provoquent par conséquent une salinisation de la zone qu'elles exploitent. Le phénomène est bien visible sur les touffes isolées d'une espèce voisine *Arthrocnemum glaucum* (fig. 15). Le potentiel hydrique de la solution qui entoure les racines est ainsi abaissé (Gardner, 1967 ; Bresler, 1973).

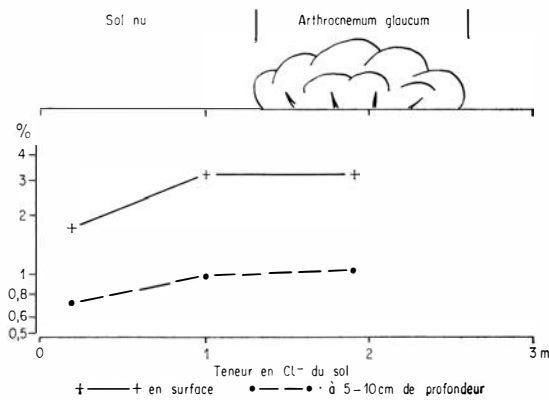
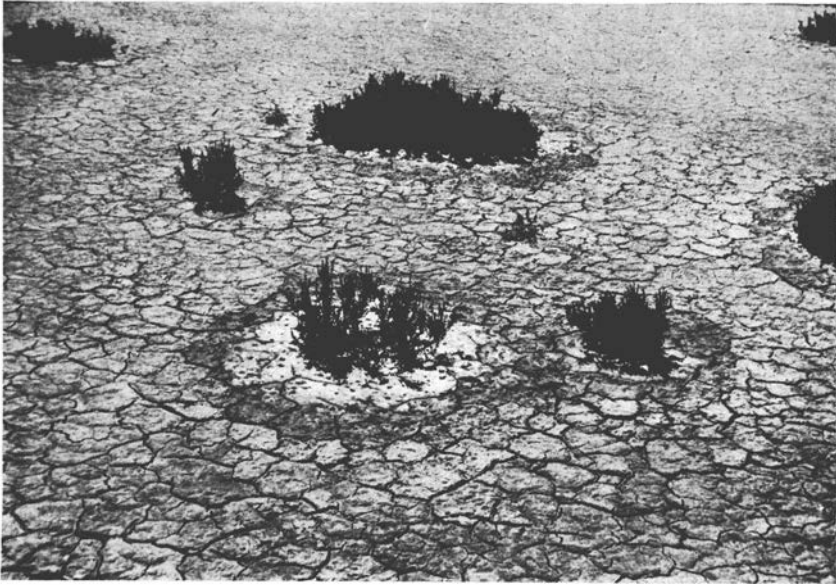


Figure 15. — Variations de la teneur en Cl<sup>-</sup> près d'une touffe d'*Arthrocnemum glaucum*. Remarquer sur la photo la présence d'auroles salines concentriques à la touffe.

La chute de potentiel alors observée ( $\Delta$ ) ne correspond plus uniquement au transfert d'eau de la nappe vers la plante, mais également à une salinisation de la rhizosphère. Ceci pourrait être le cas dans la zone 6 où l'enracinement est très concentré en surface et extrêmement faible en profondeur. Par contre, dans la zone 4, l'enracinement de surface est doublé d'un enracinement important compris entre 40 et 80 cm de profondeur ; le phéno-

mène de salinisation est d'une part plus diffus dans l'ensemble du profil, et d'autre part on peut envisager un transit vers la surface des solutions concentrées par les racines (Massoumy, 1968 ; Monem Balba et Soliman, 1969). Une étude plus détaillée des composantes capillaires et osmotiques du profil devrait apporter des précisions et permettre de vérifier ces hypothèses.

Lorsque la transpiration s'élève  $\Delta$  augmente considérablement et sa valeur est un indice de l'énergie nécessaire pour faire circuler l'eau dans le système sol-plante. Cette valeur dépend notamment de la résistance totale du système à la circulation de l'eau. Pour comparer les deux zones (4 et 6) sur cette base, il nous faut donc définir un critère qui caractérise l'énergie nécessaire pour faire circuler l'unité de masse d'eau, dans l'unité de surface de sol et pendant l'unité de temps. Ce paramètre, que nous appellerons R, correspond au rapport  $\Delta'/T'$  dans lequel  $T'$  est la transpiration maximale observée au cours de la journée et  $\Delta'$  la différence de potentiel entre la plante et la nappe au même moment (R : bar  $g^{-1} m^{-2} mn^{-1}$ ) (fig. 16). Ce rapport reste relativement constant au

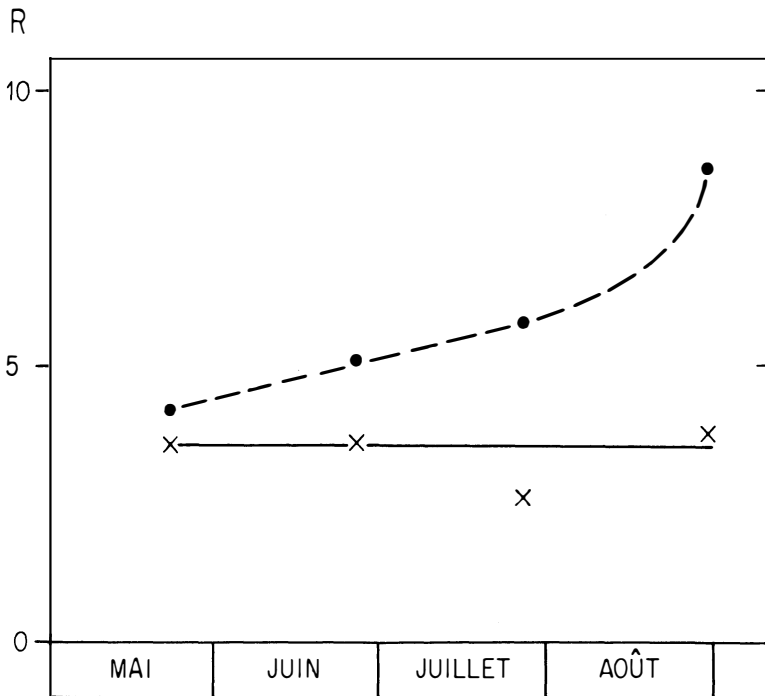


Figure 16. — Evolution saisonnière du rapport  $R = \Delta'/T'$ .  $\Delta'$  étant la différence de potentiel la plus forte, observée au cours de la journée entre la nappe et la plante et  $T'$  la transpiration correspondante.



cours de la saison dans la zone 4 alors qu'il augmente progressivement dans la zone 6. Cette observation semble confirmer le rôle important de la répartition des racines dans une zone superficielle du profil (zone 6) ou dans les parties plus profondes (zone 4).

L'absence de différences significatives entre les productions nettes annuelles des deux zones peut sembler paradoxale, compte tenu de ce qui précède. Elle peut s'expliquer par l'importance relative des parties lignifiées, consommatrices d'énergie, par rapport à la biomasse photosynthétisante. Le rôle de ce rapport a été mis en évidence par Eckardt (1972) qui a effectué *in situ* des mesures d'échanges gazeux sur deux touffes de *Salicornia fruticosa* dont l'une avait un rapport organes lignifiés / organes chlorophylliens qui n'était que de 3 alors qu'il était de 7 dans la seconde. Il a ainsi pu montrer que, dans les conditions de sécheresse extrême de l'été 1970, le bilan net de CO<sub>2</sub> était positif dans la première alors qu'il était négatif dans la seconde. On devrait donc s'attendre à ce que dans des conditions de salinité et de sécheresse comparables, la production de la zone 6, où la biomasse lignifiée consommatrice d'énergie est relativement faible, dépasse celle de la zone 4 où cette biomasse est beaucoup plus importante. C'est en fait ce qu'on constate en mai/juin, où la croissance des organes chlorophylliens est plus rapide dans la zone 6 (fig. 6).

Par la suite les effets de la descente de la nappe se font sentir davantage dans la zone 6 et il en résulte que la croissance dans la zone 4 rattrape, puis dépasse celle de la zone 6. C'est ainsi que la quantité de rameaux reproducteurs (épis), dont la croissance s'effectue à la fin de l'été et en automne, est trois fois plus élevée dans la zone 4 (tabl. III et IV).

Des mesures d'échanges gazeux par la méthode des enceintes climatisées, effectuées sur le *Salicornietum fruticosae* dans le courant de l'été 1970 (Eckardt, 1972), ont fait ressortir pour l'écosystème en tant que totalité, c'est-à-dire racines et microorganismes du sol compris) un bilan net de CO<sub>2</sub> négatif, même dans la journée où le bilan net de CO<sub>2</sub> est de  $-0,2 \text{ mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ . Cette situation assez paradoxale est due au fait que la quantité de CO<sub>2</sub> dégagée par le sol ( $0,6 \text{ mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ) est supérieure à la quantité de CO<sub>2</sub> absorbée par la couverture végétale ( $0,4 \text{ mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ). Compte tenu du fait que la nuit le bilan net de CO<sub>2</sub> est de l'ordre de  $-0,5 \text{ mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$  on peut évaluer la quantité nette de CO<sub>2</sub> dégagé par l'écosystème dans cette période de l'année à environ  $30 \text{ g j}^{-1} \text{ m}^{-2}$ , alors que la fixation de CO<sub>2</sub> correspondant à la production nette annuelle est de l'ordre de  $1,5 \text{ kg m}^{-2}$ . On peut en conclure que les décomposeurs jouent un rôle essentiel dans l'utilisation de la production nette du *Salicornietum fruticosae*, et que cette utilisation se fait, pour l'essentiel, à la fin du printemps et au début de l'été.

## CONCLUSION

Sous une apparente homogénéité physionomique, due à la dominance d'un petit nombre d'espèces, les groupements végétaux constituant les enganes de Basse-Camargue présentent une grande diversité qui se manifeste dans la composition floristique et dans la biomasse végétale.

Parmi ces groupements végétaux, le *Salicornietum fruticosae* se distingue par une biomasse végétale aérienne relativement élevée (de l'ordre de  $3 \text{ kg}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ ) et par une production primaire nette de l'ordre de  $0,5-1 \text{ kg}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ , qui est du même ordre de grandeur que celle de *Quercus ilex* en peuplement forestier.

L'abaissement estival de la nappe phréatique se manifeste par une régulation stomatique entraînant une réduction de la transpiration et par une chute de potentiel hydrique. Parallèlement, on observe un ralentissement très net de la croissance ; il en résulte que la production primaire est réalisée, pour l'essentiel en trois mois (mai à juillet).

Le milieu édaphique entraîne une certaine diversification en agissant sur le comportement écophysiological des plantes. La salinité de la nappe et celle du sol, les variations de profondeur du plan d'eau et les caractères physiques du sol sont des facteurs essentiels dans le déterminisme de ce comportement.

Une des actions de la salinité sur le comportement écophysiological des végétaux passe par l'alimentation hydrique de ceux-ci, soit directement par la modification du potentiel hydrique du substrat dans lequel les racines absorbent l'eau, soit par une modification de leur perméabilité pour l'eau (O'Leary, 1969). Les perturbations de l'alimentation en eau se traduisent ensuite par une réduction de la photosynthèse nette et de la croissance. Le processus et l'ensemble de ces effets se retrouvent globalement lorsque l'on étudie la variation saisonnière de la salinité et de la profondeur de la nappe, du régime hydrique interne du végétal et de la biomasse végétale.

La comparaison de deux zones du *Salicornietum fruticosae* se distinguant par la salinité de la nappe phréatique et le mode d'enracinement montre qu'au printemps les deux zones présentent des conditions hydriques voisines, pour lesquelles la réponse du végétal est identique. Progressivement, cependant, les conditions changent et les réponses de la végétation divergent. En outre, l'analyse parallèle de l'évolution de la salinité de la nappe et de la contrainte hydrique correspondante dans le végétal montrent que cette contrainte est plus élevée que l'accroissement de la salinité de la nappe ne le laisse prévoir. Cette discordance peut être attribuée à deux phénomènes :

— salinisation de la rhizosphère à la suite de l'absorption de l'eau par la plante,

— existence d'une résistance à la circulation de l'eau entre la nappe et la rhizosphère, résistance qui s'accroît lorsque le niveau de la nappe descend.

Ces deux hypothèses ne s'excluent d'ailleurs pas mutuellement ; seule une étude détaillée des transferts d'eau et de sels entre la nappe et la rhizosphère permettra de conclure quant à leur importance relative.

La répartition des racines en plusieurs strates joue un rôle important dans le maintien du potentiel hydrique de la plante. La présence d'une strate profonde lui permet, en été, de s'affranchir des horizons superficiels, où viennent s'accumuler les sels, et de garder le contact avec la frange capillaire. La présence d'une strate superficielle lui permet, au début de son cycle végétatif, d'éviter l'asphyxie lorsque la nappe est encore proche de la surface.

## RESUME

Des recherches sur le régime hydrique de la couverture végétale (potentiel hydrique et transpiration), les variations de la biomasse végétale (matière sèche, composition chimique et valeur énergétique) et la production primaire ont été effectuées parallèlement à une étude de la composition floristique, de la salinité et de la profondeur de la nappe phréatique le long d'un transect implanté dans une végétation halophile dominée par *Salicornia fruticosa* et *Arthrocnemum glaucum*.

Les biomasses végétales se sont avérées relativement élevées dans le *Salicornietum fruticosae* : de l'ordre de 3 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>, alors qu'elles n'atteignent que 0,4 kg m<sup>-2</sup> dans l'*Arthrocnemetum*. L'analyse des variations saisonnières de cette biomasse a permis de situer la production primaire annuelle du *Salicornietum fruticosae* entre 0,5 et 1 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>, correspondant à un équivalent énergétique de 8-16 MJ m<sup>-2</sup>, pour un rayonnement global incident de l'ordre de 6 000 MJ par an. Sans atteindre les valeurs élevées qui caractérisent les marais d'eau douce ou les cultures, elle est du même ordre de grandeur que celle d'un peuplement de *Quercus ilex* étudié sous le même climat.

La zone étudiée est caractérisée par la présence d'une nappe phréatique salée (10-45 g l<sup>-1</sup>) présentant des oscillations saisonnières de niveau. A une période de submersion hivernale, au cours de laquelle il y a des risques d'asphyxie des racines, succède un assèchement, puis un abaissement de la nappe qui descend jusqu'à environ 70 cm dans le courant de l'été. Cet abaissement se

manifeste par une chute du potentiel hydrique dans la vascularisation et par une régulation de la transpiration ; parallèlement on observe un ralentissement très net de la croissance, qui fait que la production primaire est réalisée, pour l'essentiel, en trois mois (mai à juillet).

La comparaison de deux zones se distinguant par la salinité de la nappe et le mode d'enracinement a montré la complexité et la nature de certaines relations entre les fluctuations de salinité et de profondeur de la nappe, l'évolution du régime hydrique de la plante et les variations de la biomasse. La répartition des racines en plusieurs strates joue un rôle important dans le maintien du potentiel hydrique de la plante. La présence d'une strate profonde lui permet, en été, de s'affranchir des horizons superficiels, où viennent s'accumuler les sels, et de garder le contact avec la frange capillaire. La présence d'une strate superficielle lui permet, au début de son cycle végétatif, d'éviter l'asphyxie lorsque la nappe est encore proche de la surface.

#### SUMMARY

Research on the water relations of the vegetation (water potential and transpiration), on seasonal changes in plant biomass (dry matter, chemical composition and caloric value), and on primary production have been carried out concurrently with records of species distribution, and depth and salinity of the water table along a transect in a halophytic vegetation dominated by *Salicornia fruticosa* and *Arthrocnemum glaucum*.

Values of above-ground plant biomass are rather high in *Salicornia fruticosa* stands : about  $3 \text{ kg m}^{-2}$  (dry matter), compared to only  $0,4 \text{ kg m}^{-2}$  in *Arthrocnemum* stands. Shoot net productivity of *Salicornia fruticosa* stands was estimated to be between  $0.5$  and  $1.0 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ , which is equivalent to a caloric content of  $8-16 \text{ MJ m}^{-2}$ , for an incident global radiation of about  $6000 \text{ MJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ . This value is lower than those recorded for freshwater marshes or cultivated land, but of the same order of magnitude as in a *Quercus ilex* stand under the same climatic conditions.

The area studied is characterized by the presence of saline underground water ( $10-45 \text{ g l}^{-1}$ ), presenting seasonal variations in level. After a period of winter submersion, with risks of root asphyxia, there is a period of drying up and a lowering of the water table to a level of about  $-70 \text{ cm}$  in midsummer. This lowering is reflected by a drop of the water potential in the vascularization and by a stomatal regulation leading to a decrease in transpiration ; concurrently a sharp reduction in growth is

observed, with the result that most of the primary production is carried out in three months (May to July).

Comparison between two areas differing in salinity of ground water and in root distribution showed the complexity and the nature of certain relationships between fluctuations of the water level and salinity of the ground water on the one hand, and evolution of the water regime of the plant and biomass changes on the other hand. Distribution of roots in several layers plays an important role in the maintenance of the plant water potential. The presence of a deep root layer is useful to the plants in summer : it allows them to become independent from the upper horizons, in which salts accumulate, and to remain in contact with the capillary fringe. The presence of a superficial layer enables the plant to avoid asphyxia at the beginning of the growing season, when the water is still near the surface.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer ici nos remerciements à tous ceux qui ont facilité la réalisation de ce travail.

Les recherches de terrain ont été effectuées dans la réserve zoologique et botanique de Camargue, qui a bien voulu nous accorder la permission de nous installer dans les zones protégées et a contribué efficacement à l'entretien et à la surveillance de nos installations. La D.G.R.S.T., en finançant une partie importante de nos travaux, nous a permis de leur donner l'ampleur souhaitée. L'accueil qui nous a toujours été réservé au Centre d'Ecologie de Camargue, l'atmosphère de travail et d'amitié que nous y avons rencontrée, ainsi que les discussions fructueuses que nous y avons eues, ont été un facteur de réussite de notre travail.

Nous associons à ces remerciements tous nos collègues, chercheurs et techniciens, qui ont apporté leur collaboration, et notamment M. Grouzis, actuellement au Centre ORSTOM de Dakar.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BENAMARA, A. (1976). — *Contribution à l'étude des réserves hydriques du végétal — Cinétiques de déshydratation et de réhydratation*. Thèse de spécialité. U.S.T.L., Montpellier.
- BERGER, A. (1974). — Circulation de l'eau à l'interface sol-plante. Importance écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 : 291-307.
- BIGOT, L. (1963). — Observations sur les variations de biomasses des principaux groupes d'invertébrés de la « Sansouire » camarguaise. *La Terre et la Vie*, 19 : 319-334.
- BRESLER, E. (1973). — Solute movement in soils. In : Yaron B. et al., *Arid Zone Irrigation. Chemistry of irrigated soil. Theory and application*. Springer-Verlag.
- CORRE, J.J. (1975). — *Etude phytoécologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue*. Thèse d'Etat, Montpellier.
- 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., HEIM, G., METHY, M., SAUGIER, B. et SAUVEZON, R. (1971). — Fonctionnement d'un écosystème au niveau de la production primaire. Mesures effectuées dans une culture d'*Helianthus annuus*. *Oecol. Plant.*, 6 : 51-100.
- ECKARDT, F.E., HEIM, G., METHY, M. et SAUVEZON, R. (1975). — Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica*, 2 : 145-156.
- EMBERGER, L. (1955). — Une classification biogéographique de climats. *Recueil de Travaux des Laboratoires de Botanique, Géologie et Zoologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier. Botanique*, 7 : 3-43.
- GARDNER, W.R. (1967). — Water uptake and salt distribution patterns in saline soils. In : *Isotope and Radiation Techniques in Soil Physics and Irrigation Studies*, pp. 335-340. Vienna : International Atomic Energy Agency.
- GODRON, M. (1972). — Echantillonnage linéaire et cartographie. *Inv. Pesq.*, 36 : 171-174.
- GROUZIS, M. (1974). — *Ecophysiologie comparée de trois espèces annuelles du genre Salicornia. Croissance et accumulation des sels*. Thèse de spécialité. U.S.T.L., Montpellier.
- HEURTEAUX, P. (1970). — Rapports des eaux souterraines avec les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *La Terre et la Vie*, 24 : 467-510.
- MASSOUMY, A.M. (1968). — *Etude expérimentale sur le mécanisme du mouvement capillaire de l'eau et des sels solubles dans le sol (Influence des rapports cationiques des solutions et des textures sur le processus d'alcalinisation)*. Thèse d'Ingénieur-docteur, Paris.
- MONEN BALBA, A. et SOLIMAN, M.F. (1969). — Salinization of homogeneous and layered soils columns due to upward movement of saline ground water and its evaporation. *Agrochimica*, 13 : 542-550.
- O'LEARY, J.M. (1969). — The effect of salinity on permeability of roots to water. *Israël J. Bot.*, 18 : 1-9.
- SAUVAGE, Ch. (1964). — Le quotient pluviothermique d'Emberger, son utilisation et la représentation géographique de ses variations au Maroc. *Ann. Ser. Phys. Globe, Météorologie, I.S.C.*, Rabat, 20 : 11-23.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D. and HEMMINGSEN, E.A. (1965). — Sap pressure in vascular plants. *Science*, 48 : 339-346.
- SCHURMAN, J.J. and GOEDEWAAGEN, M.A.J. (1971). — *Methods for the Examination of Root Systems and Roots*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- SLATYER, R.O. (1967). — *Plant-Water Relationships*. Academic Press, London and New York.