

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

PAR

W. W. W. DE JONG

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

I. INTRODUCTION

De Marseille à la frontière espagnole s'étend le long de la Méditerranée une large plaine côtière. En arrière de la côte s'allonge une chaîne d'étangs saumâtres peu profonds, qui avaient autrefois une étendue beaucoup plus grande. Le comblement de ces étangs se poursuit (voir BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1958).

Autour des étangs, la végétation halophile, qui prend une grande extension, s'ordonne selon la salinité du sol. La succession de la végétation, à partir des étangs jusqu'au *Populetum albae*, passe par les associations suivantes: *Suaedo-Salsoletum*, *Salicornietum fruticosae*, *Agropyro-Inuletum*, *Junco-Triglochinetum*, *Caricetum divisae*, *Agropyro-Trifolietum maritimi* et *Molinietum mediterraneum*.

Le *Junco-Triglochinetum* et le *Caricetum divisae* réunis constituent ici l'alliance du *Juncion maritimi*. BRAUN-BLANQUET et DE RAMM (1957) ont décrit cette alliance en détail. Elle occupe des sols limoneux-argileux peu perméables, à salinité modérée. La teneur en chlorures du sol des deux associations varie fortement au cours de l'année avec les variations de la température, des précipitations et de la nappe phréatique. Au plus chaud de l'été, le contenu en chlorures atteint son maximum; deux minima se situent après les périodes des pluies printanières et automnales. La concentration en Cl⁻ augmente avec la profondeur du sol. La salinité dans la couche supérieure du sol remonte en été jusqu'à 5 % dans le *Junco-Triglochinetum* et à 2 % dans le *Caricetum divisae*. Le sol dans lequel se développent les deux associations est un solontschak très récent.

Les deux associations sont souvent pâturées par des moutons, des taureaux et des chevaux. Les variantes peu halophiles du *Caricetum divisae*, décrites par DONKER et STEVELINK (1961), sont fauchées.

Notre tableau 1 permet de se rendre compte de la composition floristique du *Juncion maritimi*. Nos relevés, faits au printemps, ne donnent pourtant qu'une image incomplète de la végétation, dont la composition floristique et la physionomie changent beaucoup avec les saisons.

L'écologie et la phytosociologie du *Juncion maritimi* ont été traitées par BRAUN-BLANQUET et DE RAMM (1957), mais les renseignements sur

l'enracinement des plantes sont rares. Aussi avons nous accepté avec plaisir la proposition de M. Braun—Blanquet d'étudier de près l'enracinement des espèces du *Juncion maritimi*.

II. MORPHOLOGIE ET TYPOLOGIE DES RACINES

Nomenclature

La racine primaire des Spermatophytes se développe à partir de la radicule. Avec ses ramifications elle forme le système racinaire primaire. Toutes les Monocotylédones et beaucoup des Dicotylédones développent encore des racines dans les zones basales, rampantes ou souterraines, des tiges. La dénomination de ces racines n'est pas uniforme. DE CANDOLLE (1827, p. 258) introduisait le nom de racines adventives: "Je désigne sous le nom de racines adventives ces filets radicaux qui, au-lieu de naître des troncs radicaux, se développent sur la tige, les branches, ou quelquefois sur d'autres organes".

Les botanistes de langue anglaise se servent toujours des mots *adventitious roots* dans ce sens. Dans les publications allemandes on parle surtout de *sprossbürtige Wurzeln*, mais également de *Nebenwurzeln* et de *Beiwurzeln*. STRASBURGER (1958, p. 141) écrit: *Gehört die Ausbildung derartiger sprossbürtiger Wurzeln zur normalen Entwicklung, . . . so spricht man von Neben-*

Accidentelles du tableau 1:

- rel. 1 *Taraxacum mediterraneum* v. Soest (1.1);
- rel. 2 *Vicia sativa* L. var. *cordata* (Wulf.) Bss. (R); *Inula viscosa* (L.) Aiton (+.2);
- rel. 4 *Plantago lanceolata* L.(+); *Medicago lupulina* L.(+); *Rumex crispus* L.(R); *Ranunculus bulbosus* L.(R); *Carex riparia* Curt. (+.2); *Aristolochia rotunda* L.(R);
- rel. 5 *Salsola soda* L.(R); *Gladiolus communis* L.(R);
- rel. 6 *Asparagus officinalis* L.(+);
- rel. 13 *Salicornia europaea* L.(+.2); *Spergularia marginata* (DC.) Kittel (+);
- rel. 14 *Lotus corniculatus* L.(+.2); *Taraxacum* spec. (+);
- rel. 15 *Puccinellia festucaeformis* (Host.) Parl. (+);
- rel. 19 *Inula crithmoides* L.(R);
- rel. 20 *Lepturus filiformis* (Roth.) Trin. (1.2);
- rel. 27 *Galium palustre* L.(R).

Localités et dates des relevés (1963):

1. Maupas, 16-5; 2. Marais du Maupas, 7-6; 3. Marais du Maupas, 13-5;
4. Marais du Maupas, 7-6; 5. le long de l'Étang du Méjean, 17-5; 6. Marais du Maupas, 7-6; 7. Marais du Maupas, 24-5; 8. Maupas, 16-5; 9. Marais du Maupas, 24-5; 10. Lattes, 7-5; 11. Maupas, 16-5; 12. Marais du Maupas, 7-6; 13. Marais du Maupas, 9-6; 14. Marais du Maupas, 9-6; 15. Gramenet, 15-5; 16. le long de l'Étang du Méjean, 17-5; 17. Candillargues, 1-6; 18. Candillargues, 1-6;
19. Camargue, près de Pioch Badet, 26-5; 20. Maupas, 9-6; 21. Marais du Maupas, 13-5; 22. Camargue, près d'Astouin, 26-5; 23. Lattes, 8-5; 24. Maupas, 16-5; 25. le long de l'Étang du Méjean, 17-5; 26. Marais du Maupas, 13-5; 27. le long de l'Étang de Pérols, 24-5; 28. Marais du Maupas, 13-5; 29. le long de l'Étang du Méjean, 20-5.

wurzeln; wird ihre Ausbildung dagegen durch Verletzung oder Hormonbehandlung künstlich ausgelöst so bezeichnet man sie als Adventivwurzeln.

En France on appelle racines latérales les racines qui se développent à la surface des tiges et des feuilles, et seules les racines apparaissant sur les entrenœuds des tiges sont nommées adventives (PAVILLARD, 1901; BACH *et al.*, 1955).

Pour éviter toute confusion nous désignons les racines qui naissent des tiges d'une plante racines kladogènes (d'après TROLL, 1949; du mot grec *klados* = tige). Ces racines forment avec leurs ramifications le système racinaire kladogène.

Les parties souterraines de la tige qui portent des racines kladogènes sont nommées le plus souvent des rhizomes. Il existe des rhizomes épais ou minces, longs ou courts, orthotropes ou plagiotropes.

Les ramifications de la racine primaire et des racines kladogènes peuvent être divisées en racines secondaires, tertiaires, etc.

L'enracinement d'une plante est homogène lorsqu'il n'y a qu'un système racinaire primaire ou kladogène, hétérogène lorsque tous les deux systèmes racinaires sont à la fois présents (TROLL, 1949).

Historique

Plusieurs auteurs se sont appliqués à distinguer des types d'enracinement des plantes. CANNON (1949) donne une division générale qui comprend dix groupes. En Finlande METSÄVAINIO (1931), LINKOLA et TIIRIKKA (1936) et KIVENHEIMO (1947), étudiant de près le système racinaire des plantes des tourbières, des prairies et des forêts, ont distingué 21, 22 et 29 types d'enracinement. HARTMAN (1957) ne reconnaît pas moins de 42 formes de possibilités de reproduction végétative chez les plantes de l'étage alpin suisse, fondées sur l'enracinement. WEAVER (1958) décrit 5 types d'enracinement parmi les dicotylédones des prairies américaines.

Les systèmes racinaires des plantes des dunes ont été étudiées sur la côte méditerranéenne par BOTERENBROOD *et al.* (1956), qui distinguent 7 types. Le même nombre de types, quoique différents, a été reconnu par YANO (1962) dans les dunes du Japon.

Tous ces auteurs ont employé des conceptions différentes pour la distinction des systèmes racinaires. De cette façon les divisions de leurs types d'enracinement sont souvent difficilement comparables et ne peuvent guère être appliquées à des groupements végétaux divers. Les types abstraits les plus larges sont ceux qui permettent l'application la plus générale.

Influence du sol

La forme des racines est plus ou moins déterminée par l'hérédité. Cependant le système racinaire est encore fortement influencé par les facteurs édaphiques, par la teneur en eau, l'aération, la structure et la richesse du sol (WEAVER et CLEMENTS, 1929).

On peut rencontrer de grandes différences entre le système racinaire des plantes de la même espèce vivant dans des conditions écologiques différentes. Ainsi, dans la prairie, *Sanguisorba officinalis* développe une racine pivotante, tandis que dans un sol salé un rhizome plagiotrope se maintient dans la couche supérieure la moins salée (GOLUBEV, 1960). De cette manière une espèce peut développer des systèmes racinaires de types différents. Le plus souvent pourtant la forme fondamentale restera la même; il n'existe que des différences dans la profondeur des racines, leurs ramifications et leur extension horizontale et verticale.

Dans les sols sablonneux on trouve des systèmes plus ramifiés que dans les sols argileux (RUSSELL, 1958). La longueur totale des racines doit être plus grande dans les sols secs que dans les sols humides, pour avoir à leur disposition la même quantité d'eau (WEAVER, 1925; NEDROW, 1936). Les plantes des terres riches en matières nutritives ont des racines plus courtes, plus ramifiées et plus compactes que celles des terres pauvres (WEAVER et CLEMENTS, 1929; KIVENHEIMO, 1947).

III. LE TERRITOIRE DE RECHERCHE

Le matériel ayant servi à nos études provient des Marais du Maupas, au bord de l'Etang de Pérols, au sud de Montpellier (fig. 1). C'était jadis une contrée étendue, occupée par des Salicorniaies et des prés salés. Actuellement on a créé une série de petits fossés qui amènent l'eau douce, surtout au printemps et à l'automne. Ainsi le désalement est favorisé. Près de l'étang s'étendent à perte de vue des Salicornietea, mais le

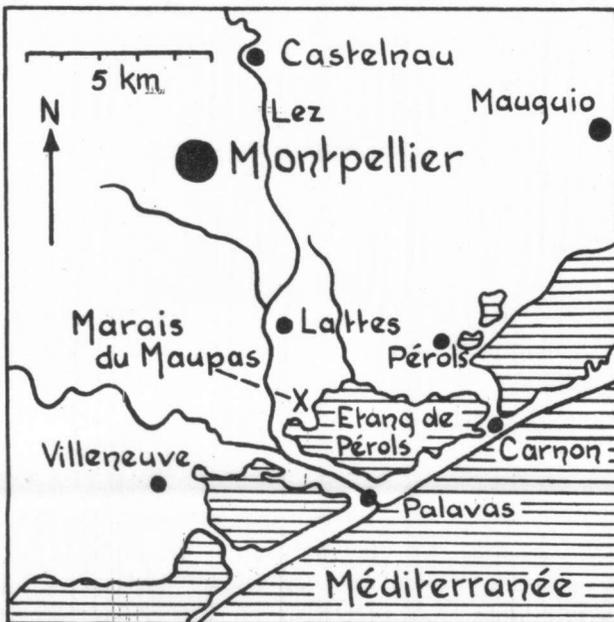


Fig. 1. Situation des Marais du Maupas.

Juncion maritimi est assez rare, la salinité du sol étant déjà suffisamment abaissée pour que le sol puisse être cultivé.

Les fossés qui parcourent la végétation halophile sont le plus souvent bordés des deux côtés d'une végétation peu halophile ou glycophile, large de quelques mètres. Dans cette bande on trouve souvent des fragments du *Junco-Triglochinetum* et du *Caricetum divisae*.

Dans les ornières des chemins non empierrés peu fréquentés se développe souvent le *Caricetum divisae* (voir rel. no. 2 et 4). Quelques bassins d'eau au milieu des Marais du Maupas sont aujourd'hui tout à fait désalés et comblés de *Phragmites communis* ssp. *isiacus*. Le *Junco-Triglochinetum* occupe la bande humide et assez étroite entre le *Scirpo-Phragmitetum* et la végétation nettement halophile (voir rel. no. 21, 26 et 28). En certains points *Triglochin maritima* domine.

IV. MÉTHODES DE PRÉLÈVEMENT DES SYSTÈMES RADICULAIRES

Le prélèvement des systèmes radiculaires est délicat. Dans la bibliographie différentes méthodes sont décrites:

- a. Le système racinaire d'une plante est extrait et séparé du sol avec une grande précaution. Il est dessiné et photographié sur place. Cette méthode est seulement praticable dans un sol meuble et dans le cas d'une végétation pas trop dense. (LINKOLA et TIIRIKKA, 1936; KIVENHEIMO, 1947; KUTSCHERA, 1960)
- b. À l'aide d'une planche armée de clous (*Nagelbrett*) on prélève une tranche verticale plus ou moins épaisse de sol. Après l'avoir trempée et rincée les racines apparaissent intactes et dans leur position naturelle. (METSÄVAINIO, 1931; VAN DONSELAAR-TEN BOKKEL HUININK, 1963)
- c. On peut atteindre le même résultat avec la méthode monolithe. Un monolithe est une tranche de sol d'une épaisseur de 7,5 cm, large de 30 cm et profonde de 90 à 150 cm, qui est prise à l'aide d'un cadre de métal et ensuite trempée et rincée pour observer les racines. (WEAVER et DARLAND, 1949; WEAVER et VOIGT, 1950)
- d. Dans la méthode du transect on cherche à obtenir une idée de l'enracinement en creusant un profil vertical. (ŠALYT, 1960; voir BRAUN-BLANQUET, 1964)

La prise du système racinaire dans les Marais du Maupas s'avérait très difficile à cause du sol limoneux compact, du niveau très élevé de l'eau phréatique et du réseau dense de rhizomes épais et forts. Aucune des méthodes mentionnées ci-dessus n'était applicable dans les conditions données. Finalement nous avons enlevé avec le système racinaire de la plante à étudier un morceau de terre aussi grand que possible. Les racines étaient rincées et les autres espèces enlevées. De cette façon on obtenait des systèmes radiculaires à peu près complets, puisque les racines

de la plupart des plantes ne pénétraient pas à plus de 20 cm de profondeur.

Nous avons ainsi réussi à obtenir plusieurs systèmes racinaires de presque toutes les espèces du *Juncion maritimi*. Ils ont été dessinés pour la plupart à l'état frais. La longueur totale des racines de quelques espèces à enracinement profond (par ex. *Juncus maritimus* et *Juncus acutus*) n'a pu être déterminée.

V. RÉSULTATS

Types d'enracinement

Nous avons essayé de distinguer un certain nombre de types d'enracinement d'après leurs caractéristiques morphologiques. Cette classification se base surtout sur:

- le développement du système racinaire primaire;
- le développement des racines kladogènes;
- la présence et la forme de rhizomes.

Les types abstraits suivants ont été distingués (fig. 2). À côté des types principaux nous avons distingué des sous-types d'après les systèmes racinaires plus concrets (fig. 3):

Type A (à *Limonium*):

Système racinaire primaire bien développé et facilement reconnaissable. Pas de rhizome. Les racines superficielles possèdent parfois des pousses aériennes et des racines kladogènes qui pénètrent dans le sol se développent à partir des tiges rampantes.

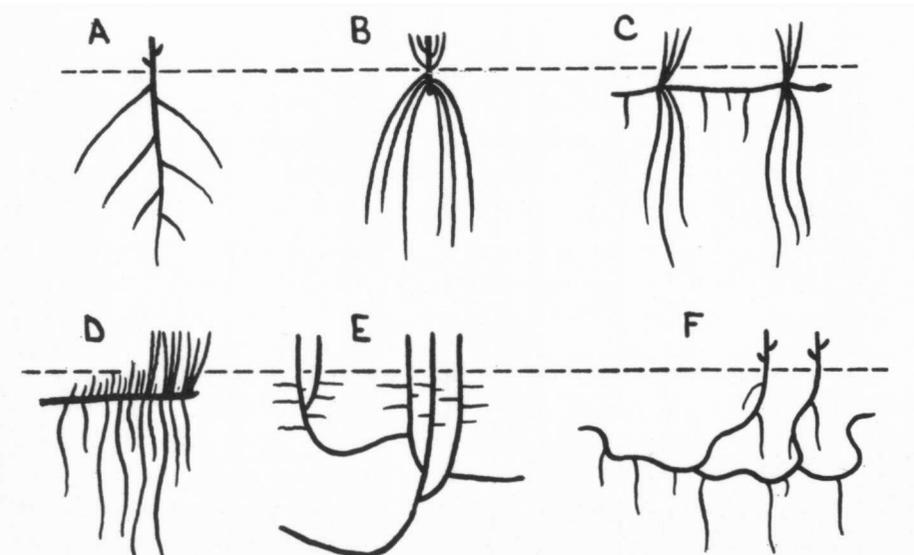


Fig. 2. Types d'enracinement: A: *Limonium*; B: *Poa*; C: *Cynodon*; D: *Triglochin maritima*; E: *Phragmites*; F: *Calystegia*.

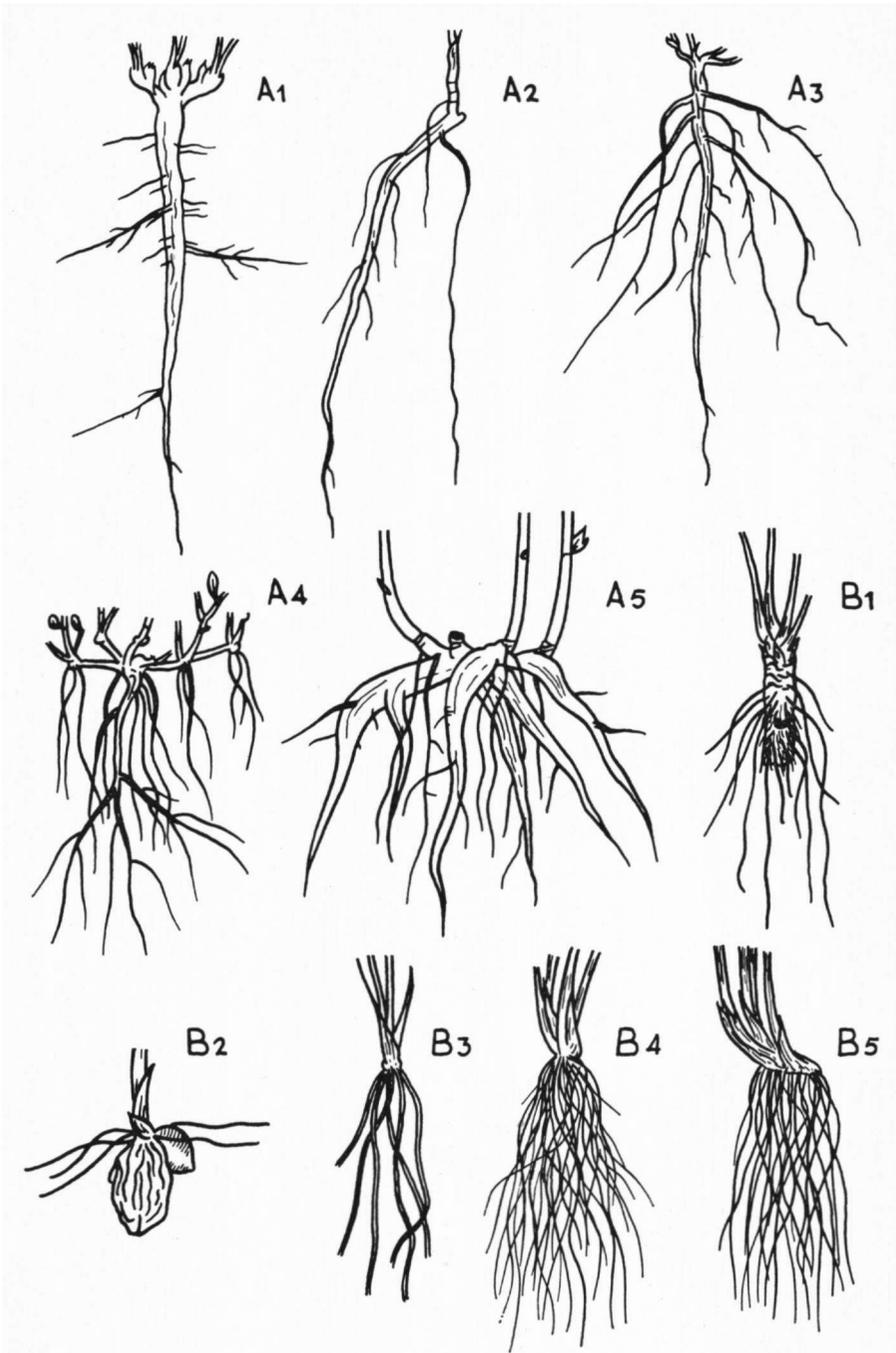


Fig. 3a. Les sous-types d'enracinement: A1 *Limonium vulgare*; A2 *Sonchus maritimus*; A3 *Lotus corniculatus* ssp. *decumbens*; A4 *Halimione portulacoides*; A5 *Althaea officinalis*; B1 *Plantago cornuti*; B2 *Orchis palustris*; B3 *Ranunculus sardous*; B4 *Puccinellia festucaeformis*; B5 *Agropyrum elongatum*.

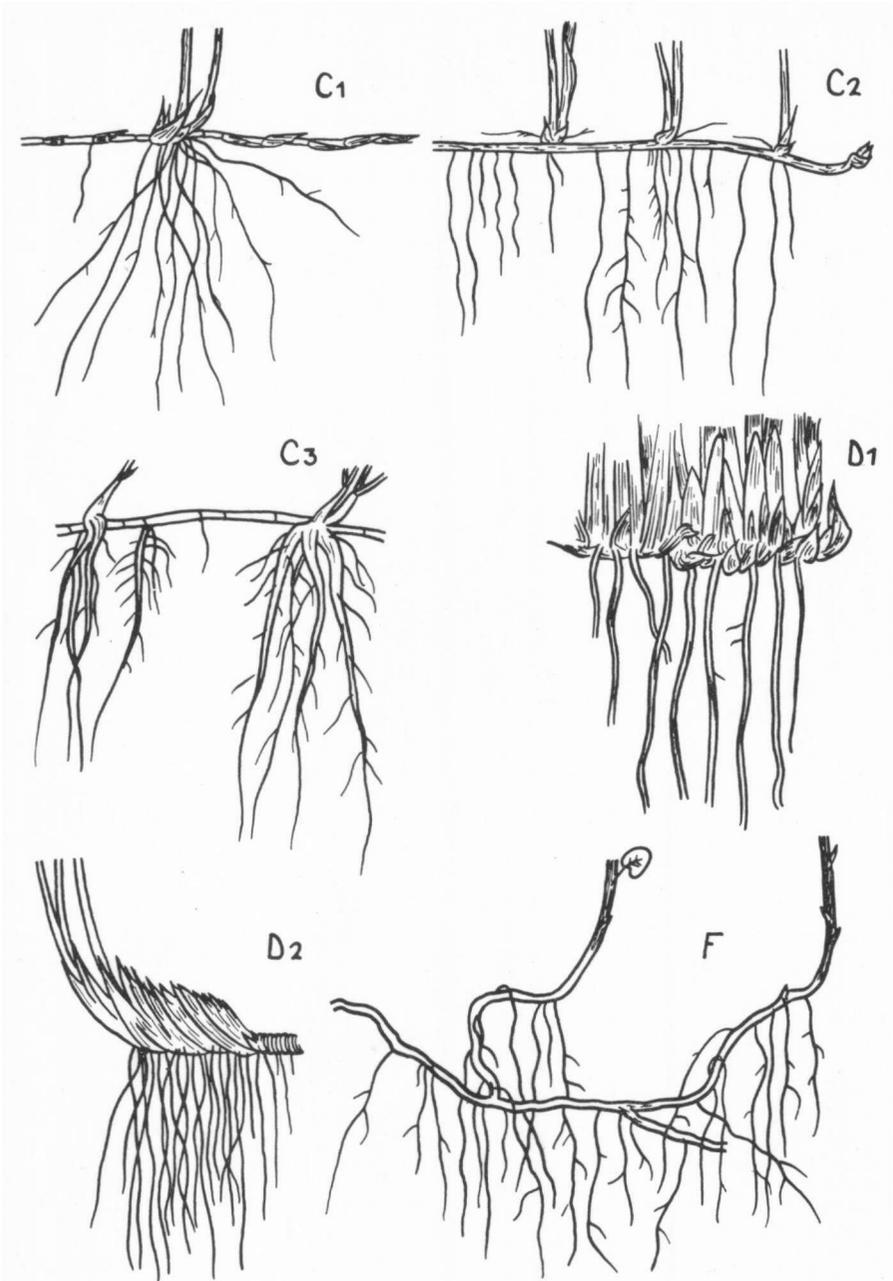


Fig. 3b. C1 *Agropyrum acutum*; C2 *Carex divisa*; C3 *Trifolium fragiferum*;
 D1 *Juncus maritimus*; D2 *Triglochin maritima*; E *Phragmites communis* ssp. *isiacus*
 (voir fig. 13); F *Calystegia sepium*.

Sous-types:

- A1: Racine primaire pivotante. Racines secondaires relativement peu développées. (*Limonium vulgare*)
- A2: Racine primaire typiquement oblique. (*Sonchus maritimus*)
- A3: Racine primaire encore distinguable; les racines secondaires souvent longues et épaisses. (*Lotus corniculatus* ssp. *decumbens*)
- A4: Comme A3, mais avec beaucoup de racines kladogènes aux tiges couchantes: système racinaire hétérogène. (*Halimione portulacoides*)
- A5: Système de racines épaisses, semblables. La racine primaire ne se distingue plus des autres racines. (*Althaea officinalis*)

Type B (à *Poa*):

La racine primaire disparaît. Presque exclusivement des racines kladogènes. Pas de rhizomes horizontaux.

Sous-types:

- B1: Les racines, en majeure partie kladogènes, poussent à partir d'un axe vertical, assez long et mourant à sa partie inférieure. (*Plantago cornuti*)
- B2: Peu de racines kladogènes, parmi lesquelles des racines tuberculisées sont présentes. (*Orchis palustris*)
- B3: Dicotylédones à système racinaire kladogène assez lâche, poussant sur un axe court. (*Ranunculus sardous*)
- B4: Monocotylédones à système fasciculé, de nombreuses racines kladogènes poussant sur un axe court. (*Puccinellia festucaeformis*)
- B5: Axe racinaire un peu plus long que celui de B4, la base de la tige étant couchée. (*Agropyrum elongatum*)

Type C (à *Cynodon*):

Rhizomes horizontaux prolongés, plus ou moins enracinés, plus ou moins ramifiés et peu profonds.

Sous-types:

- C1: Graminées à rhizomes avec nœuds et entrenœuds, pas ou à peine enracinés en dehors des bases des pousses aériennes. (*Agropyrum acutum*)
- C2: Cypéracées et Joncacées à rhizomes sans nœuds et entrenœuds visibles, plus ou moins fortement enracinés sur toute leur longueur. (*Carex divisa*)
- C3: Dicotylédones à racines kladogènes peu nombreuses épaissies par l'accroissement diamétral secondaire; racines secondaires minces. Les rhizomes portent également des racines. (*Trifolium fragiferum*)

Type D (à *Triglochin maritima*):

Rhizomes compacts, souvent enveloppés d'une gaine fibreuse de feuilles mortes.

Sous-types:

D1: Rhizomes sympodiques. Feuilles poussant à partir de tiges qui naissent du rhizome. Ramifications le plus souvent courtes. (*Juncus maritimus*)

D2: Feuilles poussant directement sur le rhizome; un anneau indique leur soudure. Inflorescence axillaire (rhizome monopodique) ou terminal (rhizome sympodique). (*Triglochin maritima*)

Type E (à *Phragmites*):

Rhizomes épais, orthotropes et plagiotropes, pénétrant profondément dans le sol, fréquemment ramifiés. Les racines kladogènes, assez peu nombreuses, poussent horizontalement. (*Phragmites communis* ssp. *isiacus*)

Type F (à *Calystegia*):

Rhizomes sympodiques longs, tortueux, souvent plus profonds que les types C et D. (*Calystegia sepium*)

Ces types d'enracinement coïncident généralement avec des formes biologiques de RAUNKIAER (1934). Les types d'enracinement A1, A3, A5, B1, B3, B4, B5, C1 et D2 appartiennent pour la plupart aux hémicryptophytes; les types A2, B2, C1, C2, D1, E et F aux géocryptophytes et les types B3 et B4 aux thérophytes.

Les espèces du *Juncion maritimi* se répartissent dans les types d'enracinement de la façon suivante:

A1: *Limonium vulgare*. Racine pivotante pénétrant dans le sol jusqu'à une profondeur de plus de 40 cm (fig. 4). Les racines atteignent donc la concentration en chlorures assez élevée dans les couches inférieures du sol. C'est pourquoi ce halophyte typique abonde dans ce milieu par ailleurs faiblement halophile.

La station d'un *Limonium* avait été incendié l'hiver précédent et la partie supérieure du système racinaire était ainsi tuée. Des pousses jeunes apparaissaient cependant jusqu'à une profondeur de plus de 10 cm (fig. 5).

Tetragonolobus maritimus (25 cm¹). Racines secondaires minces assez nombreuses, la plupart divergeant horizontalement. Les nodosités radiculaires réniformes d'environ 3 mm de longueur se trouvent surtout sur la racine pivotante et sur les parties supérieures des racines secondaires.

Rumex crispus (25 cm). Les racines secondaires s'enfoncent obliquement. Les racines kladogènes naissent de la base de la tige.

Plantago coronopus (10 cm). Système racinaire très variable, mais ordinairement du type *a* ou *b* de la fig. 6. L'exemplaire représenté par la fig. 6c, poussait dans un sol assez meuble, à assez forte salinité et à végétation peu dense. Ceci explique le fort développement des racines secondaires à côté d'une racine primaire peu développée.

1) Profondeur maximale atteinte par l'espèce.

La corrélation entre le comportement des parties souterraines et aériennes de la plante est frappante. Si les feuilles de la plante sont dressées la racine primaire dominante descend perpendiculairement (fig. 6a). Lorsque les feuilles divergent obliquement, les racines secondaires descendent également obliquement et la racine primaire est alors peu

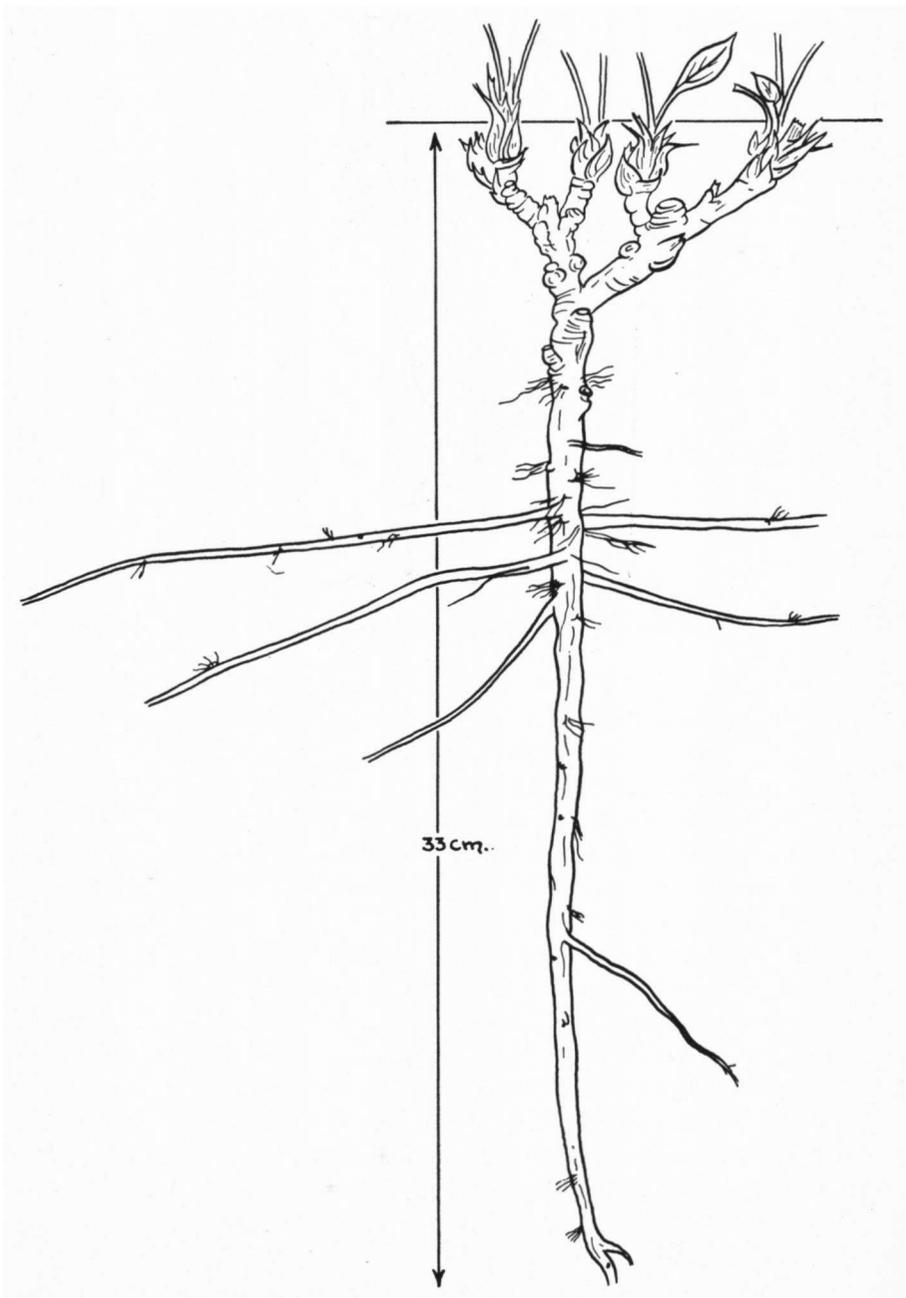


Fig. 4. Système racinaire de *Limonium vulgare*.

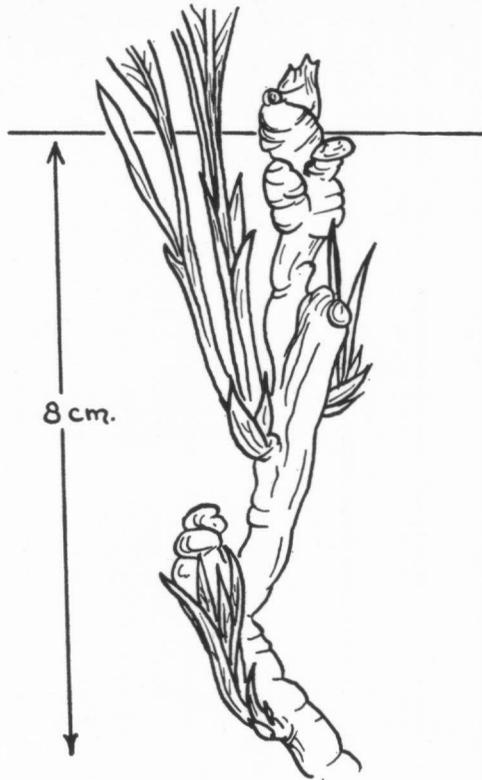


Fig. 5. Développement des pousses souterraines chez *Limonium vulgare*.

développée (fig. 6c). Au comportement aérien des tiges et des feuilles correspond un comportement identique du système racinaire. Ce phénomène se présente chez d'autres espèces, par ex. *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima* et *Atriplex hastata* var. *triangularis*.

A2: *Sonchus maritimus* (20 cm). La racine primaire, épaisse, descend d'ordinaire obliquement. Il y a souvent une racine secondaire mince très longue à la partie supérieure de la racine primaire. De toute façon, peu ou pas de racines secondaires.

A3: Le type A1 se transforme graduellement en type A3. C'est le *generalized primary root system* de CANNON (1949).

Lotus corniculatus ssp. *decumbens* (10 cm). Beaucoup de longues racines secondaires minces obliquement descendantes. Sur les racines secondaires il y a peu de nodosités racinaires de $1\frac{1}{2}$ à 2 mm de diamètre.

Trifolium maritimum (10 cm). La racine primaire porte d'ordinaire 1 à 3 tiges. De nombreuses racines secondaires minces, d'une longueur allant jusqu'à 8 cm. Nodosités racinaires de forme irrégulière, d'un diamètre maximal d'environ 3 mm, fixées surtout sur la partie supérieure de la racine primaire.

Spergularia marginata (17 cm). Racines secondaires minces ou plus épaisses assez nombreuses, s'enfonçant obliquement.

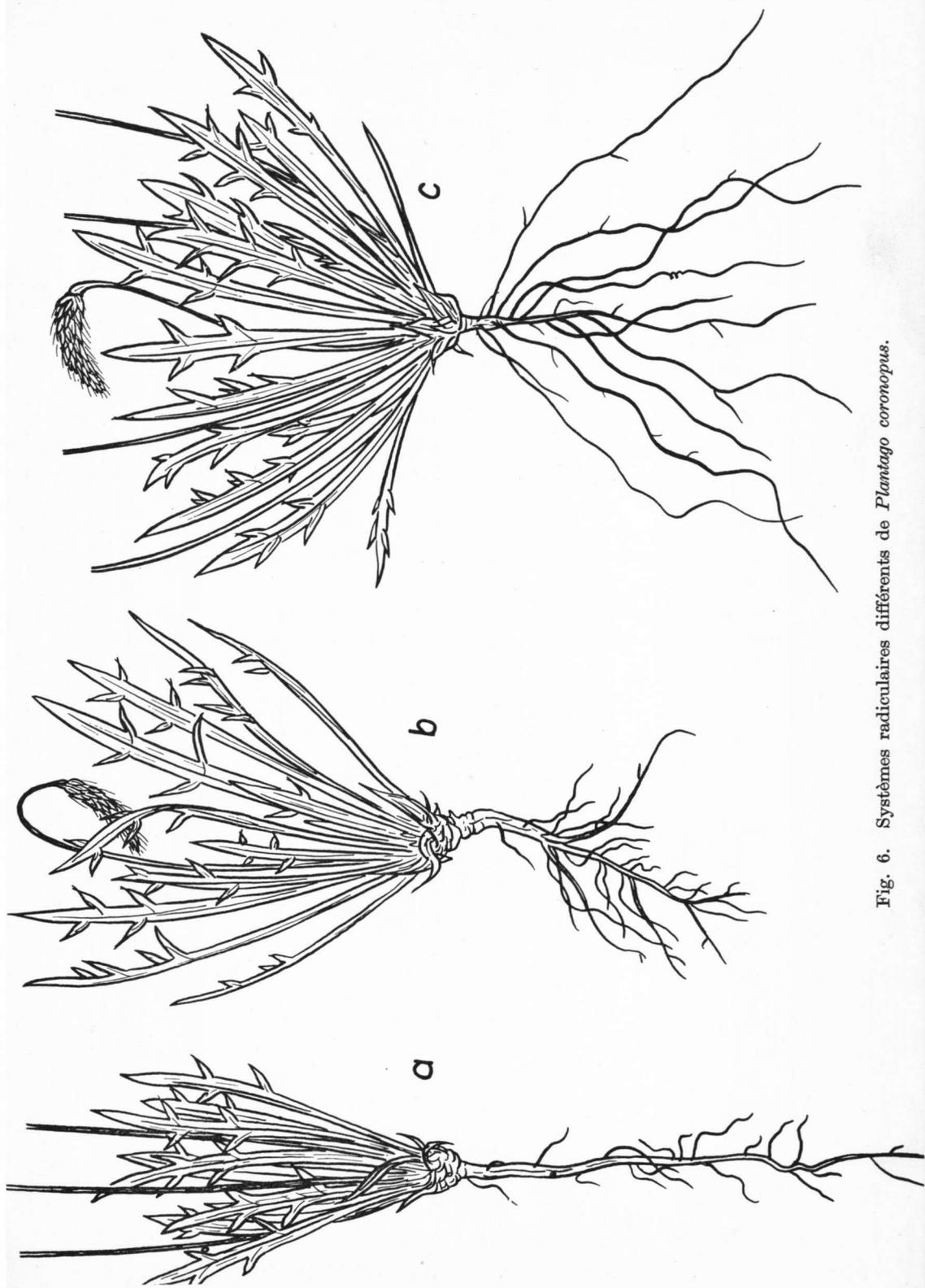


Fig. 6. Systèmes radicaux différents de *Plantago coronopus*.

Sonchus asper var. *pungens* (8 cm). Peu de racines secondaires assez épaisses, à peu près hiorzontales ou s'enfonçant obliquement, mais beaucoup de racines secondaires et tertiaires minces.

Suaeda maritima (11 cm). Assez nombreuses racines secondaires horizontales. Les branches inférieures de la tige sont également disposées horizontalement.

Salicornia europaea (12 cm). Assez nombreuses racines secondaires, les supérieures horizontales, de même que les branches inférieures de la tige.

Arthrocnemum fruticosum (15 cm). Assez nombreuses racines secondaires, à peu près horizontales ou s'enfonçant obliquement. Des racines kladogènes, d'une longueur allant jusqu'à 8 cm, se développent souvent sur les tiges rampantes.

Linum maritimum (13 cm). Beaucoup de racines secondaires et tertiaires.

Melilotus indicus (16 cm). Racine primaire longue et mince ainsi que les racines secondaires. Quelques nodosités radiculaires oblongues, d'environ 2 mm de longueur.

Atriplex hastata var. *triangularis* (10 cm). La plupart des racines secondaires supérieures divergent horizontalement, de même que les branches inférieures de la tige.

Aster tripolium (10 cm). Système racinaire variable. Le type le plus fréquent et le plus original est l'A3 (fig. 7a). Dans les sols plus humides,

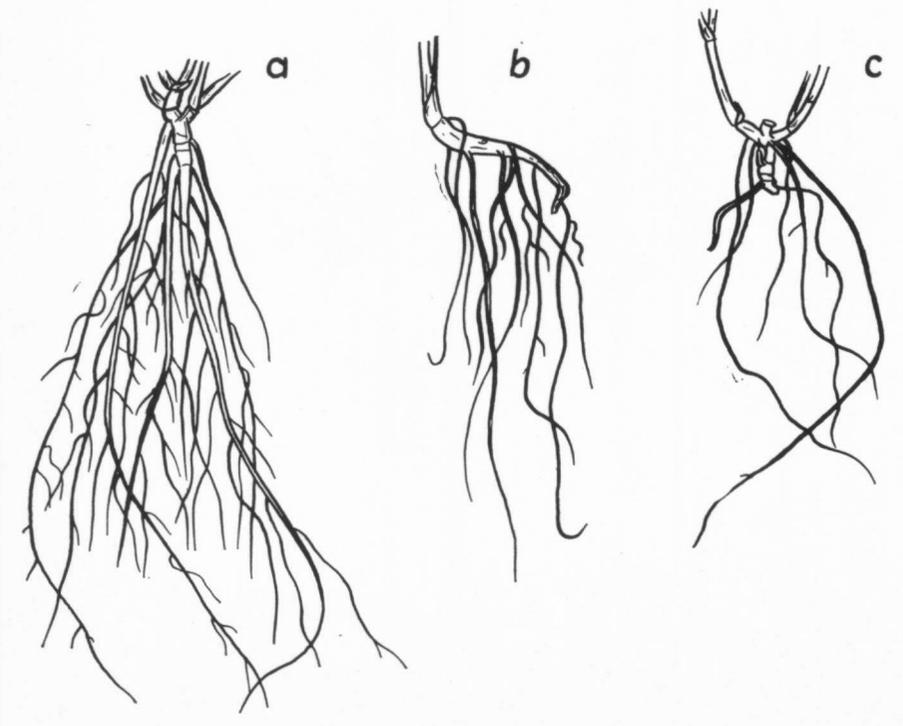


Fig. 7. Systèmes racinaires différents d'*Aster tripolium*.

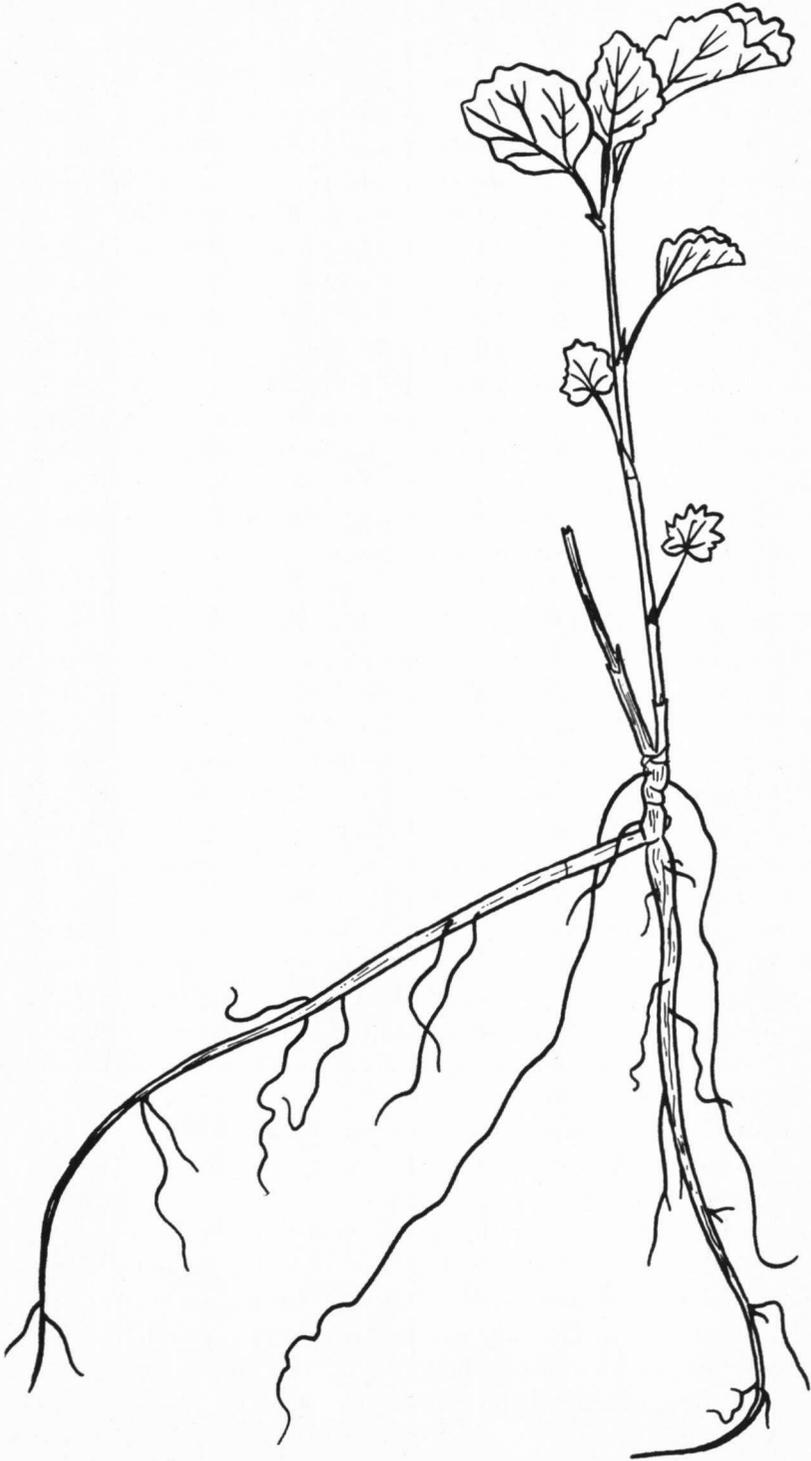


Fig. 8. Plante de deux ans d'*Althaea officinalis*.

la racine primaire s'arrête et des racines se développent ainsi que le montrent les figures 7b et 7c. La forme c habite des sols moins salés que la forme b.

A4: *Halimione portulacoides* (19 cm). Beaucoup de racines kladogènes, qui pénètrent perpendiculairement dans le sol jusqu'à une profondeur d'environ 10 cm, se développent sur les tiges rampantes.

A5: *Althaea officinalis* (25 cm). Quelques racines principales épaisses descendantes, tandis que le reste se développe d'abord horizontalement et se courbe ensuite vers le bas. En plus de ces racines épaisses existent d'assez nombreuses racines longues et minces.

Dans la plante jeune se forme d'abord une racine pivotante. La deuxième année se développe une nouvelle pousse à la base de la tige morte de l'année précédente, tandis qu'en même temps apparaît une deuxième racine aussi épaisse que la racine primaire (fig. 8). Au bout de quelques années se développe l'ensemble des racines épaisses semblables qui porte un grand nombre de tiges.

Lythrum salicaria (22 cm). Système irrégulier de racines épaisses ligneuses qui portent d'assez nombreuses racines longues et minces.

B1: *Plantago cornuti* (14 cm). L'axe radicaire cylindrique nouveau atteint une longueur maximale de 4 cm et un diamètre maximum de 1 cm. Les racines kladogènes naissent latéralement sur l'axe radicaire et s'enfoncent verticalement. De l'axe naissent également des pousses aériennes qui, en disparaissant, font apparaître des cicatrices noueuses. WEBER (1936) a décrit un tel système chez *Plantago major*. La racine primaire meurt dès la première année. Elle est remplacée par des racines kladogènes. Ainsi se développe une plante à rhizome vertical court. C'est un rhizome monopodique à inflorescences latérales.

Taraxacum mediterraneum (12 cm). L'axe radicaire cylindrique s'amincit jusqu'à environ 6 cm de profondeur. Cet axe est constitué en grande partie par la racine primaire, dont la partie inférieure meurt. De cette façon beaucoup de racines font partie du système radicaire primaire et des racines kladogènes apparaissent seulement dans la partie supérieure de l'axe radicaire.

Aster tripolium. Cette espèce développe parfois un système radicaire qui ressemble au type B1 (fig. 7c). C'est pourtant un système sympodique, l'inflorescence étant terminale.

B2: *Orchis palustris*. Il existe une vieille racine tuberculisée desséchée à côté de laquelle se développe le nouveau tubercule de remplacement pour l'année suivante. À la base de la tige, au dessus des racines tuberculisées, naissent des racines kladogènes horizontales peu nombreuses.

B3: Les Renonculacées et les Ombellifères perdent souvent très vite leur système radicaire primaire et le remplacent par des racines kladogènes situées aux nœuds inférieurs des tiges orthotropes ou à tous les nœuds des tiges plagiotropes (WEBER, 1936). Ce même phénomène existe chez d'autres Dicotylédones, dans le genre *Valeriana* par exemple (SHAFIYEV, 1964).

Ranunculus sardous (6 cm). Les racines kladogènes blanches, semblables, sans racines secondaires, descendent verticalement. C'est la forme d'enracinement *centralized uniform* de CANNON (1949).

Oenanthe lachenalii (9 cm). Des racines très minces s'observent à côté d'autres, épaissies dans la partie supérieure (*Speicherwurzeln*, GOEBEL, 1923; fig. 9). Parmi les racines gonflées existent des racines de l'année passée qui se dessèchent, de même que de jeunes racines qui continuent à s'épaissir. Ces gonflements s'étendent sur une longueur de 6 cm au maximum et atteignent souvent un diamètre d'environ 5 mm. C'est le type d'enracinement *centralized multiformal* de CANNON (1949).

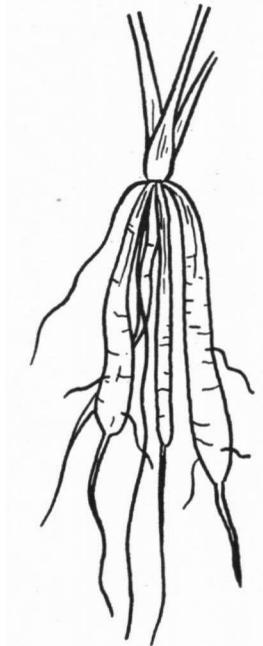


Fig. 9. Racines d'*Oenanthe lachenalii*.

B4: Ce type racinaire est caractéristique pour les Graminées. C'est un système racinaire fasciculé, remplissant de manière dense un faible volume de terre. Ce type se distingue ainsi du type B3 qui montre un système racinaire bien plus lâche, caractéristique des Dicotylédones (WALTER 1962 p. 190).

Hordeum marinum (11 cm). Annuelle, comme les deux espèces suivantes.

Lepturus filiformis (11 cm)

Polypogon maritimus (10 cm)

Puccinellia festucaeformis (14 cm). Vivace, comme les quatre espèces suivantes. C'est pourquoi elles forment des ensembles plus étendus à touffes très denses de racines minces, blanches. Les racines kladogènes âgées de trois à cinq ans des Graminées vivaces absorbent encore activement (TATARINOVA 1961).

Puccinellia convoluta (16 cm)

Carex extensa (10 cm). Enraciné de manière un peu moins dense.

Alopecurus bulbosus (14 cm). Des bulbes se forment par gonflement des bases des tiges et des feuilles radicales.

Triglochin bulbosa (10 cm). Des bulbes, autour desquels se situent les bases des feuilles alternes distiques, se forment par gonflement de 2 ou 3 bourgeons des feuilles les plus jeunes. Le bulbe est entouré d'une gaine fibreuse de feuilles mortes. La hampe naît à l'aisselle d'une des plus vieilles feuilles (fig. 10).

B5: *Hordeum secalinum* (15 cm)

Agropyrum elongatum (22 cm)

Carex distans (14 cm). Les nombreuses ramifications forment des bouquets denses.

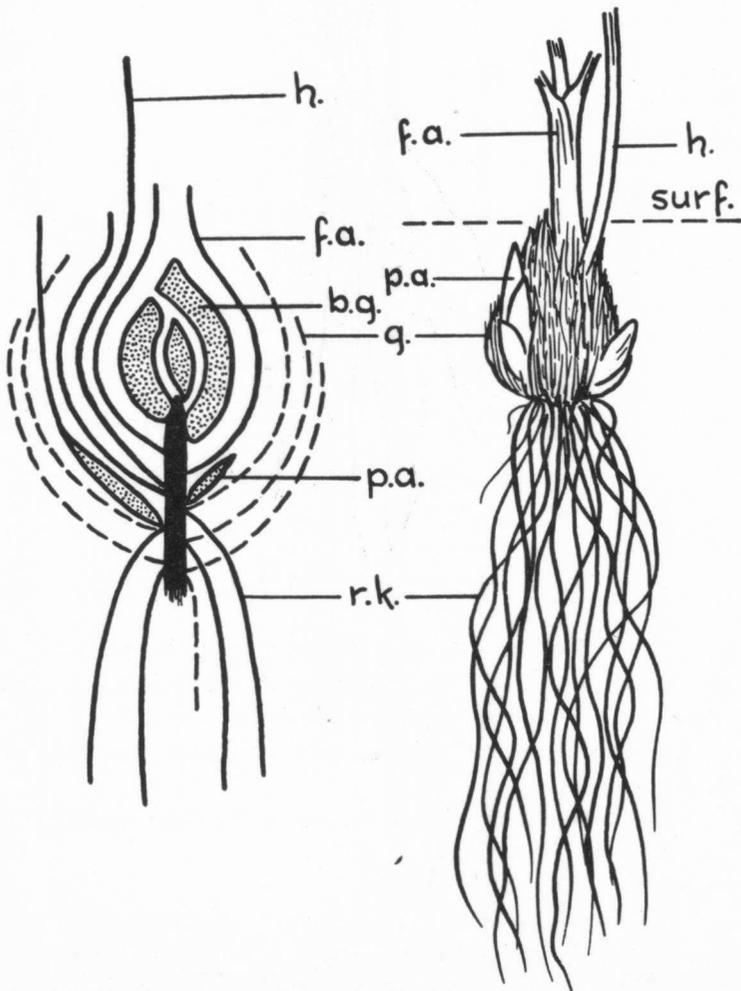


Fig. 10. *Triglochin bulbosa*; b.g. bourgeon gonflé; f.a. feuille assimilante; g. gaine de feuilles mortes; h. hampe; p.a. pousse axillaire; r.k. racine kladogène.



Fig. 11. *Aeluropus littoralis*.

Aeluropus littoralis (13 cm). Diffère des espèces précédentes surtout par ses stolons d'une longueur allant jusqu'à environ 1 m, ne portant que peu de racines kladogènes (fig. 11). Ressemble, à l'état végétatif, à *Cynodon dactylon*.

C: Des espèces à rhizomes forment des colonies plus ou moins étendues. Un seul individu occupe souvent une surface considérable (polycormie; voir BRAUN-BLANQUET, 1964, p. 45).

C1: Des rhizomes assez minces, droits, à feuilles rudimentaires réduites à des écailles, surtout dans les parties les plus jeunes. Le développement des tiges aériennes orthotropes et des rhizomes plagiotropes dépend de la saison (SEREBRIAKOVA, 1964).

Festuca fenas (16 cm). Rhizomes fortement enracinés, assez courts.

Agropyrum acutum (23 cm). Rhizomes longs, faiblement enracinés sauf à la base des pousses aériennes.

Agropyrum littorale (16 cm). Rhizomes longs, faiblement enracinés.

Cynodon dactylon (9 cm). Stolons très longs, enracinés aux nœuds. Le rhizome se distingue de celui des espèces précédentes par son épaisseur plus grande et par des feuilles rudimentaires plus courtes. Presque chaque nœud donne naissance à une pousse aérienne, développée alternativement à gauche et à droite (fig. 12).

C2: Rhizomes sans nœuds et entrenœuds bien distincts, comme dans le type D, mais plus épais et plus tortueux que le type C1. Les jeunes rhizomes sont garnis de feuilles rudimentaires membraneuses en forme d'écailles.

Carex divisa (18 cm). Rhizome à peine ramifié, à racines épaisses, profondes, avec des racines secondaires peu nombreuses, et à racines moins profondes avec de nombreuses racines secondaires. C'est la forme d'enracinement *decentralized multiformal* de CANNON (1949).

Juncus gerardii (22 cm). Rhizome avec d'assez nombreuses ramifications souvent courtes. Un grand nombre de racines kladogènes semblables, à racines secondaires courtes et peu nombreuses. C'est la forme d'enracinement *decentralized uniformal* de CANNON (1949).

Juncus subulatus (17 cm). Rhizomes régulièrement ramifiés, à racines minces, peu nombreuses, sans racines secondaires. À cause de la forte ramification, les plantes s'étendent dans toutes les directions. Ainsi se sont formées des polycormones plus ou moins symétriques de *Juncus subulatus*: *radial migration* (WEAVER et CLEMENTS, 1929).

Scirpus maritimus (13 cm). Rhizomes peu ramifiés à gonflements sphériques aux bases des tiges, atteignant jusqu'à 2 cm de diamètre. Les racines, desquelles partent de nombreuses racines secondaires très courtes, naissent à peu près exclusivement aux gonflements du rhizome. Une autre espèce du genre, *Scirpus fluviatilis*, porte également ces bulbes (KITAMURA *et al.*, 1964).

C3: *Trifolium fragiferum* (20 cm). Le système racinaire consiste en

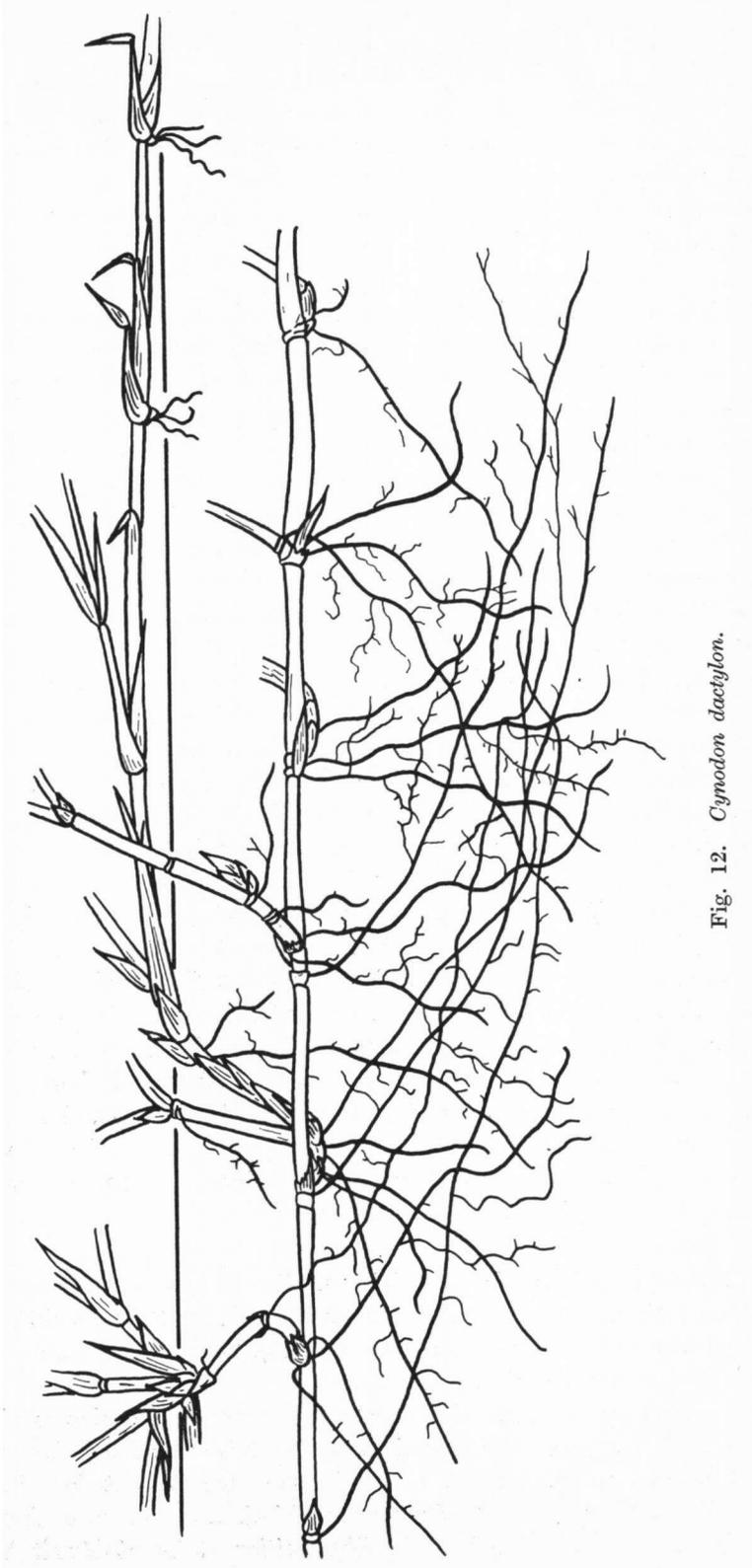


Fig. 12. *Cynodon dactylon*.

petits ensembles de tiges feuillées avec un certain nombre de racines épaisses, liées par des tiges souterraines, ou par des rhizomes, qui portent également ces racines épaisses. Il en part d'assez nombreuses racines minces. Les tiges rampantes produisent des racines kladogènes. Il existe un petit nombre de nodosités radiculaires oblongues ayant jusqu'à 3 mm de longueur.

D1: *Juncus maritimus*. Jonc vigoureux possédant des racines dépassant 25 cm de profondeur. Rhizomes peu ramifiés, droits: *linear migration* (WEAVER et CLEMENTS, 1929). Tous les 7 à 8 mm, le rhizome produit une pousse.

Juncus acutus. Les racines atteignent au moins 22 cm de profondeur. Les rhizomes très compacts produisent de nombreuses ramifications courtes qui meurent au bout de quelques temps. Poussettes serrées les unes contre les autres. La plante forme des touffes très serrées.

Holoschoenus vulgaris ssp. *romanus*. Les racines descendent au moins jusqu'à 25 cm de profondeur. Rhizome très compact, ressemblant à celui du *Juncus acutus*.

D2: *Triglochin maritima* (20 cm). Rhizome monopodique peu ramifié; ramifications disparaissant souvent vite. Les feuilles alternent à gauche et à droite du rhizome. Les feuilles vertes sont terminales. À l'aisselle d'une feuille morte, directement en arrière de la pousse verte, naît la hampe. Le rhizome est entouré d'une gaine épaisse blanchâtre de feuilles mortes. À la face inférieure du rhizome apparaissent de nombreuses racines assez minces avec peu de racines secondaires.

Scorzonera parviflora (17 cm). Rhizome sympodique charnu, régulièrement ramifié. Les feuilles alternent à gauche et à droite du rhizome, mais elles sont tellement tordues qu'elles donnent l'impression d'alternar au-dessus et au-dessous. Les feuilles vertes sont, sans exception, terminales. Le rhizome ne reste pas entouré des bases des feuilles mortes. La hampe terminale, continuation orthotrope du rhizome, est feuillée. Une pousse axillaire à la base de la hampe forme la suite du rhizome. À la partie inférieure du rhizome naissent un certain nombre de racines épaisses (jusqu'à 5 mm de diamètre) et quelques racines plus minces et plus courtes, qui toutes s'enfoncent verticalement.

E: *Phragmites communis* ssp. *isiacus*. Des rhizomes, souvent très profonds, les tiges s'élèvent verticalement et produisent des ramifications horizontales ou divergeant obliquement (fig. 13). Racines peu nombreuses, le plus souvent horizontales.

Les peuplements de *Phragmites* touchent souvent au *Juncion maritimi*. Dans ce cas les stolons de *Phragmites*, rampant à la surface, s'avancent dans les prairies salées. Sortant du sol, ils se courbent tout de suite sur la terre pour pénétrer dans le *Juncion maritimi*. Les stolons se forment seulement au bord des roselières du *Phragmition* et ils pénètrent à peu

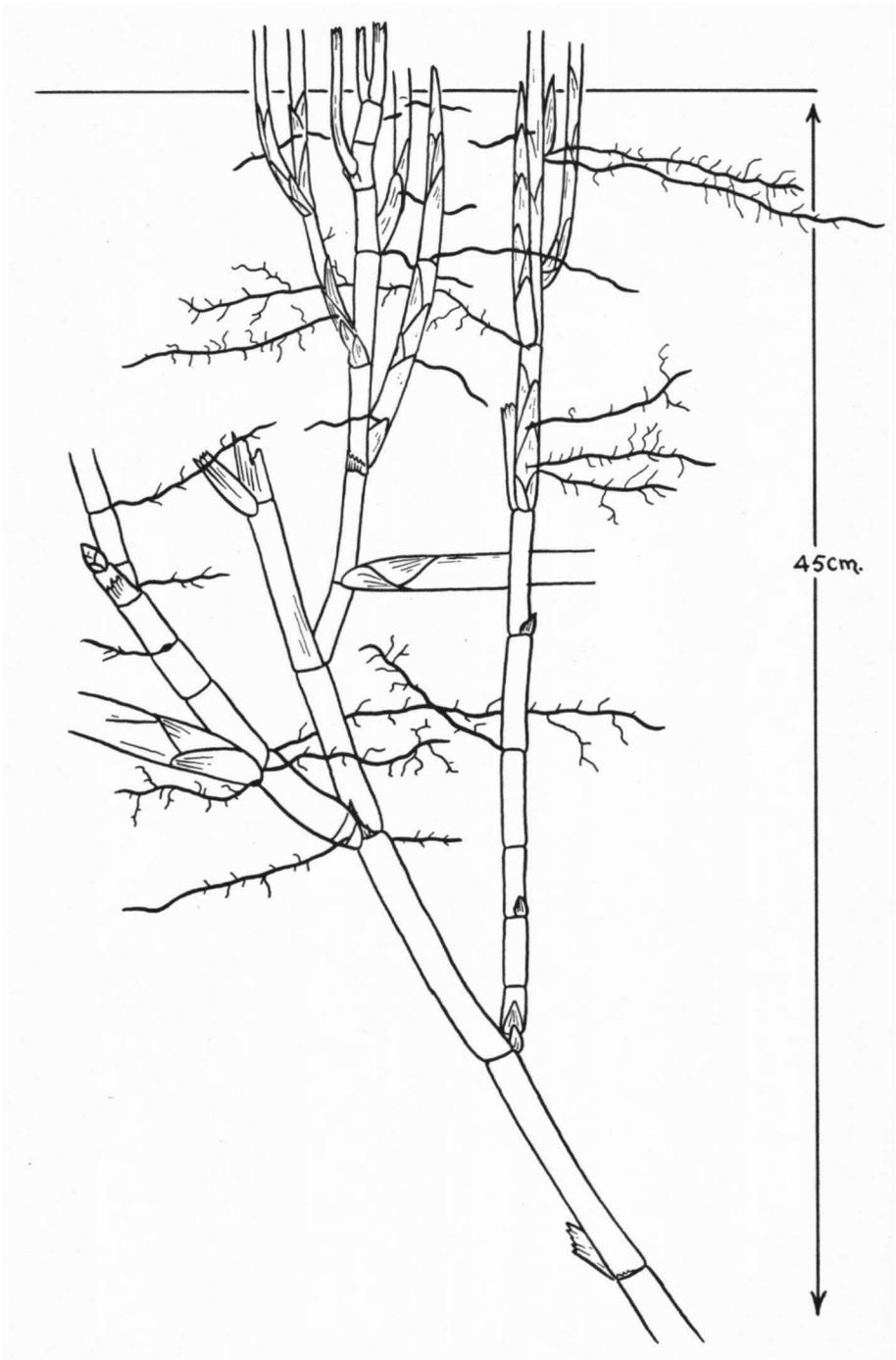


Fig. 13. Type d'enracinement E: *Phragmites communis* ssp. *isiacus*.

près perpendiculairement dans la végétation voisine. Le plus long stolon observé mesurait 740 cm et n'avait pas encore achevé sa croissance. Ces 740 cm débordaient au moins de 6 m la Phragmitaie. Ainsi une forte propagation végétative est réalisée. Les stolons s'enracinent aux nœuds et sur presque tous les nœuds apparaissent des pousses orthotropes qui se développent beaucoup plus vite que les racines. Il est possible que la forte propagation de *Phragmites* aux dépens du *Juncion maritimi* soit due au bouleversement du milieu par l'irrigation du sol par l'eau douce. Des espèces étrangères s'installent plus facilement dans des groupements peu stables influencés par l'homme et y montrent souvent une meilleure vitalité (BRAUN-BLANQUET, 1964, p. 581).

F: *Calystegia sepium* (15 cm). Du rhizome profond, tortueux, blanc, naissent partout des racines minces assez nombreuses qui descendent verticalement ou obliquement. Racines secondaires assez longues et assez nombreuses.