

LES TYPES D'ENRACINEMENT DES ESPÈCES DU *JUNCION MARITIMI* MÉDITERRANÉEN. II

PAR

W. W. W. DE JONG

(Communicated by Prof. J. LANJOUW at the meeting of April 24, 1965)

RÉPARTITION DES TYPES D'ENRACINEMENT DANS LES DIFFÉRENTS ASSOCIATIONS

La répartition des différents types et sous-types d'enracinement dans les associations de l'alliance du *Juncion maritimi* est représentée par la fig. 14a. On s'est servi des degrés de recouvrement établies dans les tableaux du *Junco-Triglochin* et du *Caricetum divisae* de BRAUN-BLANQUET et DE RAMM (1957).

Le type A3 apparaît surtout au *Caricetum divisae* car le *Lotus corniculatus* ssp. *decumbens* pullule dans cette association. La fréquence du *Plantago cornuti* est la cause de la dominance du type B1 dans le *Junco-Triglochin*. *Ranunculus sardous*, qui se rencontre souvent dans le *Caricetum divisae*, provoque la fréquence élevée du type B3. Le pourcentage plus élevé du type B4 dans le *Caricetum divisae* est surtout dû à l'abondance de l'*Alopecurus bulbosus*. *Triglochin maritima* est la cause de la fréquence du type D2 dans le *Junco-Triglochin*.

De la présence nombreuse dans le *Junco-Triglochin* du type à rhizomes courts D, on peut conclure que son sol s'oppose davantage à la formation de rhizomes et racines longs. D'autre part, dans le *Caricetum divisae*, la fréquence plus grande des systèmes radiculaires assez étendus, des types A3, B3 et B4, confirme le fait que le sol y est plus facilement pénétrable.

BRAUN-BLANQUET et DE RAMM (1957) distinguent dans le *Junco-Triglochin* deux sous-associations, l'une à *Aeluropus litoralis* et *Limonium vulgare*, l'autre à *Agrostis maritima*. Le nombre et le recouvrement des halophytes est plus grand dans la première sous-association, de même la teneur en chlorures du sol y est plus élevée. La fig. 14b donne la répartition des types d'enracinement dans les deux groupements. Il existe, à cet égard, des différences considérables entre les deux sous-associations.

La question se pose de savoir si l'origine des espèces de types d'enracinement déterminés est due au milieu édaphique, ou bien, ce qui est plus probable, si ces types se développent mieux dans des conditions édaphiques particulières. Il s'agit pour cela de vérifier dans quelles associations

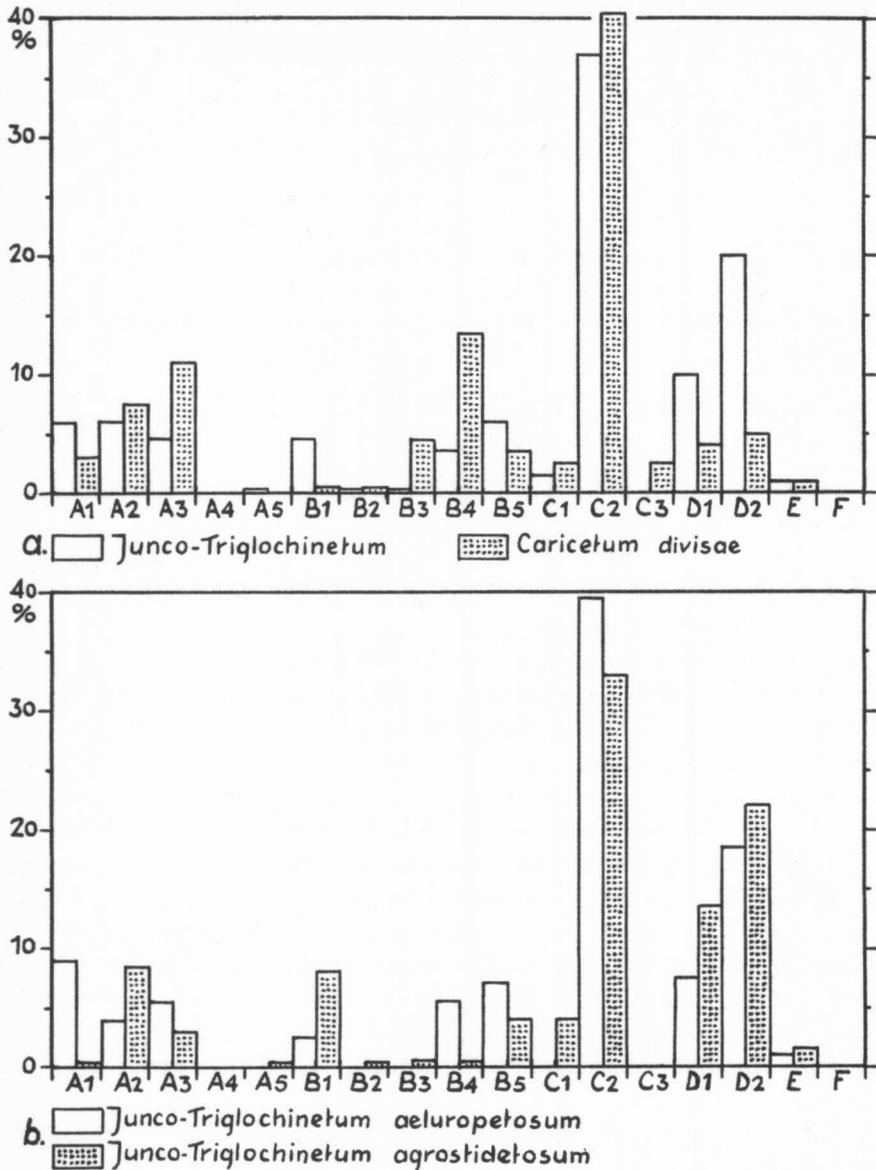


Fig. 14. Répartition des types d'enracinement a) dans le *Junco-Triglochinietum* et le *Caricetum divisae*, et b) dans le *Junco-Triglochinietum aeluropetosum* et le *Junco-Triglochinietum agrostidetosum*.

prospèrent le mieux certains types radiculaires. À l'aide du fichier de fidélité (*Treuemerklblätter*) de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine à Montpellier, nous avons pu établir dans quelles associations du Midi languedocien nos espèces du *Juncion maritimi* existent et aussi avec quel degré de présence elles y sont représentées.

Dans chaque association nous avons additionné les chiffres de présence

de toutes les espèces du *Juncion maritimi* appartenant un même type d'enracinement. La somme obtenue fût divisée par le nombre des espèces du *Juncion maritimi* qui appartiennent à ce type d'enracinement. Par exemple: des quatre espèces du *Juncion maritimi* qui possèdent le type d'enracinement A1, *Rumex crispus* se rencontre dans 43 % des relevés du *Myosuro-Bulliardetum vaillantii*, et *Plantago coronopus* dans 57 %, tandis que *Limonium vulgare* et *Tetragonolobus maritimus* y manquent. Dans le *Myosuro-Bulliardetum*, ces quatre espèces ont donc une présence moyenne de $\frac{43+57}{4} = 25 \%$.

La fig. 15 donne le résultat pour les 34 associations qui renferment au moins quelques espèces du *Juncion maritimi*. Les graphiques montrent la présence moyenne des espèces d'un certain type d'enracinement. Ce ne sont évidemment que les espèces existantes également dans le *Juncion maritimi* qui ont été considérées.

Le Prodrôme des Groupements végétaux de la France méridionale (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1952) indique les conditions écologiques des associations en question.

Le *Suaedetum fruticosae* (no. 1) est nitrophile, faiblement halophile et riche en carbonates de calcium.

Le *Myosuro-Bulliardetum vaillantii*, l'*Isoetetum setacei*, l'*Elatinietum macropodae* et l'*Isoetetum duriaei* (nos. 2, 3, 4 et 5) occupent un sol pauvre en carbonates, submergé d'eau douce en hiver et desséché en été.

Le *Preslietum cervinae* (no. 6) est submergé en hiver et entièrement desséché en été.

Le *Scirpo-Phragmitetum*, l'*Helosciadietum*, le *Caricetum elatae* et le *Leucoio-Caricetum* (nos. 7, 8, 9 et 10), sur sol vaseux ou limoneux, sont inondés durant toute l'année ou toujours fortement humides.

Le *Scirpetum maritimi* (no. 11) est faiblement halophile et supporte un dessèchement temporaire.

Le *Suaedo-Kochietum*, le *Suaedo-Salsoletum* et le *Salicornietum radicans* (nos. 12, 13 et 14) sont humides et sensiblement halophiles.

L'*Arthrocnemetum* (no. 15) est lié au sol compact, très riche en chlorures, humide en hiver et très sec en été.

L'*Artemisio-Staticetum* et le *Limoniastro-Staticetum* (nos. 16 et 17), sur sol sec et riche en carbonates, sont sensiblement halophiles.

Le *Salicornietum fruticosae*, l'*Agropyro-Inuletum* et l'*Agropyro-Trifolietum* (nos. 18, 19 et 20) existent sur un sol limoneux compact, assez humide; ils sont halophiles ou faiblement halophiles.

Le *Schoeno-Plantaginetum*, le *Junco-Galietum*, le *Holoschoenetum romani* et le *Molinietum mediterraneum* (nos. 23, 24, 25 et 26) occupent des sols riches en carbonates, à traces de chlorure, humides, mais souvent desséchés en été.

Le *Dorycnio-Schoenetum*, l'*Agrostido-Ageretum* et le *Junco-Trifolietum* (nos. 27, 28 et 29) sur sol compact, se dessèchent en été.

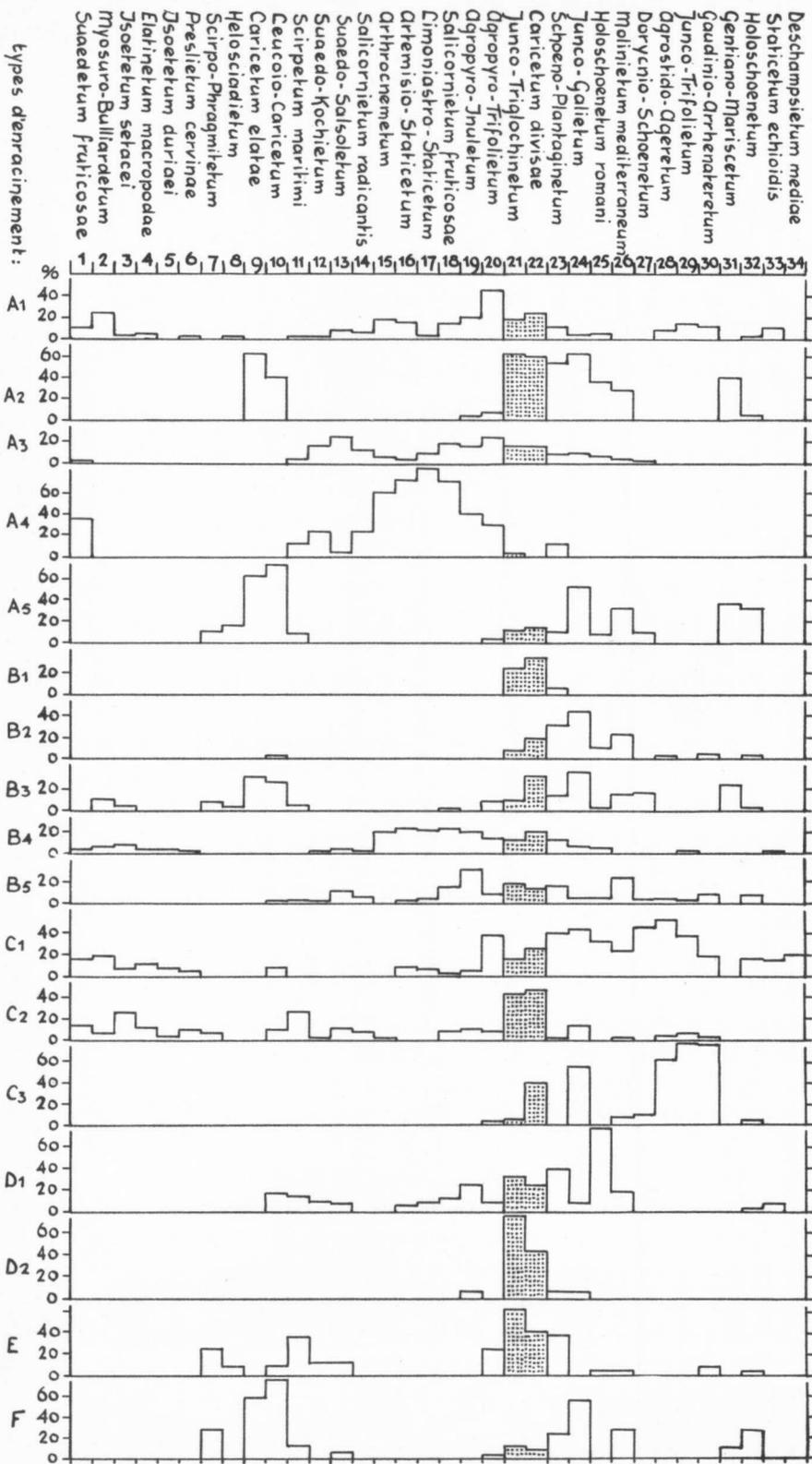


Fig. 15. Présence moyenne des espèces du *Juncion maritimi* des différents types d'enracinement dans 32 autres associations.

Le *Gaudinio-Arrhenateretum* (no. 30) est toujours humide.

Le *Gentiano-Mariscetum* et le *Holoschoenetum* (nos. 31 et 32) se développent dans un sol humide, riche en carbonates.

Le *Staticetum echiodis* (no. 33) sur sol sablonneux à traces de sel.

Le *Deschampsietum mediae* (no. 34) sur sol compact, très riche en carbonates, humide en hiver et à sec en été.

Il existe des corrélations entre certains types d'enracinement et leur répartition dans les associations. Ainsi les types B1 et D2 sont étroitement liés au *Juncion maritimi*. La fig. 15 groupe les associations d'après leurs préférences écologiques.

L'ordre des associations dans la fig. 15 ne correspond pas à leur classement phytosociologique dans le Prodrôme. Nous avons essayé de réunir les types d'enracinement semblables. De cette façon les rapports naturels entre les associations sont mis en relief à l'aide d'un caractère nouveau.

Adaptations anatomiques des racines

Beaucoup de plantes du *Juncion maritimi* sont à classer parmi les telmatophytes, plantes dont les racines sont pourvues de tissus aérifères distincts, et dont les feuilles assimilantes sont normalement adaptées à la vie aérienne (IVERSEN, 1936). C'est une adaptation anatomique au manque d'oxygène dans le sol. Le poids spécifique des racines jeunes est une indication pour la mesure d'adaptation aux sols mouillés (IVERSEN, 1949).

La fig. 16 présente des coupes à travers les racines de quelques espèces importantes du *Juncion maritimi*. Les lacunes aérifères sont bien développées surtout chez les Cypéracées et les Joncacées.

Juncus acutus possède le même type de lacunes aérifères que *Juncus maritimus*. *Holoschoenus vulgaris* ssp. *romanus* et *Carex divisa* montrent le même type tangentielle, cependant, le premier présente une division plus fine des lacunes aérifères.

METSÄVAINIO (1931) a le plus souvent constaté chez les Cypéracées des lacunes aérifères tangentielles; *Carex filiformis* a cependant des lacunes aérifères radiaires.

Les lacunes aérifères du *Triglochin maritima* montrent le même type que celles de *Juncus gerardii*. Les racines kladogènes du *Plantago cornuti*, sans accroissement diamétral secondaire, ont des lacunes aérifères régulières dans le parenchyme cortical: radiaires autour du cylindre central, régulièrement polygones en-dehors, devenant irrégulières à la périphérie. Les racines kladogènes du *Scorzonera parviflora* présentent un accroissement diamétral secondaire et ne possèdent pas de lacunes aérifères, mais une moëlle et un parenchyme cortical très lâche et abondamment développé. D'autres espèces, comme *Lotus corniculatus* ssp. *decumbens*, n'ont pas d'adaptations spéciales au milieu humide. C'est peut-être pourquoi les types d'enracinement A3 et B4, sans tissus aérifères, se trouvent davantage développés dans le *Caricetum divisae* plus sec que dans le *Junco-Triglochinsetum*.

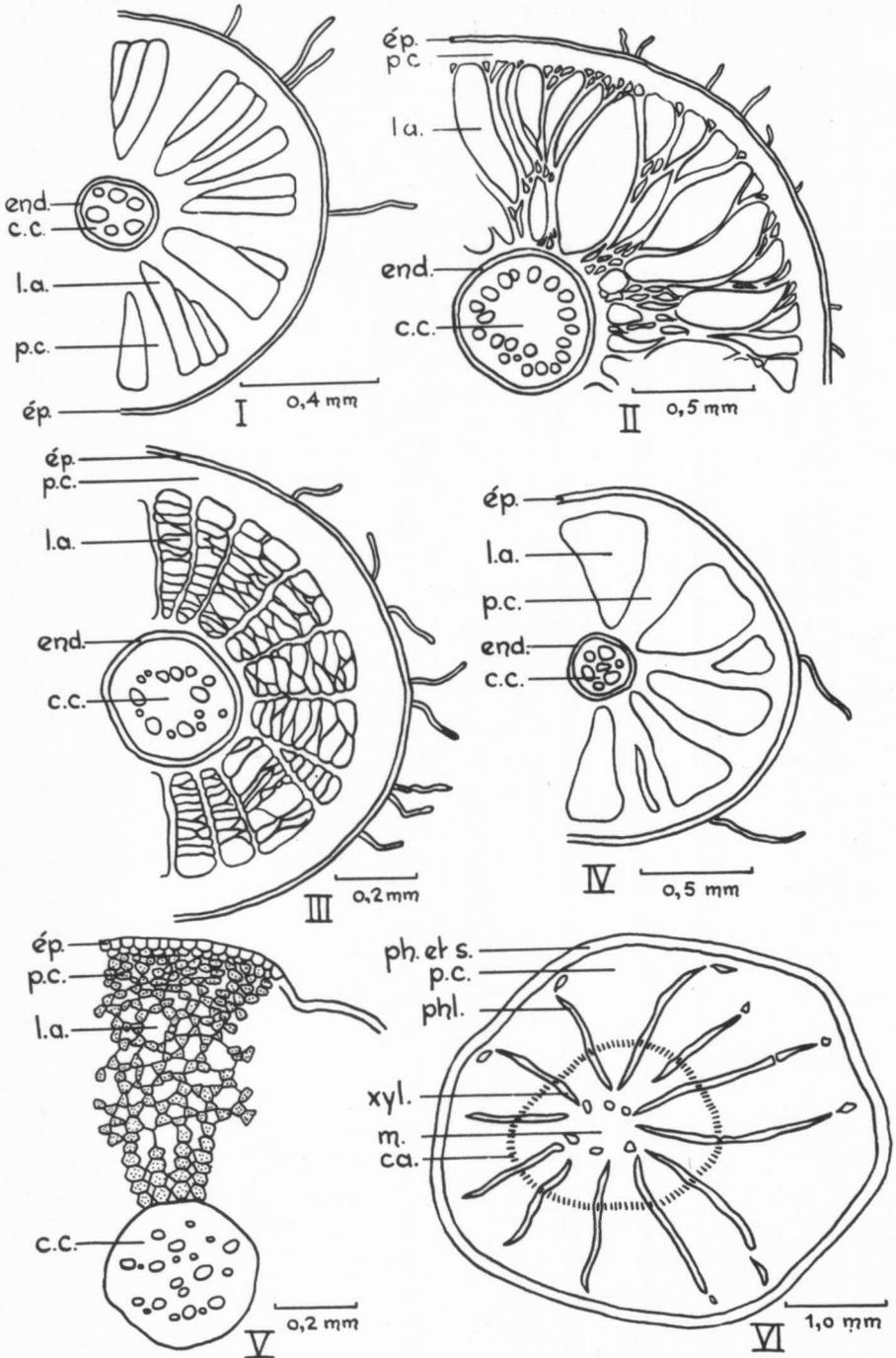


Fig. 16. Coupes à travers les racines de: I *Juncus gerardii*; II *Juncus maritimus*; III *Carex divisa*; IV *Triglochin maritima*; V *Plantago cornuti*; VI *Scorzonera parviflora*; ca. cambium; c.c. cylindre central; end. endoderme; ép. épiderme; l.a. lacune aërifère; m. moëlle; p.c. parenchyme cortical; ph. et s. phelloderme et suber; phl. phloème; xyl. xylème.

VI. DISCUSSION

L'enracinement du *Juncion maritimi* est très superficiel si on le compare à d'autres groupements. Une coupe de son sol présente le profil suivant (hauteur de la végétation 74 cm; recouvrement 100 %):

0 -1½ cm: lacis très dense de racines fines (0,1-0,3 mm de diamètre);

1½- 9 cm: de nombreuses racines fines ou plus épaisses;

9 -15 cm: assez peu de racines, mais plus épaisses (1-2 mm de diamètre);

au-dessous de 15 cm: très peu de racines.

Les rhizomes se tiennent surtout entre 1½ et 3½ cm de profondeur.

Malgré la densité de l'enracinement dans les 1½ cm supérieurs on y rencontre encore des plantules. Sur une surface de 0,05 m² nous avons compté 17 plantules, surtout d'*Aster tripolium* et *Plantago cornuti* (le 20 mai 1963).

Dans une végétation dense, la lutte pour la place est sévère. La concurrence des racines est un facteur important qui influence la composition floristique du tapis végétal.

On comprend que les plantes à rhizomes forts et courts comme *Juncus acutus* et *Triglochin maritima* ne risquent pas beaucoup d'être évincés par les autres types radiculaires. Elles possèdent une grande force de concurrence. Les types à rhizomes plus lâches, par exemple *Juncus gerardii* et *Carex divisa*, s'étendent d'une façon homogène sur des surfaces considérables. Ils disposent d'un grand pouvoir d'expansion et, bien qu'ils ne gênent pas beaucoup les autres racines, leurs rhizomes ont également une grande force de concurrence.

C'est un fait expérimentalement prouvé que les systèmes radiculaires de plantes densément entassées se développent beaucoup moins que ceux de plantes isolées (PAVLYCHENKO, 1937).

Un facteur de concurrence facile à constater dans le *Juncion maritimi* est la lumière. Nous avons observé souvent des plantules étiolées par défaut de lumière. Même des espèces bien établies, telle que le *Triglochin maritima*, doivent disparaître à la longue lorsque *Phragmites*, aux chaumes très élevées, pénètre dans leur domaine.

WEAVER (1961) a constaté que les racines des Graminées dans la prairie américaine pénètrent normalement jusqu'à une profondeur de 1½ m et souvent jusqu'à 2½ à 3 m, tandis que d'autres herbes descendent parfois jusqu'à 6 m. Il faut admettre que la faible profondeur de l'enracinement du *Juncion maritimi* est due aux facteurs édaphiques. Les mêmes espèces pourraient sans doute descendre plus bas dans des conditions édaphiques différentes. C'est l'humidité du sol qui empêche beaucoup d'espèces sans tissus aérifères de pénétrer plus profondément dans le sol. Pour d'autres, le sol limoneux, très compact, est un facteur qui empêche l'enracinement profond (FRITSCH et SALISBURY, 1947). Une autre raison de ce fait peut être la teneur en chlorures trop élevée des couches inférieures du sol.

On observe des différences frappantes entre l'enracinement du *Juncion maritimi* et celui des autres groupements. Dans les tourbières (METSÄVAINIO, 1931) de même que dans les dunes (BOTERENBROOD *et al.*, 1956; YANO, 1962), les rhizomes ont tendance à monter obliquement ou verticalement. C'est une adaptation à l'accumulation de l'humus ou du sable. Les plantes des tourbières ont ordinairement des racines superficielles et horizontales peu étendues. Les plantes des dunes par contre ont souvent des racines très profondes et très étendues horizontalement. Les espèces dunales des régions tempérées qui ont des racines superficielles (thérophytes, orchidées) ont déjà fini leur période active au gros de l'été (SALISBURY, 1952).

La mobilité du substratum est la raison pour laquelle les plantes des pierriers n'ont que rarement une racine pivotante. Elles développent surtout des racines kladogènes et des rhizomes (JENNY-LIPS, 1930). LINKOLA et TIIRIKKA (1936) ont trouvé dans les prairies humides de nombreuses racines primaires dépériées et une augmentation du nombre de racines kladogènes, comme dans de *Juncion maritimi*. Dans les prés secs, les racines pivotantes étaient fréquentes et l'enracinement plus profond. Beaucoup d'espèces arctiques du Groënland du nord-est aride possèdent des racines pivotantes (GELTING, 1934).

Les mauvaises herbes des champs et les plantes cultivées montrent ordinairement des systèmes radiculaires beaucoup plus profonds et luxuriants que les plantes du *Juncion maritimi*, grâce aux facteurs édaphiques plus favorables (KUTSCHERA, 1960).

VII. RÉSUMÉ

Les systèmes radiculaires des espèces des prés salés du *Juncion maritimi* ont été étudiés. Nous avons distingué six types morphologiques principaux d'enracinement. Les particularités des différents types et espèces ont été décrites et dessinées. La répartition des différents types d'enracinement dans le *Junco-Triglochin*etum et le *Caricetum divisae* a été interprétée écologiquement. Les racines de nombreuses espèces du *Juncion maritimi* sont pourvues de lacunes aérifères. C'est une adaptation au niveau élevé de la nappe phréatique. La résistance mécanique du sol a également une influence sur le système racinaire. La concurrence des systèmes radiculaires a été discutée. On a essayé de différencier les groupements végétaux par leurs types d'enracinement.

Je tiens à remercier M. J. Braun-Blanquet, directeur de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine à Montpellier, de son aide et de l'intérêt stimulant qu'il a porté à mon travail, et M. J.-M. Betsch de son conseil. Les subventions de la *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* (Montpellier fonds) et du *Utrechts Universiteitsfonds* m'ont facilité le séjour à la Station et rendu possible ces recherches.

BIBLIOGRAPHIE

- BACH, D., M. MASCRÉ et G. DEYSSON, Cours de botanique générale. I. Organisation générale et reproduction des plantes vasculaires, Sedes, Paris (1955).
- BOTERENBROOD, A. J., W. A. E. VAN DONSELAAR—TEN BOKKEL HUININK et J. VAN DONSELAAR, Quelques données sur l'écologie de la végétation des dunes et sur la fonction de l'enracinement dans l'édification des dunes de la côte méditerranéenne de la France, Comm. S.I.G.M.A. no. 131, 535-547 (1956).
- BRAUN-BLANQUET, J., Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde, 3. Aufl., Springer Verlag, Wien/New York (1964).
- et CL. DE RAMM, Les prés salés du Languedoc méditerranéen, Comm. S.I.G.M.A. no. 139, 1-43 (1958).
- , N. ROUSSINE et R. NÈGRE, Les groupements végétaux de la France méditerranéenne, C.N.R.S. (1952).
- , E. WIKUS, R. SUTTER et G. BRAUN-BLANQUET, Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung an der Französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein pflanzensoziologisches Experiment, Comm. S.I.G.M.A. no. 141, 24 p. (1958).
- CANNON, W. A., A tentative classification of root systems, Ecology, 30, 542-548 (1949).
- DE CANDOLLE, A.-P., Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes, Tome Ier, Deterville, Paris (1827).
- DONKER, M. et A. STEVELINK, Einige Wiesenvegetationen (*Gaudinieto-Arrhenateretum*; *Molinietum mediterraneum*; *Caricetum divisae*) im Vistre-tal bei Le Cailar, Meded. Landb. Hogesch. Wageningen, 61, 1-32 (1961).
- DONSELAAR—TEN BOKKEL HUININK, W. A. E. VAN, Structure, root systems and periodicity of savanna plants and vegetations in Northern Surinam, Thèse, Utrecht (1963).
- FRITSCH, F. E. et E. SALISBURY, Plant form and function, Bell & Sons, London (1947).
- GELTING, P., Studies on the vascular plants of east Greenland between Franz Joseph Fjord and Dove Bay. Meddelelser om Grønland, København, Bd. 101, nr. 2, 1-340 (1934).
- GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen, III, Gustav Fischer, Jena (1923).
- GOLUBEV, V. N., On the ecologo-morphological characterization of life forms of the herbaceous plants of the West-Siberian forest-steppe (Engl. summary), Botaničeskij Žurnal S.S.S.R., Moscou, 45, 979-996 (1960).
- HARTMANN, H., Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. Jahresber. Nat. Ges. Graub., N.F. 86, 1-168 (1957).
- IVERSEN, J., Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur ökologischen Charakterisierung und Anordnung der Pflanzengesellschaften. Meddelelser fra Skalling-Laboratoriet, Bd. IV, København (1936).
- , Determinations of the specific gravity of the roots of swamp, meadow and dry-soil plants. Oikos, 1, 1-5 (1949).
- JENNY-LIPS, H., Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felschut. Beih. Bot. Centralbl. Bd. 46 Abt. II, 119-296 (1930).
- KITAMURA, S., G. MURATA et T. KOYAMA, Coloured illustrations of herbaceous plants of Japan (Monocotyledonae), Hoikusha, Osaka (1964).
- KIVENHEIMO, V. J., Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands, Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 22, no. 2, 1-180 (1947).
- KUTSCHERA, L., Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen, DLG-Verlags-GMBH, Frankfurt am Main (1960).

- LINKOLA, K. et A. TIIRIKKA, Über Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten, Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 6, 1-207 (1936).
- METSÄVAINIO, K., Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen, Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 1, 1-418 (1931).
- NEDROW, W. W., Studies on the ecology of roots, Ecology, 18, 27-52 (1937).
- PAVILLARD, J., Éléments de biologie végétale, Soc. d'Éditions Scientifiques, Paris (1901).
- PAVLYCHENKO, T. K., Quantitative study of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions, Ecology, 18, 62-79 (1937).
- RAUNKIAER, C., The live forms of plants and statistical plant geography, Clarendon Press, Oxford (1934).
- RUSSELL, E. J., Soil conditions and plant growth. Longman, Green & Co., London-New York-Toronto (1958).
- SALISBURY, E., Downs and dunes. Their plant life and its environment. Bell & Sons, London (1952).
- ŠALYT, M. S., Methods of studying the morphology and ecology of the subterranean part of individual plants and of entire plant communities, (texte russe). Polevaja Geobotanika, 2, 369-447 (1960).
- SEREBRIAKOVA, T. J., Tillering and clone-formation in the smooth brome-grass (*Bromus inermis* Leyss.), (Engl. summary), Botaničeskij Žurnal S.S.S.R., Moscou, 49, 39-51 (1964).
- SHAFEYEV, N. G., On the relations of the rosette leaves and adventitious roots in the ontogenesis of valerian (*Valeriana* spp.), (texte russe), Botaničeskij Žurnal S.S.S.R., Moscou, 49, 1322-1324 (1964).
- STRASBURGER, E., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 27. Aufl., Fischer Verlag, Stuttgart (1958).
- TATARINOVA, N. K., On the longevity of the roots of meadow grasses, (Engl. summary), Botaničeskij Žurnal S.S.S.R., Moscou, 46, 925-935 (1961).
- TROLL, W., Über die Grundbegriffe der Wurzelmorphologie, Österr. Bot. Zeitschr., 96, 444-452 (1949).
- WALTER, H., Einführung in die Phytologie, I. Grundlagen des Pflanzenlebens, Eugen Ulmer, Stuttgart (1962).
- WEAVER, J. E., Investigations on the root habits of plants, Amer. J. Bot., 12, 502-509 (1925).
- , Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance, Ecology, 39, 393-401 (1958).
- , The living network in prairie soils, Bot. Gaz., 123, 16-28 (1961).
- et F. E. CLEMENTS, Plant ecology. McGraw-Hill, New York-London (1929).
- , et R. W. DARLAND, Soil-root relationships of certain native grasses in various soil types, Ecol. Monogr., 19, 303-338 (1949).
- et J. W. VOIGT, Monolith method of root-sampling in studies on succession and degeneration, Bot. Gaz., 111, 286-299 (1950).
- WEBER, H., Vergleichend-morphologische Studien über die sprossbürtige Bewurzelung, Nova Acta Leop., N.F. Bd. 4, nr. 21, 229-298 (1936).
- YANO, N., The subterranean organ of sand dune plants in Japan, J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 2, 9, 139-185 (1962).