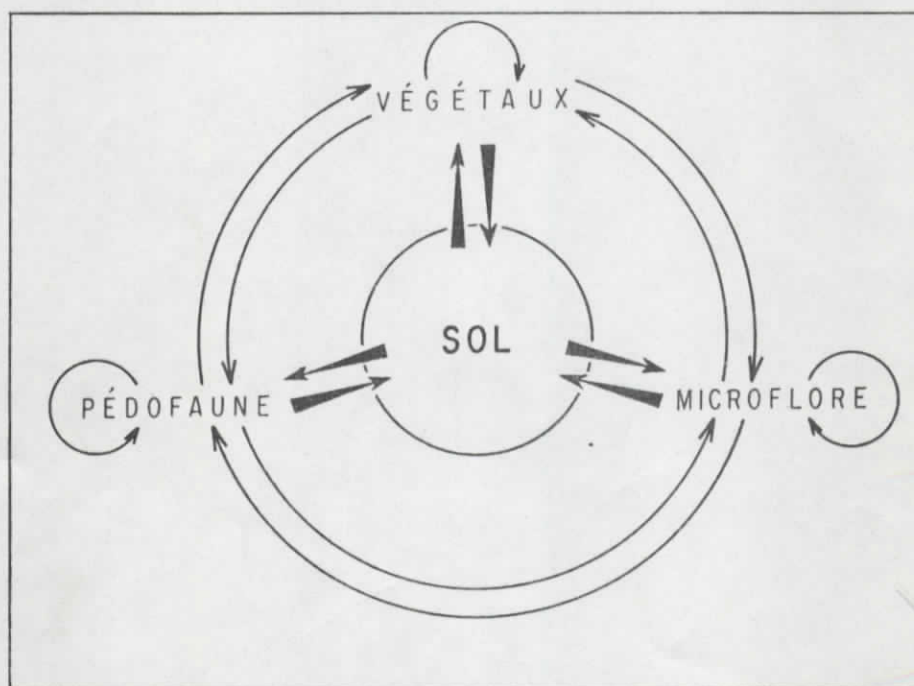


Cavis 88

ÉCOLOGIE DU SOL



**Colloque organisé par la Société d'Écologie
à Montpellier 30 mai - 2 juin 1973
présenté par P. LOSSAINT**

*Publié avec le concours
du C.N.R.S. et de la D.G.R.S.T.*

Aspects écologiques de la nutrition minérale des plantes gypsicoles de Tunisie

PAR

M. BOUKHRIS * et P. LOSSAINT **

I. INTRODUCTION

Il est bien connu que la distribution des espèces végétales dans leurs habitats naturels est fortement influencée par la plus ou moins grande richesse du sol en certains ions minéraux. Ainsi, l'excès de ces derniers, ou inversement leur carence dans les sols constituent des facteurs décisifs dans la répartition des taxons dans une région déterminée à dimension réduite ; les autres facteurs de l'environnement tels que la pluviosité et la température présentent alors une importance secondaire. On peut citer les exemples classiques des sols riches en sodium et chlore (sols salés), en oligo-éléments (sols acides), en métaux lourds et en magnésium (sols serpentinières), en calcium (sols calcaires), en calcium et magnésium (sols dolomitiques) dont les conditions édaphiques extrêmes déterminent la présence d'un certain nombre d'espèces particulières caractéristiques de chacun de ces groupes de sols, et la disparition de certaines espèces caractéristiques des sols qu'on peut qualifier de normaux. Les sols gypsifères, par leur richesse en calcium et sulfate, font partie de ces milieux particuliers. Leur flore est formée d'un mélange d'espèces spécialisées et d'espèces banales colonisant normalement les sols calcaires pauvres en soufre.

Lorsque le gypse affleure sous forme d'encroûtements ou de croûtes, les espèces banales deviennent rares et certaines d'entre elles sont complètement éliminées tandis que les taxons strictement liés à cette roche y dominent mais ne forment qu'un tapis végétal très clairsemé. Dans les dépressions et les bas-fonds où ces encroûtements sont recouverts par des sables éoliens peu ou pas gypseux, les espèces spécialisées sont également éliminées et sont

* Adresse actuelle : Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences, Tunis.

** C.E.P.E. L. Emberger, Dept. d'Écologie du Sol, C.N.R.S., B. P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

THE HISTORY OF THE UNITED STATES

OF AMERICA

FROM THE FIRST DISCOVERY TO THE PRESENT TIME

BY

JOHN F. JOHNSON

OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

AND

OF THE UNIVERSITY OF THE CITY OF NEW YORK

remplacées par des taxons couramment rencontrés dans les sols calcaires environnants.

L'objet du présent travail est d'examiner l'influence des caractères physiques et chimiques des sols gypseux sur la morphologie et la nutrition des végétaux se développant dans leur milieu naturel.

II. LES MILIEUX GYPSEUX DE TUNISIE

1. Localisation des stations d'étude.

L'emplacement des stations étudiées est indiqué dans la figure 1 dont l'examen montre que les affleurements de gypse occupent de grandes étendues dans presque toute la Tunisie, mais qu'ils ont le plus d'importance dans les régions du Sud et en particulier dans la zone située entre Gafsa et Gabès où la richesse en ce sel a favorisé la formation et l'extension des croûtes gypseuses.

2. Le climat.

Le climat de type méditerranéen, passe du Nord au Sud de la zone d'étude (qui s'étend du Kef à Douz), de l'étage bioclimatique semi-aride de L. Emberger à l'étage saharien. Les précipitations moyennes annuelles varient de 541 à 89 mm. Les températures moyennes annuelles se situent entre 16,3 et 20,9° C.

3. Les sols gypseux.

A. GÉNÉRALITÉS.

Dans les sols des régions humides, les formations gypseuses sont rares en raison du lessivage des sulfates relativement solubles, et de leur entraînement vers les bassins marins. Par contre, dans les régions arides et semi-arides de nombreux pays, les sulfates s'accumulent dans les sols et constituent divers gisements de gypse. Citons, à titre d'exemple, le cas des célèbres dunes de sables gypseux blancs du nouveau Mexique, les dépôts gypseux du bassin moyen de l'Ebre en Espagne, ou encore les sables gypseux du Souf en Algérie. En Tunisie, les dépôts gypseux occupent de vastes surfaces (Fig. 1) et existent dans la plupart des étages géologiques; ils peuvent même continuer à se former à l'heure actuelle mais ils sont les plus abondants dans le Trias, l'Eocène et le Mio-Pliocène.

B. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

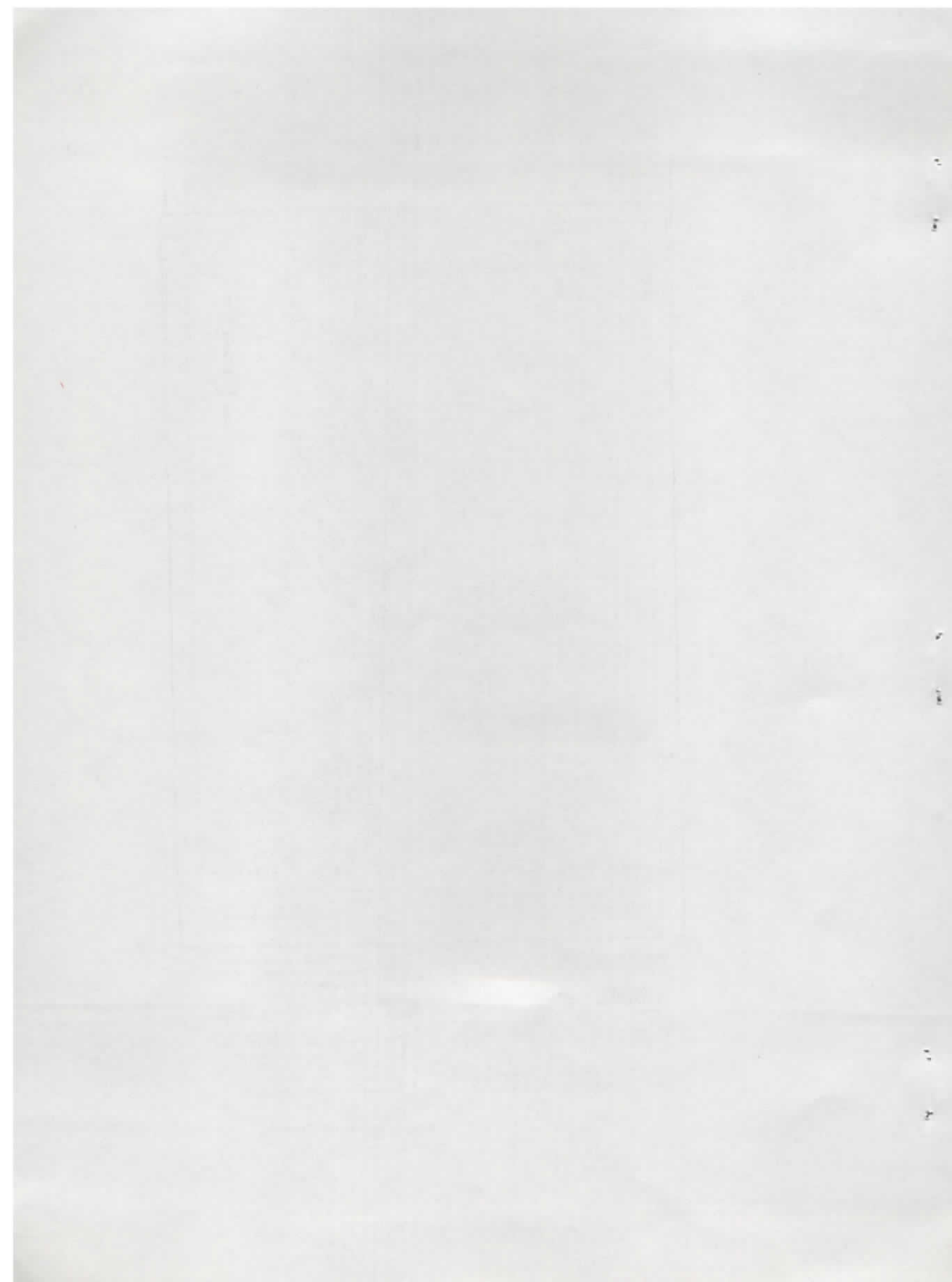
Les encroûtements gypseux du Sud tunisien sont souvent recouverts d'un sable éolien qui est en général peu épais (5 à 20 cm). Quelquefois, l'érosion pluviale ou éolienne entame le profil et l'emporte jusqu'à l'encroûtement sous-jacent qui, sous l'effet de l'insolation intense, se transforme partiellement en croûtes dures et compactes. Mais il est possible d'observer par places et surtout dans les dépressions des épaisseurs de la couche sableuse dépassant un mètre. Dans la plupart des cas, les sols gypseux ainsi formés ne possèdent pas d'horizons pédologiques nettement différenciés.

Au cours de prospections dans le Sud tunisien, nous avons eu l'occasion de distinguer au-dessus de l'encroûtement, des croûtes discontinues en plaques polygonales très typiques, prenant à la surface une couleur gris bleuté probablement due à des algues et à des lichens. De longues fentes de retrait délimitent ces polygones dont quelques-uns se démantèlent périodiquement en gros blocs sous l'effet de l'érosion.





FIG. 1. — Les affleurements de gypse en Tunisie.



Comme profil de référence, nous décrivons le profil n° 4 (Fig. 2) qui est le plus représentatif pour les types de sols rencontrés.

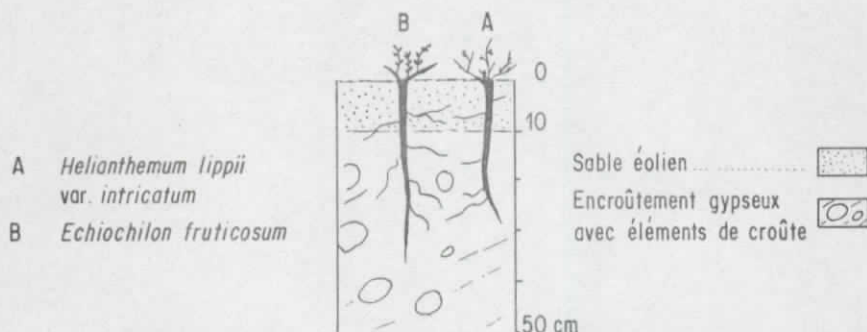


FIG. 2. — Profil dans une steppe à *Helianthemum lippii* var. *intricatum* (Gabès, 1968).

Localisation : Gabès.

Coordonnées : 33° 51' 21" N × 10° 01' 20" E.

Altitude : 35 m.

Topographie : terrain plat.

Végétation : *Helianthemum lippii* var. *intricatum*, *Echiochilon fruticosum*, *Plantago albicans*.

Recouvrement végétal : 25%.

Utilisation : terrain de parcours pour les troupeaux.

Morphologie du profil : on distingue de haut en bas :

- Surface du sol : nodules calcaro-gypseux assez durs de 5 à 10 cm de diamètre.
- (A) 0-10 cm : sable fin à structure particulière avec quelques petites concrétions de gypse, couleur jaune (10 YR 7/6) à l'état sec et jaune rougeâtre (7,5 YR 6/6) à l'état humide ; effervescence moyenne à l'acide chlorydrique, racines et radicelles nombreuses.
- C 10-100 cm et au-delà : encroûtement de gypse pulvérulent renfermant quelques petits blocs indurés ; porosité très faible ; couleur blanchâtre (10 YR 8/2) à l'état sec et brun très pâle (10 YR 8/4) à l'état humide ; effervescence très faible à l'acide chlorhydrique ; quelques racines.

Les caractères chimiques de ce profil sont indiqués dans le tableau 1.

Ce type de sol, de profil (A)C est représenté dans le Sud tunisien sur des terrains plats. Des sols semblables ont été décrits par LE HOUÉROU (1960) et POUGET (1968).

C. CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES.

a. Caractères physiques :

— Granulométrie.

La présence de gypse perturbe la détermination de la granulométrie à cause de sa dissolution dans la solution dispersante (l'hexamétaphosphate de sodium).

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

DEPARTMENT OF THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

THE HISTORY OF ARTS

C'est pour cela que nous étudierons ici uniquement la granulométrie des horizons de surface non encroûtés qui sont souvent moins riches en gypse.

La figure 3 donne les proportions des différentes fractions granulométriques de la terre fine non décarbonatée et non dégypsifiée de la couche superficielle de deux profils jugés suffisamment représentatifs de l'ensemble des treize profils de sols examinés. Elle montre l'importance de la fraction sableuse et la très faible teneur en argile de cette couche. Les sables qui dominent sont les sables très fins, ensuite viennent les sables fins. Les sables moyens et grossiers sont dans des proportions très faibles. Les sables très grossiers sont inexistant. Cette texture nettement sableuse est due à la présence de grains de quartz apportés par l'érosion éolienne ou pluviale et d'origine détritique en provenance de roches cristallines (TRICHET, 1963).

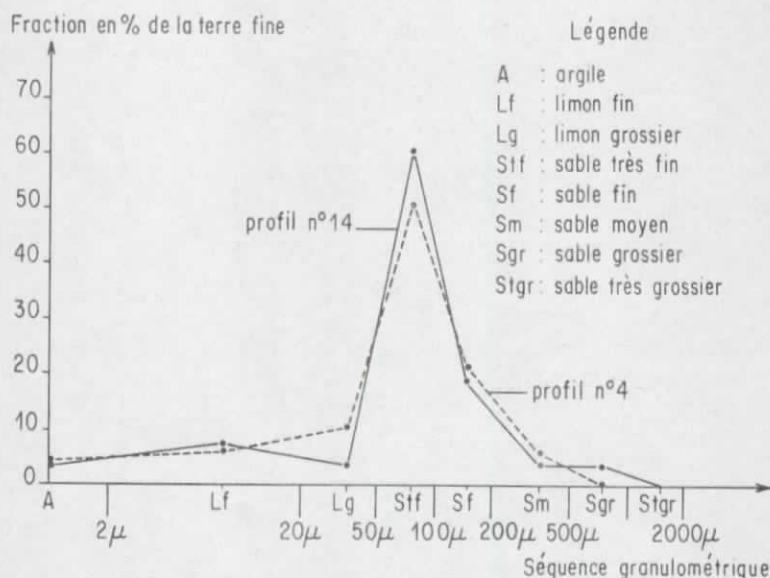


FIG. 3. — Diagramme granulométrique de l'horizon superficiel de deux sols gypsifères.

— Humidité.

Dans le cas des encroûtements pour lesquels les chiffres de la granulométrie n'ont aucune signification, seule l'étude de l'humidité permet une interprétation valable de leurs propriétés physiques. Ici, la capacité de rétention est élevée (de 20,5 à 48,1 %), il en est de même de la teneur en eau au point de flétrissement qui varie de 8,7 à 24,2 %. De ce fait, la tranche d'eau utilisable par les racines qui arrivent à y pénétrer (obtenue en faisant la différence entre la capacité de rétention et le point de flétrissement) est relativement faible (de l'ordre de 16 %).

La faible porosité ainsi que la forte compacité du gypse ralentissent les mouvements de l'eau et par conséquent réduisent la perméabilité.

Au-dessus de la croûte ou de l'encroûtement, la capacité de rétention est faible (de 2,9 à 15,6 %) mais normale pour un sol très finement sableux. L'eau disponible pour les plantes est proche de 8 %. Cette valeur faible explique le fait que ces sols à texture sableuse sont biologiquement secs.

1950

1951

1952

1953

1954

1955

1956

1957

1958

1959

1960

1961

1962

1963

1964

1965

1966

1967

1968

1969

1970

*b. Caractères chimiques :**— La matière organique.*

Les sols gypseux étudiés contiennent très peu de matière organique : le carbone organique total exprimé en % de terre fine séchée à l'air est très faible ($< 1\%$) dans l'horizon de surface ainsi que dans l'horizon profond (Tabl. I).

Les teneurs en azote total sont très basses (de l'ordre de $0,04\%$). Les rapports C/N qui traduisent l'activité biologique du milieu constituent un autre paramètre par lequel ces sols se distinguent ; ils sont particulièrement bas même dans les couches superficielles où la fraction sableuse est plus importante (la moyenne est de 7,8 pour 18 échantillons).

— Le complexe absorbant.

La capacité d'échange (T) est très faible dans ces sols pauvres en argiles et en matière organique : elle oscille entre 3 et 16 méq/100 g dans l'horizon superficiel et entre 3 et 8 méq/100 g dans l'horizon profond.

En présence d'une forte quantité de CaSO_4 , le complexe colloïdal est, bien entendu, saturé en bases échangeables. Dans tous les échantillons analysés, les valeurs obtenues pour la somme des bases (S) sont nettement supérieures à celles correspondant à la capacité d'échange (T). Ceci vient du fait que le liquide d'extraction employé (acétate d'ammonium à pH 7) met en solution une certaine quantité d'ions calciques à partir de la forte quantité de gypse dans ces sols. En effet, le calcium représentant la plus grande partie des bases échangeables, dépasse de beaucoup à lui seul la valeur de la capacité d'échange (Tabl. I) ; il comprend en fait une partie non échangeable solubilisée par le liquide d'extraction. Cet énorme excès de calcium facilement soluble est marqué par l'importance des plantes calcicoles, indiquant une remarquable coïncidence entre le chimisme des sols et les groupes écologiques.

Le magnésium échangeable est lui aussi bien représenté ; il varie de 0,7 à 1,5 méq/100 g dans la plupart des sols étudiés et arrive même à dépasser 7 méq/100 g dans le sol marno-gypseux de Takrouna.

Il n'en est pas de même pour le potassium qui ne se trouve qu'en faibles quantités à l'état adsorbé sur le complexe colloïdal : il oscille entre 0,2 et 0,8 méq/100 g dans l'horizon superficiel, et entre 0,1 et 0,5 méq/100 g dans l'horizon profond.

La teneur en potassium total est elle-même très faible ($< 1\%$ de la terre fine). Il en résulte une nutrition potassique très insuffisante.

Le sodium échangeable est encore plus faible (de l'état de traces à 0,3 méq/100 g) et ne prend des valeurs notables, proches de 10 méq/100 g, que dans le sol légèrement salé d'Aouinet et le sol marno-gypseux de Takrouna.

La réaction de ces sols qui traduit l'état d'équilibre entre les différents ions, est alcaline (pH de l'ordre de 8), ce qui est conforme à la végétation à tendance souvent basophile qui s'y développe.

— Les sels solubles.

La conductivité de l'extrait salin, de l'ordre de 2 mmhos/cm à 25°C indique une pression osmotique faible, ce qui n'est pas de nature à perturber l'absorption d'eau par les plantes.

Le calcium et le sulfate solubles dominent les autres ions et représentent plus de 95 % de la somme des anions et cations de l'extrait salin. Ils se trouvent souvent dans les mêmes proportions et dans la plupart des cas, chacun d'eux atteint 30 méq/100 g de terre.



TABLEAU I
Analyses chimiques de quelques sols gypseux

N° du profil	Stations	Prof. en cm	pH		Matière organique en % de la terre fine				Complexe absorbant en meq/100 g de la terre fine					P ₂ O ₅ assimil. en g/100 terre fine	
			eau 1 2,5	KCl N 1 2,5	M.O. totale	C	N	C/N	Ca*	Mg*	K	Na*	T	Ext. acide	Ext. Soude
17	Takrouna.....	0-20	8,2	7,7	0,38	0,22	0,044	5,00	52,80	7,02	0,56	10,56	16,68	0,015	0,029
7	Mezzouna.....	0-5 >5	8,2 7,8	7,9 7,6	0,58 0,96	0,34 0,56	0,044 0,063	7,72 8,89	45,00 343,20	0,78 0,36	0,41 0,11	0,12 traces	6,72 3,46	0,034 0,021	0,005 traces
9	Gafsa.....	0-20 >20	8,1 8,1	7,7 8,0	0,27 0,50	0,16 0,29	0,014 0,037	11,43 7,84	90,00 343,20	0,78 1,08	0,20 0,26	0,08 0,05	2,94 2,90	0,245 0,051	0,004 0,013
10	Gafsa.....	0-10 >10	7,8 8,0	7,4 7,7	1,43 0,82	0,83 0,48	0,102 0,051	8,14 9,41	64,20 357,60	1,02 0,36	0,81 0,26	0,14 traces	13,52 4,76	0,220 0,090	0,015 traces
6	Aouinet.....	0-10 >10	8,1 8,8	7,9 8,5	0,84 0,69	0,49 0,40	0,056 0,051	8,75 7,84	44,40 344,40	1,86 3,84	0,56 0,54	4,74 10,38	6,70 3,18	0,072 0,022	0,011 0,003
4	Gabès.....	0-10 >10	8,0 8,1	7,6 7,8	0,41 0,43	0,24 0,25	0,028 0,030	8,57 8,33	225,60 326,40	0,60 1,68	0,20 0,18	0,05 0,26	4,22 6,96	0,010 traces	0,003 0,003
5	Gabès.....	0-10 10-70 70-90 >90	8,1 8,0 8,0 8,0	7,7 7,6 7,6 7,6	0,46 0,22 0,17 0,14	0,27 0,13 0,10 0,08	0,042 0,018 0,014 0,007	6,43 7,22 7,14 11,43	76,20 199,20 83,40 76,80	0,90 1,02 1,44 1,56	0,24 0,21 0,23 0,18	0,21 0,21 0,14 0,08	7,30 6,60 7,30 7,70	0,003 0,010 0,013 0,106	0,003 0,005 0,006 traces
14	Douz.....	0-15	8,2	7,9	0,17	0,10	0,009	11,11	218,40	0,84	0,32	0,35	3,22	0,044	traces
11	Matmata.....	0-5 >5	8,3 8,1	7,9 7,8	0,17 0,10	0,10 0,06	0,037 0,028	2,70 2,14	44,40 300,00	1,50 0,78	0,74 0,23	0,23 0,03	6,74 5,86	0,030 0,003	0,021 traces

* Le calcium échangeable comprend en fait une partie non échangeable solubilisée par le liquide d'extraction (acétate d'ammonium à pH 7) à partir de la forte quantité de gypse dans ces sols. Il en est de même pour le magnésium et le sodium.

TABLEAU II
Composition chimique de l'extrait salin (rapport $\frac{\text{sol}}{\text{eau}} = \frac{1}{10}$) de quelques sols gypseux de Tunisie

N° du profil	Stations	Prof. en cm	pH	C.E. mmhos/cm à 25°C	Résidu sec mg/l	méq/100 g de sol							K ⁺	Na ⁺
						CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺			
36	Le Kef.....	0-20 20-27 >27	7,6 7,5 7,3	1,85 2,00 2,00	2 044 2 280 2 272	0	0,87	traces	28,49 31,75 32,18	24,40 28,20 31,00	1,60 0,20 0,10		0,70 0,05 0,05	0,20 0,05 0,02
17	Takrouna.....	0-20	7,6	1,85	1 464	0	0,63	3,70	18,94	10,40	3,36		0,22	6,60
25	El Djem.....	0-20	7,0	2,12	2 264	0	0,33	traces	32,62	31,40	0,31		0,07	0,05
7	Mezzouna.....	0-5 >5	7,7 7,2	0,24 2,00	105 2 288	0	0,50 0,43	traces	1,26 32,48	2,04 31,00	0,10 0,14		0,10 0,07	0,07
9	Gafsa.....	0-20 >20	7,2 7,2	1,82 2,00	1 904 2 156	0	0,34 0,36	traces	29,43 32,35	28,00 30,40	0,13 0,46		0,15 0,07	0,05 0,25
10	Gafsa.....	0-10 >10	7,3 7,4	1,38 2,00	1 336 2 136	0	0,56 0,39	traces	19,20 31,87	18,00 30,00	0,35 0,14		0,27 0,12	0,07 0,05
6	Aouinel.....	0-10 >10	7,2 7,3	0,90 2,85	472 2 852	0	0,38 0,32	5,30 9,70	2,39 36,27	4,24 32,00	0,61 3,28		0,25 0,42	3,32 8,70
4	Gabès.....	0-10 >10	7,5 7,5	2,00 2,00	2 048 2 136	0	0,36 0,32	traces	30,17 32,18	29,80 30,00	0,16 0,50		0,12 0,12	0,25 0,15
5	Gabès.....	0-10 10-70 70-90 >90	7,5 7,4 7,5 7,5	1,75 2,00 1,85 1,85	1 863 2 092 2 024 2 112	0	0,38 0,32 0,35 0,33	traces	27,81 31,28 28,44 30,21	26,60 29,20 28,00 28,20	0,27 0,40 0,56 0,59		0,10 0,10 0,10 0,07	0,12 0,17 0,22 0,10
31	El Hamma de Gabès..	0-20	7,5	2,12	2 240	0	0,38	0,40	31,20	29,04	0,63		0,40	0,57
34	Kébili.....	0-20	7,5	2,00	2 204	0	0,41	0,90	31,67	29,00	0,63		0,50	0,92
14	Douz.....	0-15	7,1	1,85	2 096	0	0,32	0,10	31,31	29,60	0,35		0,15	0,32
11	Matmata.....	0-5 >5	8,0 7,3	0,22 2,00	80 2 096	0	0,55 0,35	traces	0,70 31,92	1,24 30,00	0,21 0,38		0,27 0,15	0,17 0,07



Les quantités de sodium, potassium et chlorure sont peu importantes.

Le pH de l'extrait salin est de l'ordre de 7,5.

Ces facteurs climatiques et édaphiques, auxquels s'ajoute l'influence humaine sont défavorables à l'installation de la forêt mais ont permis le maintien et le développement d'une végétation basse très clairsemée que nous examinerons dans ce qui suit.

III. LA VÉGÉTATION DES SOLS GYPSEUX

La flore des différents biotopes gypseux est très variée. Elle comprend en plus des espèces strictement liées au gypse, un grand nombre d'espèces indifférentes au substrat édaphique.

Comme ces taxons appartiennent à des habitats secs et chauds, on peut se demander s'ils possèdent des particularités morphologiques pour réagir aux effets défavorables de la sécheresse atmosphérique et édaphique et aux teneurs élevées en gypse des sols.

Il est intéressant aussi de rechercher dans quelle mesure le chimisme particulier des sols influe sur la nutrition minérale des végétaux se développant dans leur milieu naturel.

Nous commencerons cette étude par l'examen des types biologiques et de la morphologie des systèmes souterrains et aériens de certains d'entre eux.

1. Les types biologiques.

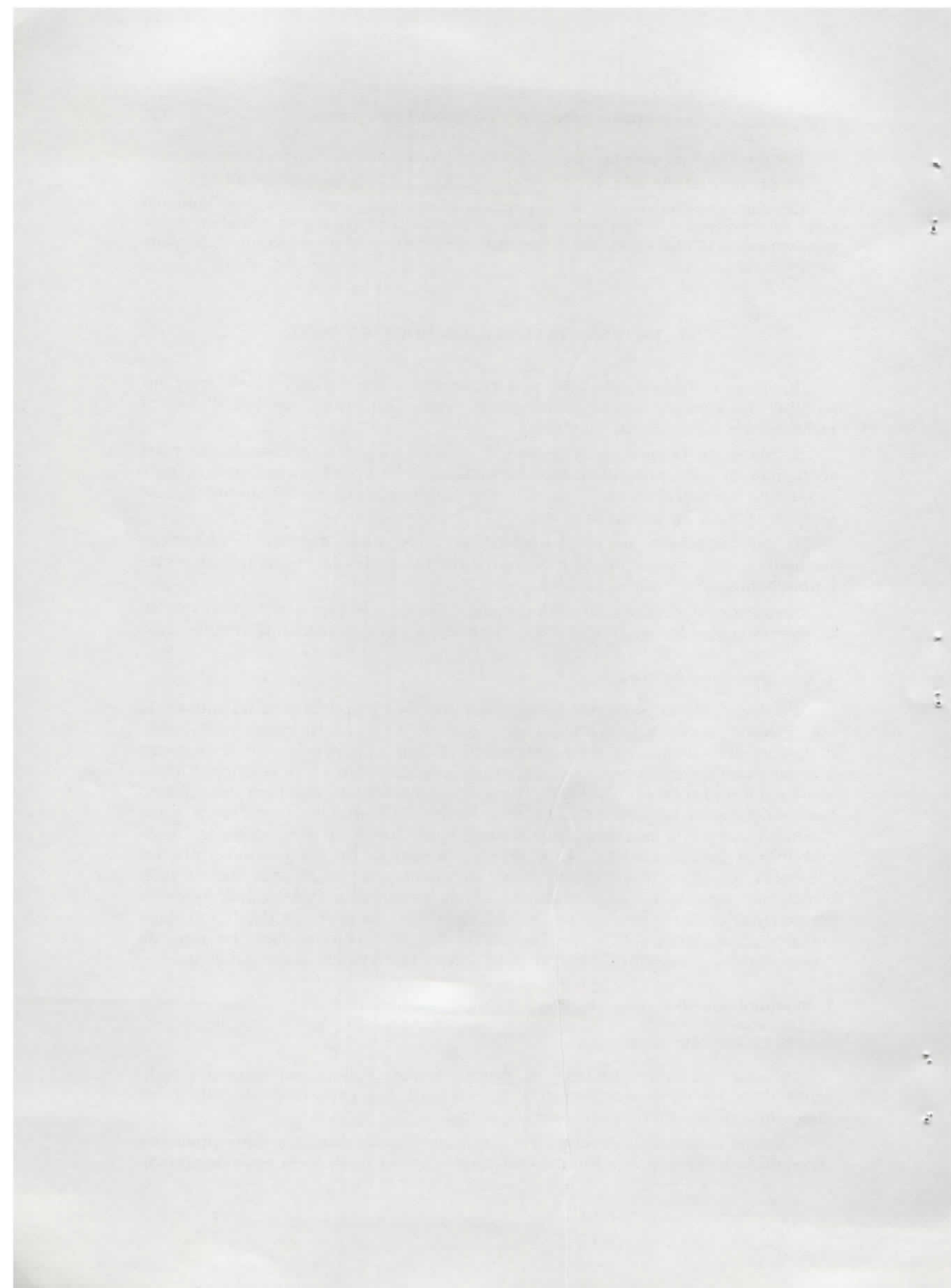
La description des groupements végétaux qui s'installent sur les différents sols gypseux a été faite en détail par LONG (1954) et LE HOUÉROU (1959-1969). Il ressort des travaux de ces auteurs que les biotopes gypseux se distinguent non seulement par les types d'associations végétales qui s'y développent, mais aussi par les spectres biologiques. Ainsi, les groupements végétaux des encroûtements gypseux superficiels du Centre et du Sud tunisien renferment généralement une forte proportion de chaméphytes (de 45 à 60 % selon les associations) et ne couvrent que 10 à 30 % de la surface du sol. Ceux des plaines sableuses, et surtout des dépressions limoneuses ou argileuses, se caractérisent par contre par la diminution de la proportion des chaméphytes et l'augmentation du pourcentage des thérophytes ; ces derniers dépassent dans certaines associations 70 % de l'ensemble des types biologiques. Le taux de recouvrement y est alors élevé et peut atteindre 90 % en année pluvieuse.

2. Morphologie des systèmes souterrains et aériens.

A. LE SYSTÈME SOUTERRAIN.

On sait que la profondeur de l'enracinement et la répartition des racines dans les différents horizons du sol sont des caractères décisifs pour l'installation des plantes dans un sol donné.

Comme celles-ci se développent dans les régions étudiées dans plusieurs types de sols gypseux (encroûtements, sables et marnes), il est utile de connaître



tre l'influence du milieu sur la localisation des différents types de systèmes souterrains. Cela nous amène à examiner l'enracinement dans certains sols en suivant délicatement sur le terrain la configuration et l'extension du système souterrain de chaque espèce.

a) En présence d'encroûtement pulvérulent, les espèces présentent de fortes racines pivotantes qui descendent à 30-40 cm de profondeur et même davantage (Fig. 4 a). Elles présentent des ramifications soit profondes (*Anarrhinum brevifolium*, *Gymnocarpus decander*) soit à la fois superficielles et profondes (*Echiochilon fruticosum*, *Atractylis serratuloides*). Ce système racinaire particulièrement bien développé résiste fortement à l'érosion éolienne et pluviale et maintient de façon énergique le sol en place. Il permet aussi à chaque plante d'absorber de l'eau à partir d'un volume assez considérable de sol.

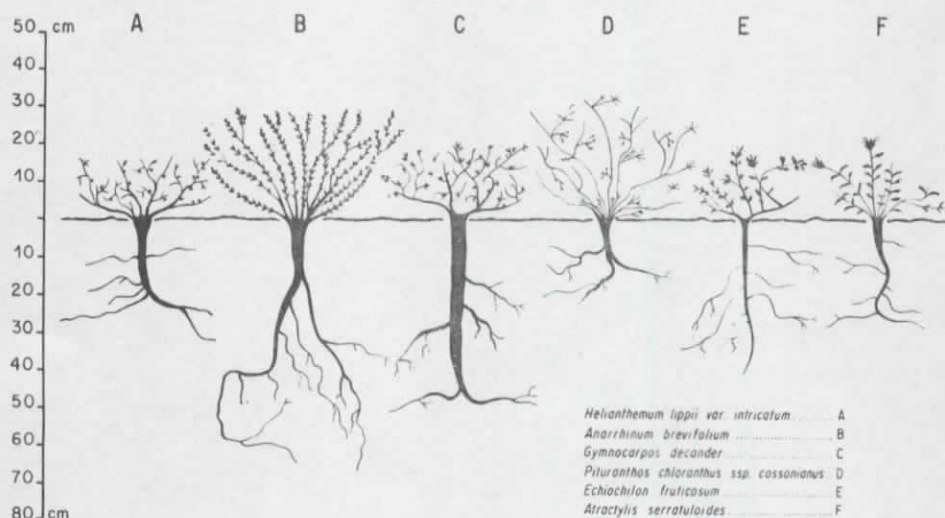
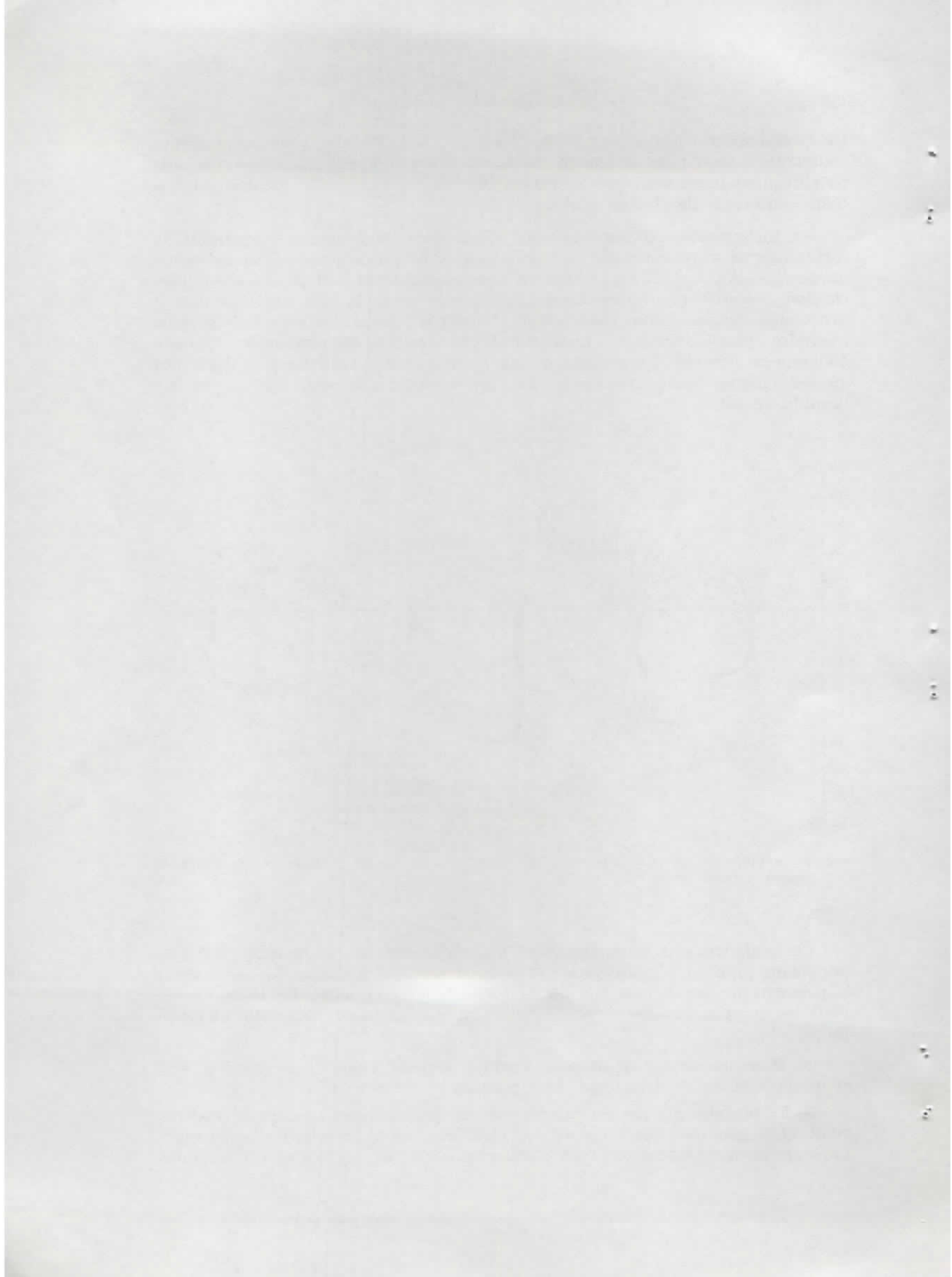


Fig. 4a. — Différence de pénétration des racines de quelques espèces croissant sur encroûtement gypseux à Gabès (Août 1970).

La tendance à la compacité de l'encroûtement est un facteur physique important pour la végétation à cause de la résistance mécanique opposée à la pénétration des racines peu développées, telles que celles des thérophytes. Pour les espèces vivaces observées, elle impose l'extension verticale ou pivotante.

b) Dans les sables gypseux, les racines sont de longueur variée (Fig. 4 b) et il convient de les diviser en deux groupes :

— Le premier groupe est caractérisé par des racines fibreuses et d'autres pivotantes généralement courtes et ramifiées ne descendant que jusqu'à 15-20 cm de profondeur. Ce type d'enracinement très superficiel est fréquent



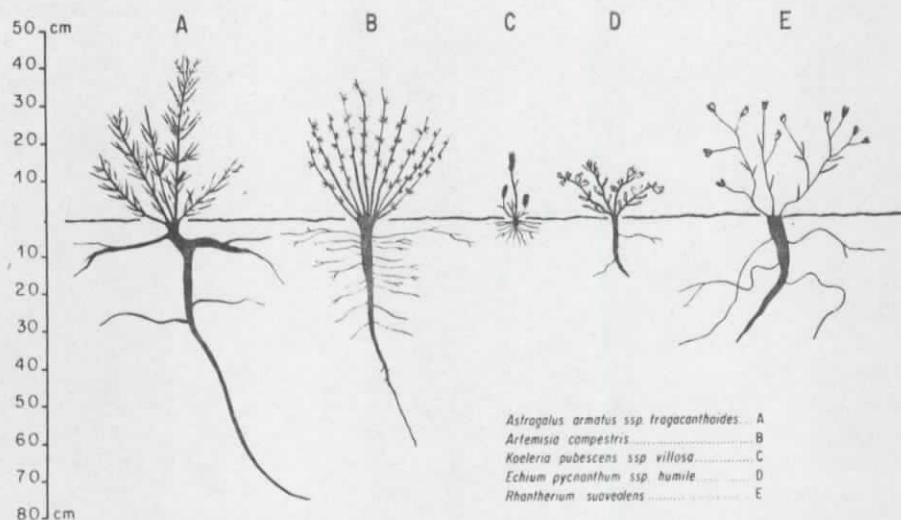


FIG. 4b. — Différence de pénétration des racines de quelques espèces croissant sur sable gypseux à Gabès (Août 1970).

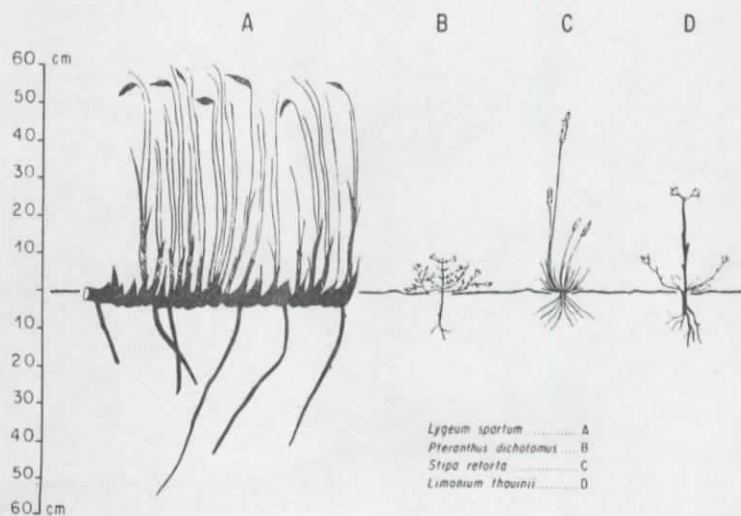
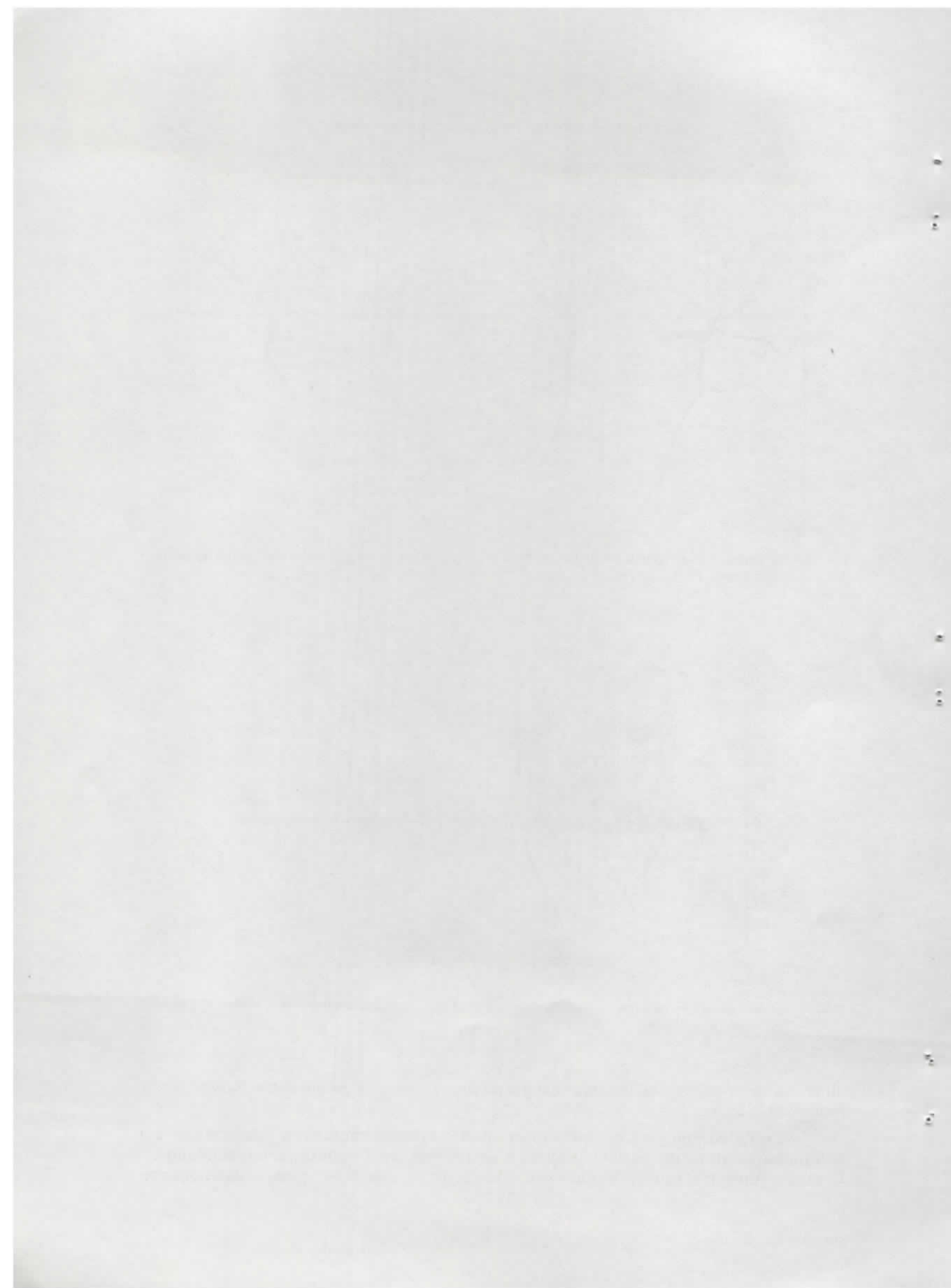


FIG. 4c. — Différence de pénétration des racines de quelques espèces croissant sur marne gypseuse à Takrouna (Mai 1970).

chez les thérophytes et les hémicryptophytes (*Koeleria pubescens*, *Salvia verbenaca*).

— Le deuxième groupe correspond aux systèmes racinaires profonds et à extension mixte, qui se développent à la fois en profondeur et latéralement. Les exemples les plus typiques qui illustrent ce cas sont ceux d'*Astragalus*



armatus et d'*Artemisia campestris* qui possèdent en plus des fortes racines pivotantes s'enfonçant jusqu'à 60-70 cm, de nombreuses racines secondaires s'étendant horizontalement au voisinage de la surface du sol.

c) Dans les marnes gypseuses, le système souterrain peut être superficiel ou profond (Fig. 4c). Les annuelles (*Pteranthus dichotomus*, *Limonium thouinii*, *Stipa retorta*) présentent des racines courtes mais denses et très ramifiées. L'espèce vivace (*Lygeum spartum*) est dotée d'un riche système souterrain composé de nombreux rhizomes peu profonds et des racines s'enfonçant jusqu'à 30-40 cm et s'étalant en longueur sur près de 70 cm. Ce dernier type d'enracinement, tout en garantissant la longévité de l'espèce, permet aux individus de remplir les espaces libres et de jouer un rôle important dans le recouvrement des sols.

Il ressort de ces observations que la profondeur d'enracinement varie suivant les espèces et les caractéristiques du sol. Ainsi, les racines des annuelles s'allongent et se ramifient à quelques centimètres sous la surface des sols sableux ou marneux mais n'arrivent pas à s'implanter dans les encroûtements gypseux. Quant à celles des pérennes, elles se développent relativement plus que l'appareil aérien et s'enfoncent profondément dans ces trois types de sol afin, semble-t-il, de prospecter le maximum de volume de terre.

B. LE SYSTÈME AÉRIEN.

— Caractères des tiges.

En examinant la figure 4a on remarque la disposition dense des tiges de plusieurs plantes vivaces dont *Helianthemum lipii* var. *intricatum*, *Anarrhinum brevifolium*, *Gymnocarpos decander*, *Pituranthos chloranthus* ssp. *cossonianus*.

Mais cela ne constitue pas un caractère propre aux plantes gypsiholes. Comme dans le cas des autres végétaux des régions arides, la densité et la rigidité de la ramure ne contribuent pas seulement à réduire la transpiration, elles permettent aussi de diminuer l'échauffement et l'effet des vents violents.

— Caractères des feuilles.

La forme des feuilles et leurs réactions aux conditions climatiques défavorables sont très variées et semblent déterminées par des caractéristiques de famille ou par les structures génotypiques des espèces.

C'est ainsi que certaines Borraginacées comme *Echium pycnanthum* ssp. *humile* et *Echiochilon fruticosum* ont des feuilles très réduites couvertes d'un duvet de soies raides qui pourrait avoir pour rôle de diminuer l'effet de l'intensité du rayonnement solaire. Quelques gypsohalophytes appartenant à la famille des Plombaginacées ou des Tamaricacées présentent à la surface de leurs feuilles des dépôts salins. C'est notamment le cas de *Limonium guyonianum*, de *Reaumuria vermiculata* et de *Tamarix* sp. Pour abaisser de façon effective leur consommation d'eau et compenser les déperditions inévitables, il arrive souvent qu'aux époques d'extrême sécheresse, les plantes réduisent leur appareil aérien en se défeuillant. Plusieurs exemples illustrent ce fait : *Erodium glaucophyllum* porte d'assez grands limbes suc-

the first of the two main groups of the population of the country.

The second group of the population of the country is the

third of the population of the country, the third of the population of the country.

The third group of the population of the country is the

fourth of the population of the country, the fourth of the population of the country.

The fourth group of the population of the country is the

fifth of the population of the country, the fifth of the population of the country.

The fifth group of the population of the country is the

sixth of the population of the country, the sixth of the population of the country.

The sixth group of the population of the country is the

seventh of the population of the country, the seventh of the population of the country.

The seventh group of the population of the country is the

eighth of the population of the country, the eighth of the population of the country.

The eighth group of the population of the country is the

ninth of the population of the country, the ninth of the population of the country.

The ninth group of the population of the country is the

tenth of the population of the country, the tenth of the population of the country.

The tenth group of the population of the country is the

eleventh of the population of the country, the eleventh of the population of the country.

The eleventh group of the population of the country is the

twelfth of the population of the country, the twelfth of the population of the country.

The twelfth group of the population of the country is the

thirteenth of the population of the country, the thirteenth of the population of the country.

The thirteenth group of the population of the country is the

culents à la saison des pluies et les perd complètement l'été ; *Retama raetam* se défeuille très tôt avant la fin de la période pluvieuse. Pour éluder les effets mortels de la sécheresse, les folioles d'*Astragalus armatus* ssp. *tragacanthoides* disparaissent tandis que les rachis se développent et durcissent en épines. Par contre, *Anarrhinum brevifolium* garde toujours quelques feuilles même en pleine saison sèche.

Ces plantes vivaces sont donc capables de supporter une déshydratation poussée grâce à la modification de leur aspect et leur activité selon les variations saisonnières de l'humidité.

Cependant, les annuelles comme *Launaea angustifolia* et *Limonium thouinii* ne présentent pas de caractères adaptatifs mais leur cycle végétatif très court leur permet d'échapper aux périodes de sécheresse.

Toutes ces modifications sont des xéromorphoses ou à la fois des gypsomorphoses et des xéromorphoses. Celles qui pourraient être considérées comme des gypsomorphoses typiques concernent surtout la forme générale des individus ou la couleur du feuillage. C'est principalement le cas du pin d'Alep ou du romarin qui, lorsqu'ils croissent sur les encroûtements gypseux de la région du Kef, prennent des caractères particuliers (faible vitalité des individus des deux espèces, coloration jaunâtre des feuilles de la seconde espèce) qui les distinguent de ceux rencontrés sur les sols calcaires.

3. Composition minérale.

A. DISTRIBUTION PHYTOGÉOCHIMIQUE DE QUELQUES ÉLÉMENTS NUTRITIFS DANS LES VÉGÉTAUX ET LES SOLS.

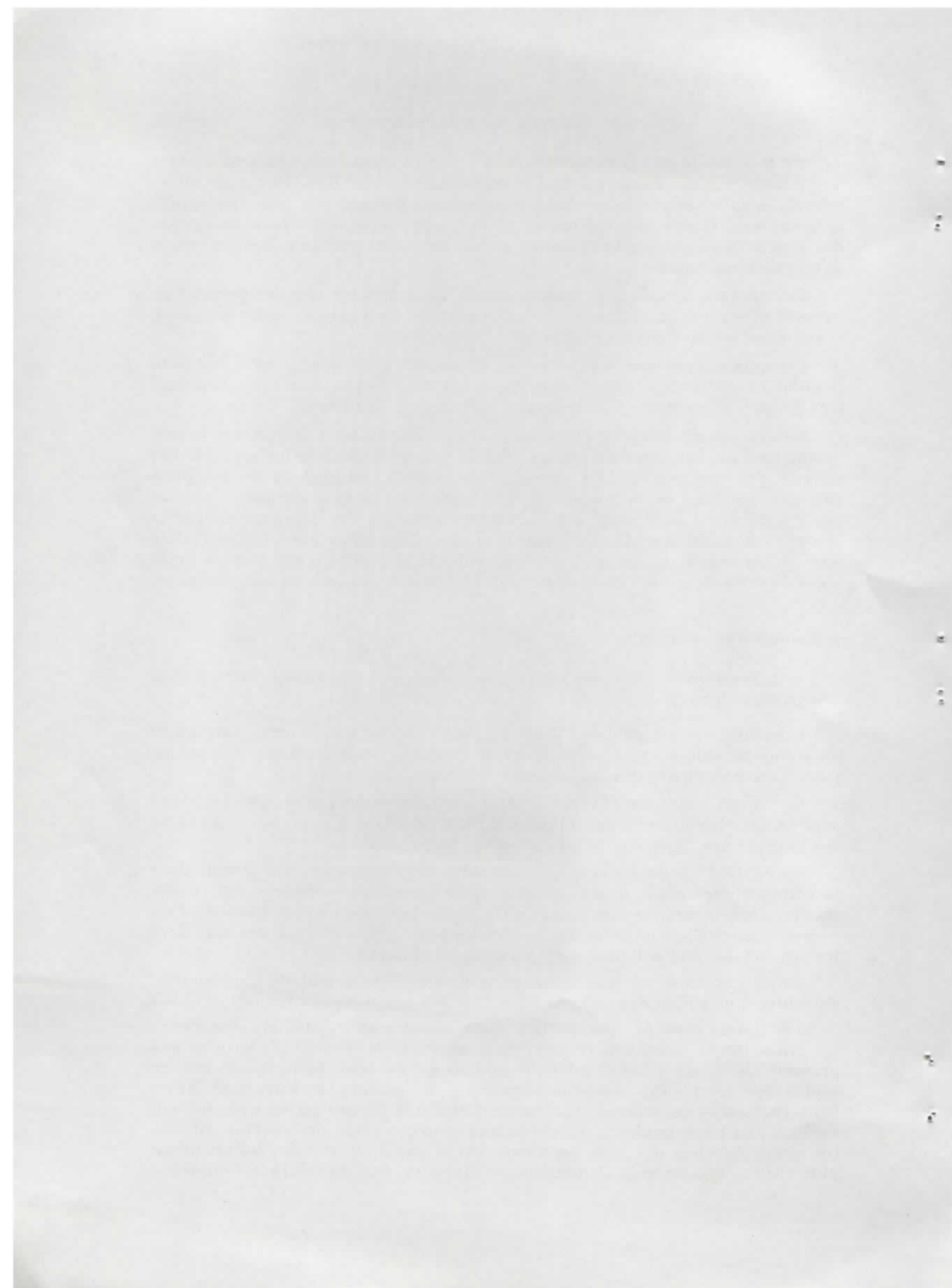
Une étude a été réalisée dans la région de Gabès le long d'un profil microtopographique, de manière à suivre la composition chimique des principales espèces et celle des sols correspondants.

Ce travail ayant été effectué en août 1971, la plupart des plantes vivaces avaient déjà perdu un grand nombre de leurs feuilles. Les récoltes ont donc été limitées aux tiges (ou aux pétioles) et aux racines.

La figure 5 montre que des différences importantes se manifestent dans la composition chimique des quatre espèces analysées (*Ononis natrix* ssp. *falcata*, *Helianthemum lipii* var. *intricatum*, *Anarrhinum brevifolium*, *Erodium glaucophyllum*) qui toutes se développent cependant sur des sols dont les teneurs en sels solubles sont presque identiques.

Parmi ces espèces, seul *Erodium glaucophyllum* accumule énormément de soufre, aussi bien dans ses pétioles (2,60 %) que dans ses racines (0,75 %).

Les autres espèces, quoiqu'elles soient aussi établies sur des sols riches en gypse (96 % dans l'encroûtement superficiel, 76 % dans l'encroûtement profond, 20 % dans les colluvions sableuses), ne sont pas plus riches en soufre que les plantes des sols normaux : les teneurs de leurs tiges et de leurs racines en cet élément varient de 0,11 à 0,31 %. Notons ici que chez ces espèces peu ammuulatrices, les racines peuvent avoir des teneurs en soufre égales à celles des tiges (comme c'est le cas d'*Ononis natrix*) ou même plus élevées (exemples : *Helianthemum lipii* et *Anarrhinum brevifolium*).



Quelle que soit leur teneur en cet élément, toutes les espèces analysées sont pauvres en azote, potassium et phosphore.

Comme ces trois éléments nutritifs sont peu abondants dans les biotopes gypseux, il semble qu'il y ait dans ce cas parallélisme entre la composition chimique des végétaux et celle des sols qui les portent. Il ne faut pas cependant oublier que les analyses n'ont porté que sur les tiges (ou les pétioles) et les racines de quatre espèces gypsicoles récoltées à la fin de leur cycle de végétation.

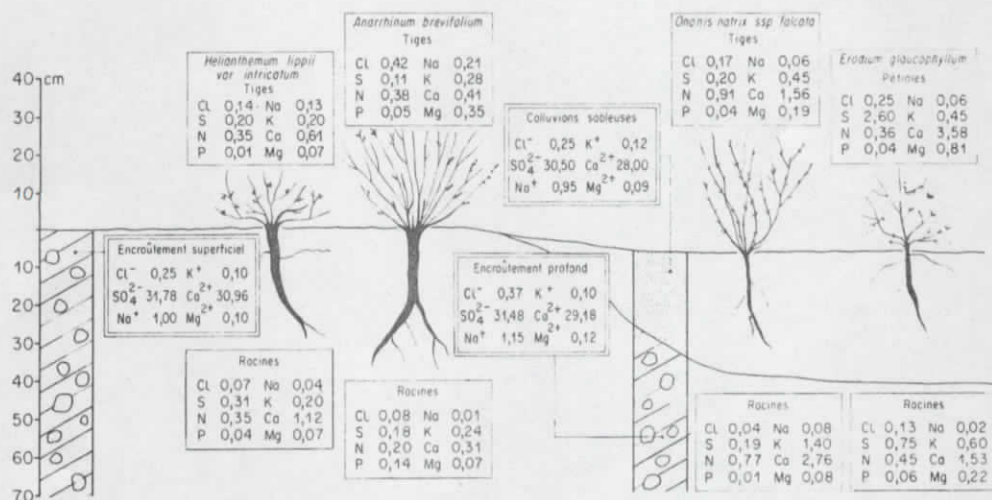


FIG. 5. — Distribution phytochimique de quelques éléments nutritifs dans les végétaux et les sols gypseux.

cadre simple : éléments totaux dans les plantes, en grammes pour 100 grammes de matière sèche.
cadre double : sels solubles dans les sols, en milliéquivalents pour 100 grammes de terre sèche.

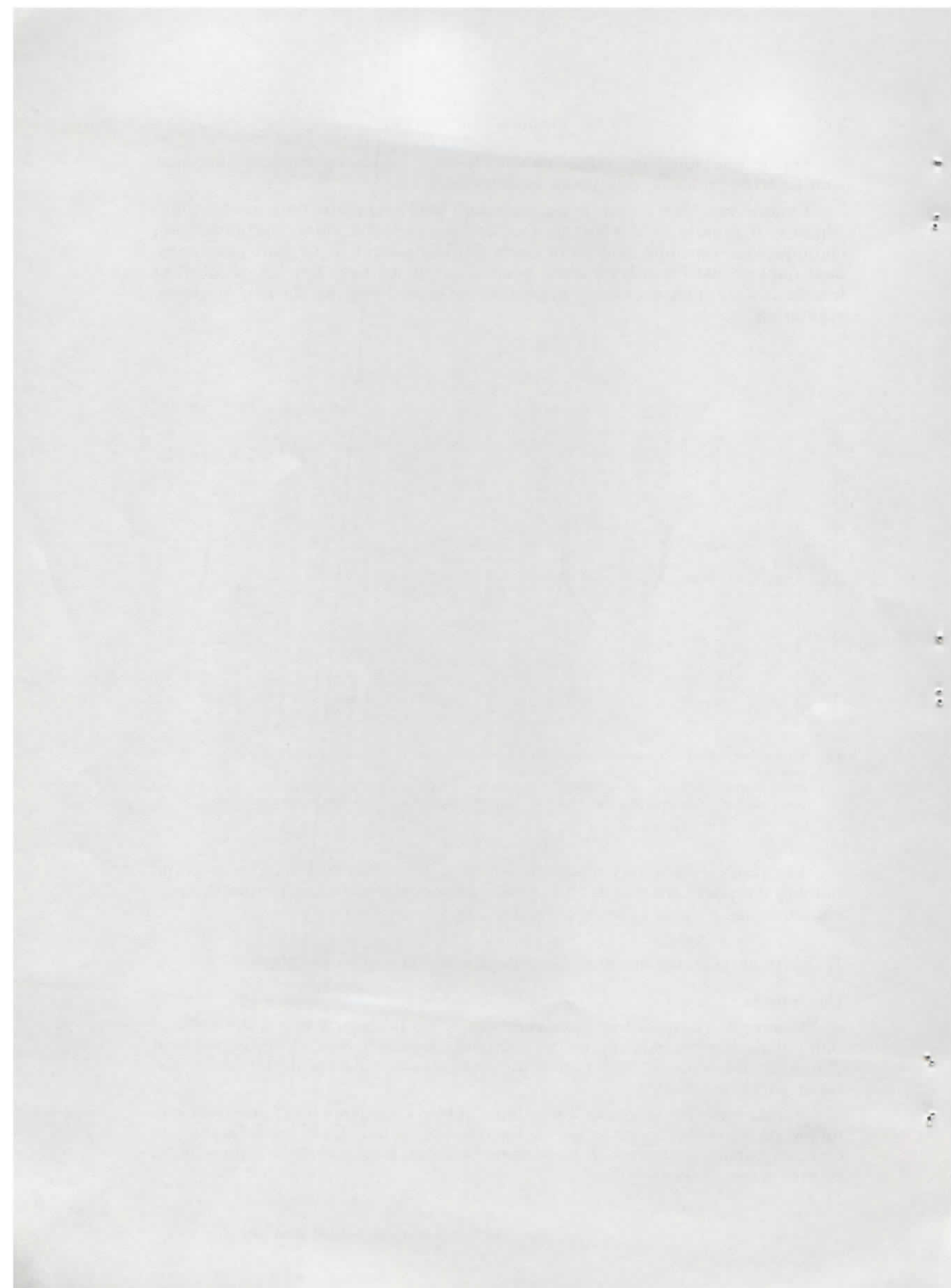
Les résultats obtenus nous ont poussé à faire l'analyse d'un plus grand nombre d'espèces, ce qui nous permet de proposer une classification biogéochimique des plantes gypsicoles de Tunisie.

B. ESSAI DE CLASSIFICATION BIOGÉOCHIMIQUE DES PLANTES GYPSICOLES.

Généralités.

Comme la composition chimique des individus appartenant à des espèces différentes établies sur un même sol peut largement varier, un classement chimique des espèces, en fonction du degré d'accumulation de tel ou tel élément paraît nécessaire.

Sur la base des données analytiques, nous avons fait un classement chimique de 52 espèces gypsicoles en fonction de la teneur de leurs feuilles ou de leurs parties aériennes en potassium, calcium, magnésium, sodium, chlore, soufre, azote, phosphore.



Ce classement est basé sur la terminologie de DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET (1968) et comporte les groupes suivants : les thiophores*, les thiohalophores, les halophores, les calciphores et les oligophores (BOUKHRIS et LOSSAINT, 1972).

Nous avons représenté les proportions des divers éléments sous forme de diagrammes polygonaux (Fig. 6), ce qui a l'avantage de faciliter la comparaison entre les teneurs globales en éléments minéraux des différents groupes biogéochimiques.

Les thiophores.

Ce groupe est composé des espèces suivantes :

Erodium glaucophyllum, *Oudneya africana* var. *africana*, *Diploaxis simplex*, *Gymnocarpus decander*, *Plantago albicans*, *Salvia verbenaca* ssp. *clandestina*, *Helianthemum lippii* var. *intricatum*, *Coris monspeliensis*.

Ces espèces sont riches en cendre, en calcium et en soufre. Leurs teneurs en magnésium sont souvent supérieures aux valeurs habituelles.

Étant donné que les sols gypseux offrent aux plantes un excès de calcium et de sulfate, on peut envisager une certaine adaptation de la composition chimique des plantes à celle de leur substrat.

Les thiohalophores.

Les espèces qui forment ce groupe sont des gypsophytes ou des gypsohalophytes. Ce sont :

Launaea angustifolia, *Moricandia arvensis* ssp. *suffruticosa*, *Nitraria retusa*, *Zygophyllum album*, *Diploaxis Harra*, *Limoniasstrum guyonianum*, *Tamarix* sp., *Reaumuria vermiculata*, *Limonium virgatum*, *Limonium thouinii*, *Pteranthus dichotomus*.

Comme pour le groupe précédent, les espèces thiohalophores sont riches en soufre, calcium, et magnésium mais se distinguent par leur tendance halophore.

Certaines thiohalophores présentent à la surface de leurs feuilles des dépôts salins. C'est notamment le cas de *Reaumuria vermiculata*, *Limoniasstrum guyonianum* et *Tamarix* sp. Récemment DENAEYER-DE SMET (1970) a étudié la composition chimique des sels récrétés par certains gypsohalophytes d'Espagne et a trouvé qu'elle varie selon les espèces (exemple : le « récrétat » des rameaux feuillés de *Tamarix gallica* est principalement composé de CaSO_4 , de Na_2SO_4 et de NaCl , tandis que celui des tiges feuillées de *Frankenia reuteri* est essentiellement constitué de CaCO_3 .)

Les Halophores.

Le groupe des halophores est constitué par les espèces suivantes se développant généralement dans les sols gypseux légèrement salés du Sud tunisien :

* Nous rappelons que le suffixe « phore » signifie : qui porte ; il est utilisé ici dans le sens d'accumulation.



Suaeda mollis, *Atriplex halimus*, *Traganum nudatum*, *Broterroa amethystina*, *Anabasis articulata*, *Peganum harmala*.

Ces espèces ont des teneurs énormes en Na^+ (0,64 à 12,64 %) et en Cl^- (0,32 à 10,31 %). Les teneurs en soufre sont variables et dépassent souvent les valeurs habituelles (0,13 à 0,75 %). Les valeurs de Ca^{2+} sont faibles (1,11 à 1,72 %) tandis que celles de Mg^{2+} sont élevées (0,36 à 1,56 %).

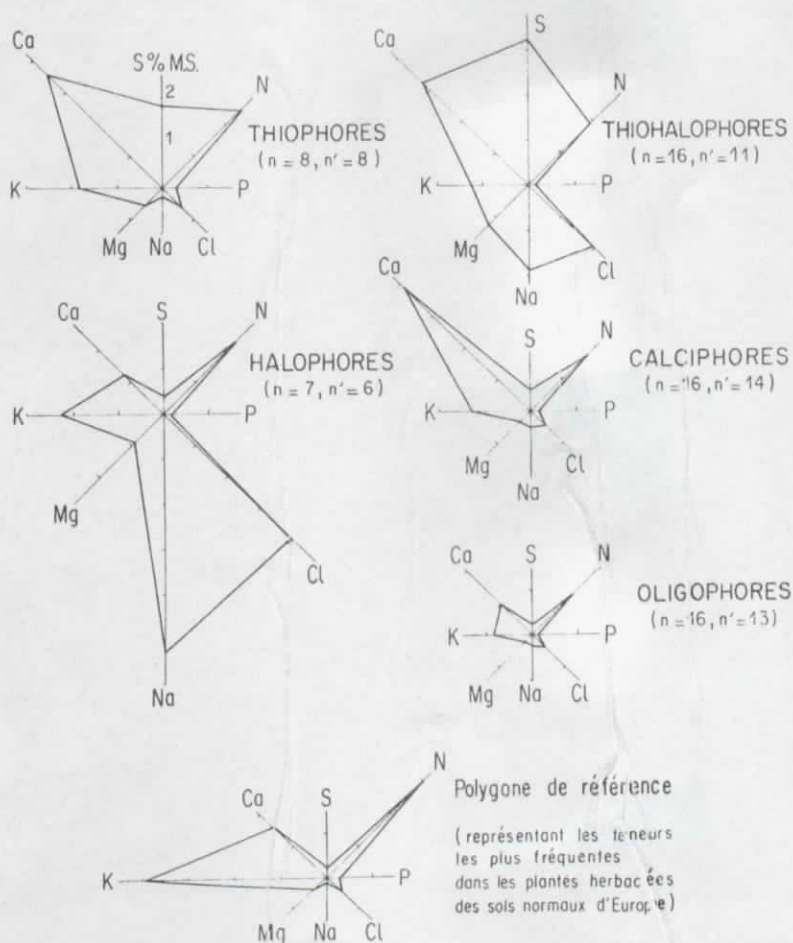


FIG. 6. — Diagrammes polygonaux représentant les teneurs moyennes en éléments minéraux des principaux groupes d'espèces gypsicoles de Tunisie (en grammes pour 100 grammes de matière sèche).
(n = nombre d'échantillons végétaux analysés, n' = nombre d'espèces).

Cette pauvreté en Ca^{2+} semble être une caractéristique importante des halophytes les plus riches en Na^+ (DENAÏYER-DE SMET et coll., 1968) et confirme l'antagonisme classique $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$.



Les calciphores.

Ce sont :

Frankenia thymifolia, *Echium pycnanthum* ssp. *humile*, *Echiochilon fruticosum*, *Ononis natrix* ssp. *falcata*, *Periploca laevigata*, *Teucrium polium* ssp. *capitatum*, *Echium suffruticosum*, *Astragalus armatus* ssp. *tragacanthoides*, *Herniaria fontanesii*, *Thymus capitatus*, *Helichrysum stoechas*, *Atractylis serratuloides*, *Eucalyptus* sp., *Euphorbia guyoniana*.

Les espèces de ce groupe ont des teneurs très élevées en calcium (1,72 à 8,10 %) et normales ou légèrement fortes en soufre (0,17 à 0,87 %) et en magnésium (0,14 à 0,80 %). Par contre, les valeurs du potassium sont faibles (0,42 à 2,28 %) ainsi que celles en phosphore (0,05 à 0,30 %).

En dehors d'*Ononis natrix* et d'*Astragalus armatus* qui ont des teneurs normales en azote, toutes les autres espèces de ce groupe sont pauvres en cet élément (0,91 à 1,69 %).

Les oligophores.

Les espèces qui constituent ce groupe sont :

Rosmarinus officinalis, *Pituranthos chloranthus* ssp. *cossonianus*, *Linaria aegyptiaca* ssp. *fruticosa*, *Teucrium polium* ssp. *gabesianum*, *Tetraclinis articulata*, *Pinus halepensis*, *Retama raetam*, *Anarrhinum brevifolium*, *Hordeum vulgare*, *Aeluropus litoralis*, *Stipa tenacissima*, *Lygeum spartum*, *Aristida ciliata*.

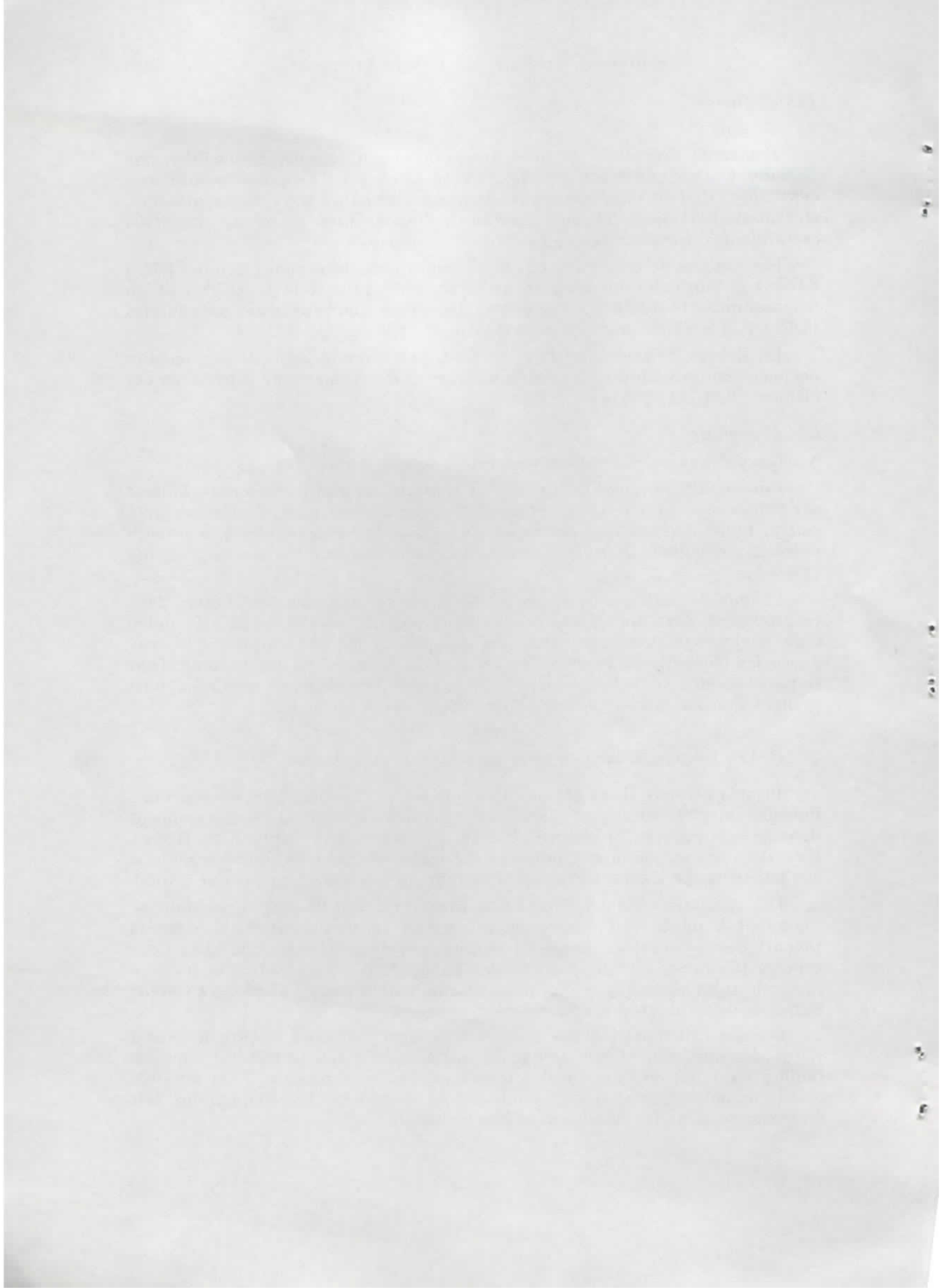
Le taux de soufre et celui des autres éléments minéraux sont faibles dans ce groupe. A part une légère accumulation de Cl^- (moins de 1,20 %) notée chez quelques-unes d'entre elles, les oligophores n'absorbent pas en abondance les éléments se trouvant en excès dans les sols qui les portent. Tout se passe comme si elles freinaient la pénétration des éléments minéraux, n'en prenant que les quantités nécessaires à leur développement.

B. LES FORMES DE SOUFRE DANS LES PLANTES GYPSICOLES.

Jusqu'à présent, il n'a été question que de soufre total dans les végétaux. Puisque cet élément permet de caractériser les espèces qui se développent dans les sols gypseux, il importe de connaître sous quelle forme il s'y trouve. C'est dans ce but que nous étudierons le soufre minéral et le soufre organique sur une douzaine d'espèces végétales de teneurs très variables en soufre total.

Les résultats obtenus (Fig. 7) montrent que la fraction organique se maintient à un niveau relativement constant (entre 0,2 et 0,4 % dans la plupart des espèces) et ne prend des valeurs assez élevées que chez deux espèces (*Oudneya africana* et *Launaea angustifolia*). Par contre, la fraction minérale subit beaucoup de variations : elle n'atteint que 0,12 % chez *Ononis natrix* et dépasse 5 % chez *Moricandia arvensis*.

Comme l'alimentation des plantes en soufre s'effectue essentiellement à partir des ions SO_4^{2-} présents dans le sol et que le soufre minéral dans les feuilles n'est pas en relation directe avec le soufre organique, il est possible que la majeure partie du soufre minéral en excès dans les sols gypseux soit emmagasiné dans les feuilles sans être métabolisé.



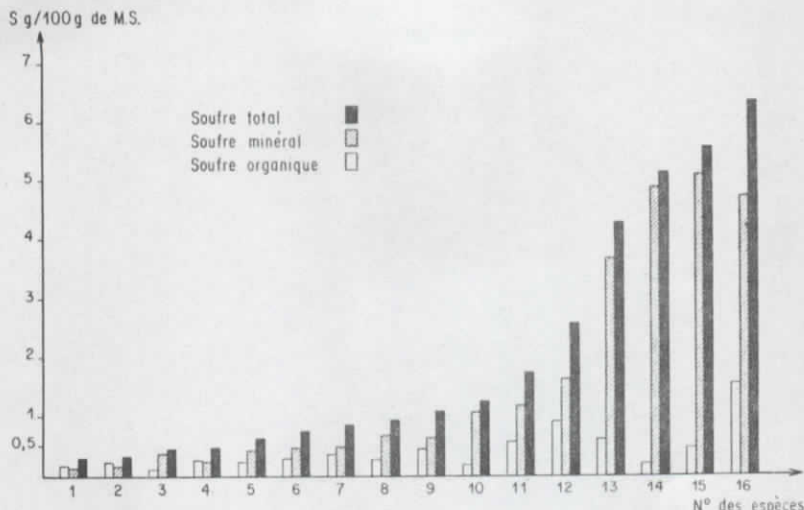


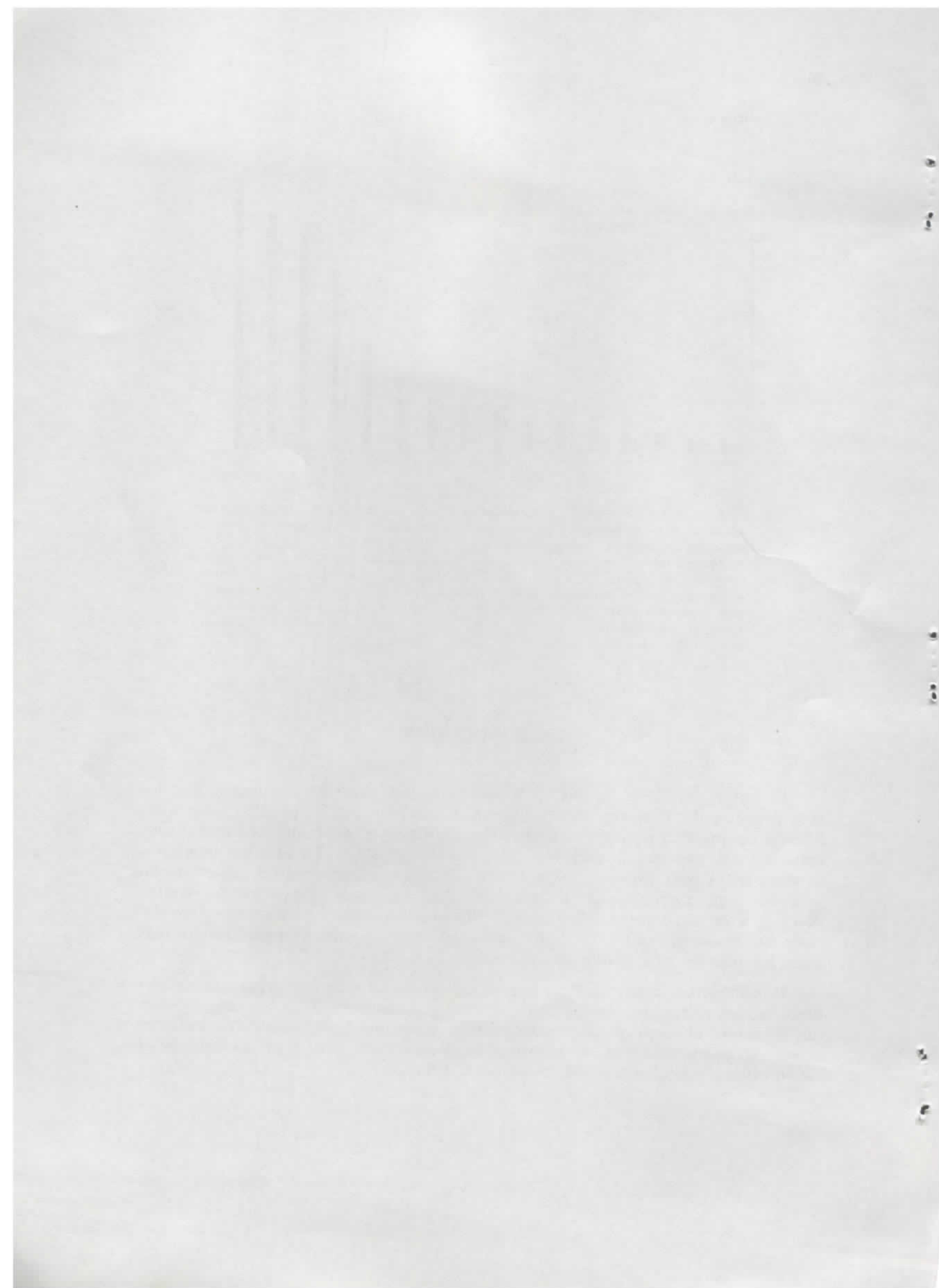
FIG. 7. — Teneurs en S minéral, S organique et S total des feuilles de quelques plantes récoltées sur sols gypseux dans le Centre et le Sud de la Tunisie (en grammes pour 100 grammes de matière sèche).

1. *Ononis natrix* ssp. *falcata*; 2. idem; 3. *Anarrhinum brevifolium*; 4. *Lygeum spartum*; 5. *Astragalus armatus* ssp. *tragacanthoides*; 6. idem; 7. *Pteranthus dichotomus*; 8. *Helianthemum lippii* var. *intricatum*; 9. idem; 10. *Salvia verbenaca* ssp. *clandestina*; 11. *Diplotaxis simplex*; 12. *Oudneya africana* var. *africana*; 13. *Erodium glaucophyllum*; 14. *Moricandia arvensis* ssp. *suffruticosa*; 15. idem; 16. *Launaea angustifolia*.

IV. CONCLUSION

De cette étude de la nutrition minérale des végétaux croissant sur les sols gypseux de Tunisie, un enseignement majeur est à retirer : contrairement à ce que l'on pouvait attendre, les plantes gypsicoles ne sont pas toutes caractérisées par une absorption sélective d'ions SO_4^{2-} . En effet, si certaines espèces telles que *Launaea angustifolia*, *Erodium glaucophyllum*, *Moricandia arvensis* ssp. *suffruticosa*, accumulent des quantités massives de soufre (4-6 %), d'autres comme *Pituranthos chloranthus* ssp. *cossonianus*, *Anarrhinum brevifolium*, contiennent des taux de soufre habituellement rencontrés dans les plantes non gypsicoles (0,2-0,4 %).

Il semblerait ainsi qu'il existe deux types de plantes gypsicoles ayant deux modes différents d'adaptation à l'excès de sulfate dans les sols : celles qui freinent l'absorption du soufre, n'en prenant que les quantités nécessaires à leur développement, et les plantes qui absorbent le soufre en abondance et l'accumulent sous forme essentiellement minérale.



RÉSUMÉ

En Tunisie, et surtout au sud de ce pays, les affleurements de gypse sont très répandus et existent dans la plupart des étages géologiques.

Ils se présentent souvent sous forme d'encroûtements, formations pulvérulentes d'aspects crayeux et de structure massive, ou de croûtes, partie feuilletée la plus durcie des accumulations gypseuses.

Au point de vue chimique, ces dépôts, ainsi que les colluvions sableuses qui les recouvrent parfois, se caractérisent par leur richesse en sulfate et en calcium et leur pauvreté en azote et en potassium.

La flore de ces différents biotopes est formée d'un mélange d'espèces spécialisées : « les gypsophytes » et d'espèces banales colonisant habituellement les sols pauvres en sulfate : « les gypsovagues ».

L'analyse chimique des organes assimilateurs (feuilles principalement) d'une cinquantaine de ces espèces nous a permis de distinguer cinq groupes biogéochimiques : les thiophores, les thiohalophores, les halophores, les calciphores et les oligophores.

De cet essai de classification biogéochimique des plantes gypsoles, il ressort que les espèces croissant dans le même biotope réagissent de façon très variée à l'excès des ions SO_4^{2-} et Ca^{2+} présents dans les sols gypseux. Certains, tant parmi les gypsophytes que les gypsovagues, se livrent à une forte accumulation de ces deux ions dans les organes aériens ; c'est notamment le cas d'*Erodium glaucophyllum* (un gypsophyte thiophore) et de *Diplotaxis simplex* (un gypsovague thio-phore). D'autres, toujours dans les deux mêmes groupes n'en absorbent que très peu (exemple : *Anarrhinum brevifolium*, un gypsophyte oligophore ; *Lygeum spartum*, un gypsovague oligophore).

SUMMARY

In Tunisia, especially in the south, gypsum outcrops are very frequent and present in most of the geological formations.

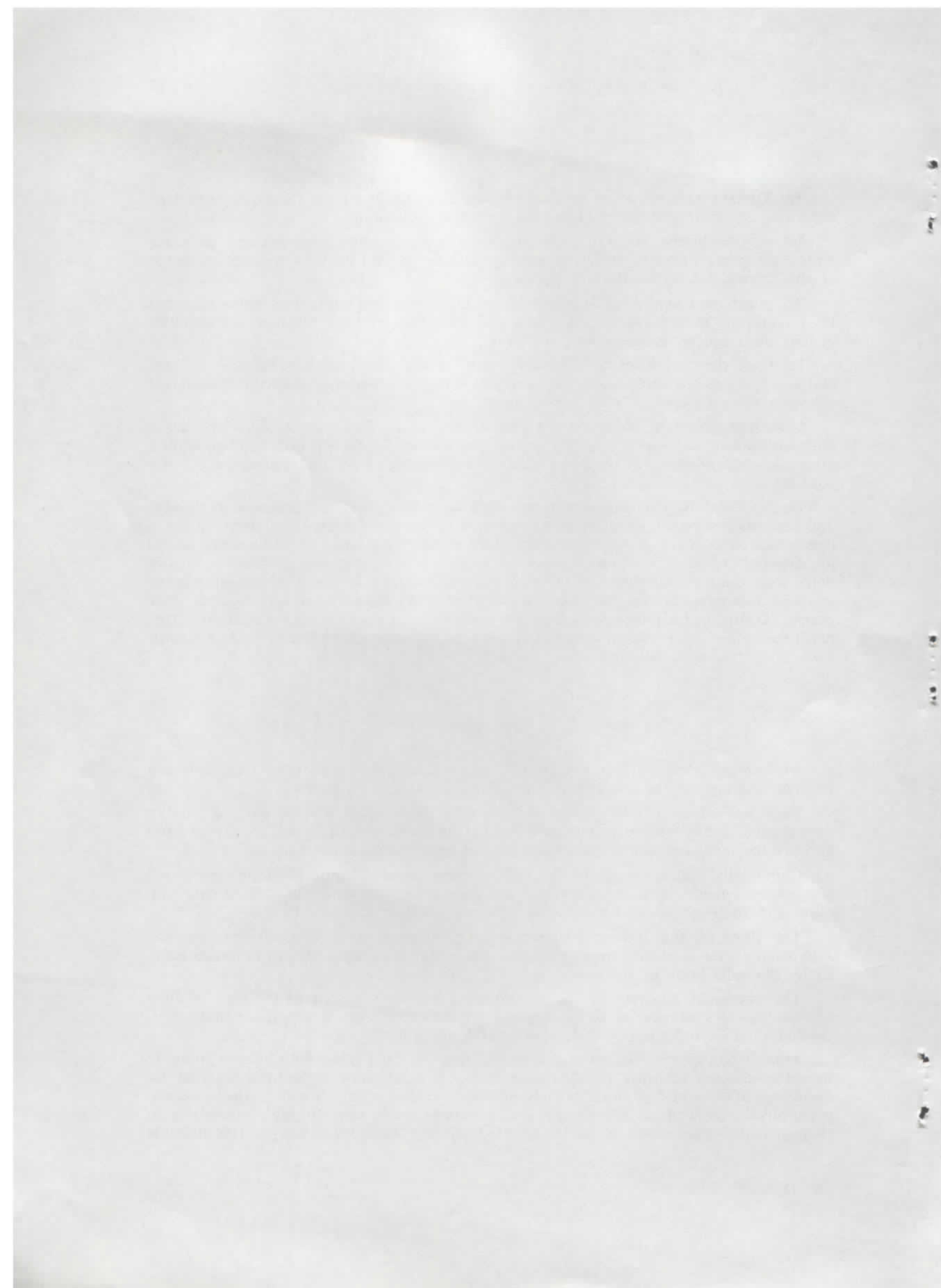
They are often in the form of cemented superficial layers, with a chalky appearance and a massive structure, or in the form of crusts which are bedded and are the most hardened superficial part of the gypsum accumulation.

Chemically, these deposits as well as the sandy colluvial deposits which sometimes cover them, are characterized by their high value in sulfate and calcium and their poorness in nitrogen and potassium.

The flora of the different biotopes is composed of specialized species: the « gypsophytes », and of common species the « gypsovagues » which colonize habitually the soils poor in sulfate.

The chemical analysis of the assimilating organs (the leaves mainly) of fifty of such species allows us to distinguish five biogeochemical groups: thiophores, thiohalophores, halophores, calciphores and oligophores.

This attempt of a biochemical classification of the gypsicolous plants indicate that the species growing in the same biotope react very differently against an excess of SO_4^{2-} and Ca^{2+} ions present in the gypsous soils. Some of these plants, gypsophytes as well as gypsovagues, accumulate these ions in high quantities in their aerial organs; this is the case of *Erodium glaucophyllum* (a thiophorous



gypsophyte) and of *Diploaxis simplex* (a thiophorous gypsovague). Other plants, always in the same two groups, absorb very small quantities of these ions (*Anarrhinum brevifolium*, an oligophorous gypsophyte; *Lygeum spartum*, an oligophorous gypsovague, for example).

BIBLIOGRAPHIE

- BOUKHRIS (M.), LOSSAINT (P.), 1972. — Spécificité biogéochimique des plantes gypso-
philes de Tunisie. *Oecol. Plant.*, 7, n° 1: 45-68.
- DENAEYER-DE SMET (S.), 1970. — Note sur la composition chimique des sels récrétés
par diverses espèces gypso-halophytes d'Espagne. *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*,
103: 273-278.
- DENAEYER-DE SMET (S.), LEJOLY (J.), DUVIGNEAUD (P.), 1968. — Note sur la spécificité
biogéochimique des halophytes du littoral belge. *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*,
101: 293-301.
- DUVIGNEAUD (P.), DENAEYER-DE SMET S., 1968. — Essai de classification chimique (élé-
ments minéraux) des plantes gypso-halophytes du bassin de l'Ebre. *Bull. Soc. R.
Bot. Belg.*, 101: 279-291.
- LE HOUEIROU (H. N.), 1959. — Recherches écologiques et floristiques sur la végéta-
tion de la Tunisie méridionale. Première partie : les milieux naturels, la végé-
tation, 281 p. Deuxième partie : la flore, 227 p. Mémoire n° 6, *Inst. Rech. Sah.*,
Alger.
- LE HOUEIROU (H. N.), 1960. — Contribution à l'étude des sols du Sud tunisien. *Ann.
Agron.*, 11, 3: 241-308.
- LE HOUEIROU (H. N.), 1969. — La végétation de la Tunisie steppique (avec référence
aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). *Ann. Inst. Nation.
Rech. Agron. Tunisie*, 42, 5, 624 p., 40 photos, 39 fig., 1 carte coul. 1/500 000°,
XXI tabl. h-t.
- LE HOUEIROU (H. N.), BIGOT (A.), FROMENT D., LONG G., VAN SWINDEREN H., SCHWAAR
(D. C.), 1966. — Carte phytogéologique de la Tunisie Centrale et méridionale.
Échelle 1/500 000°. C.N.R.S. - C.E.P.E. Éd.
- LONG (G.), 1954. — Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie Centrale.
Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie, 27, 1-388, 1 carte coul. 1/200.000°.
- POUGET (M.), 1968. — Contribution à l'étude des croûtes et encroûtements gypseux
de nappe dans le Sud tunisien. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 6, n° 3-4: 309-365.
- TRICHET (J.), 1963. — Description d'une forme d'accumulation de gypse par voie
éolienne dans le Sud tunisien. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5: 617-621.

