

Les Phanérogames des bords de mer

par Paul BINET, Professeur à la Faculté des Sciences de Caen

INTRODUCTION

Quelques plantes à fleurs se développent dans la bande de terre soumise à l'action plus ou moins directe de la mer. Un litre d'eau de mer contenant en moyenne 36 grammes de sels dissous, on admet en général que les végétaux qui se développent au bord de la mer sont des *halophytes*. Introduit en 1809 par PALLAS, plus de deux cents ans après que DODOENS et LOBELIUS aient insisté sur les caractères particuliers des plantes littorales, le terme d'*halophyte*, constitué par « halos » qui veut dire sel et de « phyton » : plante, indique qu'il s'agit de végétaux se développant au contact de sel. Mais cette définition doit être précisée car :

1. le contact de la plante avec le sel peut se faire suivant le cas au niveau d'organes différents. Par exemple, enracinée sur les fonds marins et développant ses tiges feuillées dans l'eau de mer, *Zostera marina* est au contact du milieu salé par toute sa surface. Par contre, dans les parties les plus surélevées des côtes vaseuses, le sol est gorgé d'eau salée mais les submersions par l'eau de mer diluée ou non sont très rares. En ces points, nous avons des halophytes (*Juncus maritimus* par exemple) dont seules les parties souterraines sont en contact avec le sel. Inversement, certains individus de *Crithmum maritimum* poussent sur les falaises littorales à un niveau tel que seuls les embruns peuvent venir imprégner les organes aériens des plantes dont l'appareil souterrain s'insinue dans un substratum peu salé. C'est pourquoi il sera souvent utile de distinguer parmi les Phanérogames des bords de mer :

- des halophytes submergées,
- des halophytes terrestres,
- des aérohalophytes et même plus exactement des « SPRITZHALOPHYTEN » (halophytes recevant des embruns) pour reprendre le terme introduit en 1928 par STOCKER en opposition aux « STAUBHALOPHYTEN », halophytes désertiques recevant des poussières salées sur leurs tiges feuillées.

Bien entendu, il n'existe pas entre ces différentes catégories de barrières rigides. Souvent *Salicornia herbacea* se développe sur des vases salées inondées lors de la plupart des hautes mers. C'est une halophyte terrestre très souvent submergée. *Crithmum maritimum* peut se trouver à la base des falaises, non seulement dans

la zone aspergée régulièrement par les embruns, mais également sur un substrat constamment lessivé par l'eau salée. Il s'agit alors d'une espèce qui présente les caractères d'une halophyte terrestre et d'une aérohalophyte.

2. la nature du sel au contact duquel les halophytes vivent n'est pas la même pour toutes les halophytes. Parmi les 36 grammes de sel dissous dans un litre d'eau de mer, 30 grammes environ sont constitués par des ions chlore et des ions sodium. C'est dire que les plantes des bords de mer sont avant tout des halophytes soumises à l'action des chlorures et plus spécialement du chlorure de sodium (« CHLORIDHALOPHYTEN » de WALTER) et s'opposent aux « SULFATHALOPHYTEN » qui se développent sur certains sols de l'intérieur des terres, contenant une forte quantité de sulfates.

3. tous les végétaux se développent dans un milieu contenant des sels et ceci est fort heureux puisqu'ainsi la nutrition minérale est assurée. L'originalité des halophytes n'est donc pas de se développer en présence de sels, mais plus exactement en présence d'UNE QUANTITÉ ANORMALEMENT GRANDE DE SELS SOLUBLES. Reste alors à définir ce que nous pouvons entendre par « quantité anormalement grande ». Assez simplement, on peut appeler milieu salé tout milieu qui, du fait de la concentration en sels solubles qu'il présente, est impropre à la culture des plantes que l'on rencontre communément à l'intérieur des terres, espèces auxquelles STOCKER réserve le nom de GLYCOPHYTES par opposition aux halophytes. Bien entendu, ces deux termes n'impliquent pas l'existence de deux catégories de plantes franchement distinctes l'une de l'autre. Il existe entre les glycophytes proprement dites ne pouvant se développer qu'en milieu très peu riche en sels solubles et les halophytes vraies ne se trouvant qu'en milieu très salé, toutes sortes d'intermédiaires que soulignent les termes de HALOGLYCOPHYTES, GLYCOMESOHALOPHYTES, MIOHALOPHYTES que l'on trouve assez communément dans la littérature.

Les Phanérogames des bords de mer sont donc des « chloridhalophyten » appartenant soit à la catégorie des halophytes submergées, soit à celle des halophytes terrestres, soit encore à celle des aérohalophytes. Notons que parmi ces dernières se trouvent la plupart des espèces qui se développent sur les sables et les galets littoraux non inondés par l'eau de mer. On constate en effet que ces sols très meubles ne contiennent jamais plus de 2 pour mille de leur poids de sels solubles, teneur qui peut également être rencontrée à l'intérieur des terres dans des sols réputés utilisables pour la culture des glycophytes. Cette faible salinité des sables et des graviers non submergés à marée haute, résulte du lessivage rapide et facile de ces sols par les eaux de pluie et de l'existence d'une nappe d'eau douce souterraine flottant sur la nappe souterraine salée en rapport avec l'eau de mer dont le poids spécifique est plus élevé que celui de l'eau douce.

LES PRINCIPAUX FACTEURS REGLANT L'INSTALLATION DES PHANEROGAMES DES BORDS DE MER

La constatation la plus simple qui peut être faite lorsqu'on parcourt le littoral est celle relative à la grande différence qui existe entre les espèces développées sur terrains riches en particules grossières (sables ou graviers) et celles enracinées sur sols comprenant surtout des particules limoneuses ou argileuses, présentant de très nettes propriétés colloïdales (vases et tangues). La structure physique du substratum est donc l'un des facteurs qui règlent l'installation en un point donné de telle ou telle espèce et ceci mise à part toute différence de salinité pouvant exister sur le littoral entre un sol meuble et un terrain plus compact.

Ainsi, sur la côte méditerranéenne, à l'Est de Toulon, au niveau de la presqu'île de Giens, MOLINIER (1959) rencontre deux Phanérogames immergées dans l'eau de mer : *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica*. Cette dernière se trouve toujours sur graviers ou sur rochers simplement recouverts de sable grossier, alors que la première espèce est fixée sur sable fin ou sur sable argileux. Jusqu'à 10 mètres de profondeur, *Cymodocea* et *Posidonia* alternent au gré des modifications du substratum. La profondeur ne règle nullement l'installation de ces espèces. Il en est de même de la salinité qui, partout, est celle de l'eau de mer.

LEMÉE (1952) relève un fait du même ordre sur la côte ouest du Cotentin, dans le Havre de Portbail constitué par les estuaires de l'Ollonde et du Ruisseau du Havre. Ces estuaires sont partiellement envasés. En certains points, vers l'intérieur des terres, l'étendue vaseuse est limitée par un cordon de dunes. A la limite de ces deux domaines existe une zone mixte constituée par de la vase riche en éléments sableux grossiers. Ce sable vaseux présente en certains points la même salinité que la vase proprement dite située à quelques mètres de là. Pourtant, sur la vase sableuse, on trouve *Frankenia laevis* et *Statice lychnidifolia* qui ne se développent jamais sur la vase tandis que sur celle-ci croît en abondance *Atropis maritima* qui disparaît dès qu'on atteint la partie ensablée.

Cette action de la nature du substratum prend toute son ampleur au niveau des falaises où, au gré des brusques ruptures de pentes et au gré de l'érosion, des sols très différents peuvent se constituer. Ainsi, au pied des falaises du Boulonnais étudiées par GENEAU DE LAMARLIÈRE (1900) et par MALCUIT (1926), on peut trouver entre les gros galets peuplés de *Glaux maritima* et d'*Atriplex hastata* variété *salina*, des dépôts de marnes bleues kimeridgiennes où se rencontrent alors *Salicornia herbacea* et *Suaeda maritima*, ou encore des accumulations de sable, lieu de prédilection pour *Honckenya peploides*, *Agropyrum junceum* et *Ammophila arenaria*. Ainsi, pour une même exposition aux embruns, suivant la nature du sol, on trouve soit des plantes de rocaïlles, soit des espèces caractéristiques des dépôts argilo-limoneux, soit des végétaux propres aux sables.

Localement, l'apport de matière organique en décomposition dans un sol qui en est initialement dépourvu, peut permettre l'installation d'espèces qui ailleurs ne se développent pas. C'est ainsi que sur le sillon de Talbert, levée de galets qui s'avance

d'environ trois kilomètres dans la mer, à l'Ouest de l'île Bréhat, sur la côte trégorroise, l'installation de l'*Atriplex glabriuscula* et des autres *Atriplex* qui l'accompagnent est fonction de la position relative par rapport à la zone de déferlement des vagues, mais aussi de l'accumulation de varech (GEHU 1960). Dans les poches remplies de varech en voie d'humification, de nombreux pieds d'*Atriplex* se développent, leurs racines formant un dense chevelu au niveau de la zone riche en matière organique. Pour de telles plantes dont l'installation est liée à la richesse en humus du substratum, on réserve quelquefois le terme de NITROHALOPHYTES.

Mais sur un même substratum, des espèces différentes s'installent suivant la richesse du sol en sels solubles. Ceci est nettement visible lorsqu'on remonte l'estuaire d'une rivière côtière telle que celui de l'Orne. Sur les rives de cet estuaire, la vase est déposée suivant trois niveaux, décrits par LEMÉE (1933). Le niveau moyen n'est submergé qu'aux marées hautes les plus fortes. Au fur et à mesure que, partant de la mer, on pénètre dans l'estuaire, on voit disparaître progressivement sur cette vase : *Atropis maritima*, *Spergularia marginata*, *Aster tripolium* et *Plantago maritima* alors que s'installent de plus en plus abondamment des espèces de l'intérieur des terres telles que *Trifolium repens*, *Bellis perennis* et *Lolium perenne*. La vase est bien entendu d'autant moins salée qu'elle est inondée par de l'eau de mer plus diluée. C'est dire que la salinité de la vase diminue au fur et à mesure qu'on remonte l'estuaire. Ainsi, parmi les halophytes cités, *Atropis maritima* est l'espèce qui se développe là où le sol est le plus salé, *Plantago maritima* étant au contraire présent sur sol assez peu riche en sel et pouvant voisiner avec certains glycophytes. C'est d'ailleurs en se basant sur cette action de la salinité sur la répartition des halophytes des bords de mer que HEDIN a pu, en 1959, définir différents types de prairies salées en Normandie, soit, par ordre de salinité décroissante :

prairie à Salicorne, Spartine et *Atropis*,
herbus à *Suaeda* et *Atriplex*,
prairie à *Agropyrum acutum*,
prairie à *Agrostis alba* et *Lolium perenne*,
prairie à *Trifolium repens*.

Cette action de la salinité sur la répartition des halophytes des bords de mer s'exprime également par la zonation de la végétation que l'on constate sur les zones envasées du littoral au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la mer. En général, l'étendue vaseuse peut être divisée en deux parties : une partie inférieure recouverte presque à chaque marée haute correspond à la « SLIKKE » ; une partie supérieure souvent séparée de la précédente par un abrupt pouvant atteindre quelques dizaines de décimètres, reçoit le nom de « SCHORRE » et n'est recouverte qu'aux très fortes marées. Souvent il est utile de distinguer :

— une BASSE SLIKKE située au-dessous du niveau des marées hautes de morte eau et par conséquent recouverte à chaque marée.

— une HAUTE SLIKKE légèrement au-dessus de la précédente et échappant donc à l'immersion pendant la période de morte eau.

— un BAS SCHORRE que les marées hautes de vive eau peuvent atteindre.

— un HAUT SCHORRE situé au-dessus du niveau des marées hautes de vive eau, mais susceptible d'être inondé lors des marées hautes d'équinoxe. Dans l'embouchure de l'Aa (étude de HOCQUETTE 1928), la basse slikke est dépourvue de végétation alors que la haute slikke porte des touffes éparses de *Salicornia herbacea* et

Suaeda maritima. Le schorre est surtout occupé par *Atropis maritima* et *Aster tripolium*. Cette zonation de la végétation correspond à la zonation de la salinité de la vase, celle-ci étant de moins en moins salée au fur et à mesure qu'on passe de la slikke au haut schorre. Mais on peut remarquer qu'en certains points, le bas schorre n'est pas séparé de la haute slikke par un abrupt. Il y a continuité entre ces deux zones et en ces endroits on constate que des individus de *Salicornia* et de *Suaeda* viennent sur le schorre se mêler aux *Atropis* et aux *Aster*. Or, cette absence d'abrupt ne modifie guère la répartition de la salinité de la vase, mais perturbe assez fortement le rythme d'immersion sur la partie du bas schorre en contact avec la slikke. On peut donc penser que l'installation des espèces que nous venons de rencontrer est non seulement fonction de la salinité du milieu, mais aussi du rythme immersion-émersion qui, lui, est fonction de la position altitudinale du point considéré. *Salicornia herbacea* et *Suaeda maritima* supportent des immersions fréquentes, *Atropis maritima* et *Aster tripolium* ne se développent qu'aux points où les inondations par l'eau salée sont relativement espacées les unes des autres. De la même façon, sur la côte du Roussillon, LAURENT (1932) constate que *Salicornia radicans* s'installe sur limons salés assez souvent inondés alors que *Salicornia fruticosa* se développe sur limons de même nature, mais jamais inondés.

En ce qui concerne les aérohalophytes, l'action de la salinité s'exprime sous la forme d'un apport plus ou moins fréquent et abondant d'embruns. La disposition des espèces végétales sur les rivages sableux est le reflet de cette action. Par exemple, sur le littoral de la Mer du Nord (HOCQUETTE 1927), à l'Ouest de Dunkerque, on observe très nettement, au-dessus du niveau des plus hautes mers, trois bandes de végétation parallèles au rivage. Sur la plage même, là où les embruns sont très courants et abondants, se développe *Agropyrum junceum* qu'accompagnent *Salsola Kali*, *Cakile maritima*, *Honckenia peploides* et divers *Atriplex*. La dune bordière, limitant la plage vers l'intérieur, reçoit des embruns plus diffus et moins fréquents. Elle est envahie par *Ammophila arenaria*. Entre ces deux zones, existe une bande mixte où à l'oyat viennent se mêler quelques pieds de *Salsola* et de *Cakile* ainsi que l'*Eryngium maritimum*.

Lorsqu'on essaie de comprendre la répartition des halophytes des bords de mer, il faut encore tenir compte de l'humidité du substratum, certaines espèces se développant sur terrains saturés en eau (HYGROHALOPHYTES de STOCKER), d'autres sur sols moyennement riches en eau (MESOHALOPHYTES), d'autres, enfin, sur sol très sec (XEROHALOPHYTES). Ainsi, LEMÉE (1933) a pu distinguer sur le schorre de la baie de l'Orne, essentiellement occupé par *Atropis maritima* et *Aster tripolium*, trois faciès différents :

- faciès très humide où se développe *Triglochin maritimum*,
- faciès moyennement humide avec *Plantago maritima* et *Lepturus filiformis*,
- faciès sec avec *Festuca rubra*, variété *arenaria* et *Agropyrum littorale*.

À côté de ces facteurs édaphiques et chimiques, les conditions climatiques générales agissent également sur la répartition des Phanérogames des bords de mer. La manifestation la plus nette de cette action est sans doute donnée par l'existence de la MANGROVE, forêt constituée par des arbres peu élevés, développés dans la zone de balancement des marées, le long des côtes plates et envasées, strictement sous les climats tropicaux et subtro-

picaux. Mais d'autres exemples peuvent être trouvés dans le cadre cependant restreint de la France. Ainsi :

— *Spartina stricta* qui se trouve sur les rivages de la Mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique, disparaît dans le golfe de Gascogne au niveau du Bassin d'Arcachon et est remplacée plus au sud par une autre spartine : *Spartina alterniflora*.

— *Salicornia fruticosa* qui occupe sur les schorres des points non inondés, ne se développe guère au nord du Cotentin (station de Saint-Vaast-la-Hougue par exemple).

— La limite septentrionale de *Posidonia oceanica* est située sur la côte basque.

LES CARACTERES PHYSIOLOGIQUES DES PHANEROGAMES DES BORDS DE MER

Pour expliquer que certaines espèces de plantes à fleurs s'installent au bord de la mer, deux hypothèses sont possibles :

— Première hypothèse : du fait de leurs propriétés physiologiques, certaines espèces ne peuvent se développer normalement que sous les conditions qui se trouvent réunies au bord de mer. Vu sous cet angle, les halophytes du littoral nous apparaissent comme des HALOPHYTES OBLIGATOIRES ou comme des PLANTES HALOPHILES.

— Deuxième hypothèse : les Phanérogames des bords de mer sont aptes à se développer normalement sur le littoral, mais pourraient également le faire à l'intérieur des terres si elles n'y rencontraient pas une concurrence importante de la part des glycophytes. Il s'agirait alors d'HALOPHYTES FACULTATIVES ou pour reprendre le terme de BERNER (1954) de PLANTES DE CONTACT MARIN.

A priori, il est difficile de choisir entre ces deux hypothèses. L'étude de la germination des semences des Phanérogames des bords de mer apporte un certain nombre de renseignements pouvant guider ce choix. Il est courant de dire que les semences des halophytes germent mieux dans l'eau douce que dans l'eau salée. On est alors tenté de retenir la deuxième hypothèse exposée ci-dessus. Cependant, il faut remarquer que :

— on ne précise pas toujours ce qu'on entend par « germination meilleure », car dans l'étude de la germination on peut mesurer soit le pourcentage maximum de graines qui lèvent sans tenir compte du temps nécessaire pour obtenir ce pourcentage, soit la vitesse de la germination, c'est-à-dire le pourcentage de germination obtenu après un temps donné. Or, HAGENE (1954) a montré que pour les semences d'*Armeria maritima* le pourcentage maximum de germination est le même dans l'eau douce ou dans de l'eau contenant 5 ou 10 % d'eau de mer, mais c'est dans le liquide à 5 % d'eau de mer que la vitesse de la germination est la plus grande.

— on utilise en général dans les expériences de germination portant sur les halophytes, des semences récoltées lorsqu'elles se détachent de la plante mère. Or, dans la nature, les graines qui germent ont non seulement quitté la plante mère, mais ont passé l'hiver dans un sol plus ou moins salé et ayant subi toutes les variations d'humidité et de température propres à la mauvaise saison. Utilisant des semences de *Triglochin maritimum*, nous

avons pu montrer combien les propriétés de ces semences sont modifiées par un séjour au froid dans de l'eau de mer. Dès leur chute de la plante mère, ces semences sont incapables de germer dans de l'eau de mer. Après séjour à 5° dans cette eau, elles lèvent presque toutes, toujours dans ce même liquide revenu à la température printanière.

— on affirme souvent que les graines des halophytes constituent l'organe le plus résistant au sel car il se trouve dans les premiers centimètres de sol réputés être les plus salés. Or, CHAPMAN (1942) a constaté que la salinité de la vase d'un schorre n'est pas toujours maximum en surface. Au printemps, c'est même en surface que le sel est le moins concentré et ceci correspond au moment où de très nombreuses germinations apparaissent.

Ces quelques remarques relatives aux propriétés physiologiques des semences des halophytes du littoral, permettent de mieux comprendre la germination de ces espèces sur terrains salés. De plus, comme la levée est bonne en présence d'eau douce, au stade de la germination, les Phanérogames des bords de mer se comportent comme des halophytes facultatives. Mais vont-ils conserver ce caractère lors de leur croissance ?

De très nombreuses expériences de culture de plantes à fleurs des bords de mer, sur sol ou liquide nutritif plus ou moins salés, on peut retenir que :

— certaines espèces ne croissent activement qu'en présence d'une concentration importante de chlorure de sodium : c'est le cas de *Salicornia ramosissima* et *Salicornia Oliveiri* (HALKET 1915), *Aster tripolium* (MONTFORT 1927), *Salicornia herbacea* (VAN EIJK 1939).

— d'autres espèces présentent la croissance la plus active en milieu non salé. Dès que la concentration en sel augmente dans le milieu extérieur, la croissance diminue : cas de *Suaeda maritima* et *Atropis maritima* (HALKET 1915).

D'après ces résultats, les deux hypothèses proposées ci-dessus peuvent donc être retenues, l'halophilie obligatoire s'appliquant aux espèces dont la croissance est maximum en milieu salé, les autres végétaux étant au contraire des halophytes facultatives puisque pouvant se développer en milieu salé, ils le font cependant beaucoup mieux en présence d'un sol imprégné d'eau douce. Mais s'il existe deux catégories d'halophytes sur le littoral, il ne faut cependant pas se hâter d'établir, grâce aux résultats d'expériences portant sur la croissance, une liste d'espèces correspondant aux halophytes obligatoires et une autre liste englobant les halophytes facultatives. Car toute expérience sur la croissance suppose qu'on a choisi un critère déterminé pour caractériser l'état de croissance : augmentation du poids frais, augmentation du poids sec, allongement des tiges... Or, dans certains cas, suivant le critère choisi, les conclusions diffèrent. Par exemple, *Suaeda maritima* présente des tiges qui s'allongent le plus rapidement en milieu non salé (HALKET 1915). Mais ces tiges sont grêles, légères, si bien que cette même espèce montre une augmentation maximum du poids frais dans un milieu contenant 10 pour mille de chlorure de sodium (BINET 1960). Avec le critère allongement des tiges, nous concluons : halophyte facultative, avec le critère poids frais, nous déduisons : halophyte obligatoire.

De plus, il ne faut pas oublier qu'ayant affaire à des plantes à fleurs, la reproduction des végétaux qui nous intéressent ici est liée, mise à part la multiplication végétative, à la production de graines. Si les Phanérogames des bords de mer n'ont pas la

possibilité de fleurir et de fructifier normalement en milieu non salé, nous sommes en droit de conclure à une halophilie obligatoire, puisque le cycle complet de développement ne peut être bouclé qu'en milieu salé. Malheureusement, nous ne savons pratiquement rien sur cette possibilité.

CARACTERES BIOLOGIQUES, MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES DES PHANEROGAMES DES BORDS DE MER

Le fonctionnement des halophytes du littoral conduit à la construction de cellules, de tissus et d'organes de type souvent suffisamment particulier pour que de nombreux caractères soient communs à des espèces systématiquement éloignées (phénomène de convergence). Ces caractères sont pour une part déterminés génétiquement, mais pour une part ils sont le résultat de l'action des facteurs externes sur le métabolisme végétal.

Les halophytes submergés sont tous des végétaux vivaces grâce à un rhizome assurant non seulement la pérennité, mais également une multiplication végétative active. Les racines, le plus souvent adventives, présentent une structure très largement lacuneuse et un système conducteur extrêmement réduit. Dans une coupe transversale de racine de *Zostera marina*, on ne rencontre que 5 tubes criblés et quelques cellules vides, sans ornementation membranaire alternant avec ces tubes (SAUVAGEAU 1889). Les feuilles allongées en rubans étroits et entiers, limitées par des épidermes chlorophylliens sans stomate, sont parcourues par de larges canaux aérifères. Le bois est le plus souvent remplacé par une lacune coiffant un îlot libérien très réduit.

Sur la haute slikke et le bas schorre, les espèces annuelles ou thérophytes dominent (*Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*), mais plus on s'avance vers l'intérieur des terres, plus les plantes vivaces prennent de l'importance. Ce sont des géophytes comme l'*Agropyrum junceum* ou surtout des hémicryptophytes telles que *Obione portulacoides*, *Statice limonium*, *Triglochin maritimum*, *Atropis maritima*, *Plantago maritima*. Au point de vue morphologique, le caractère le plus répandu parmi ces espèces est la *succulence*, c'est-à-dire le faible développement de la surface des organes aériens comparativement à leur volume : article globuleux des Salicornes ; feuilles cylindriques des *Suaeda* et des spergulaires ; feuilles linéaires et grasses des *Atropis*, *Triglochin*, *Plantago* et *Juncus* ; feuilles planes et épaisses des *Aster*, de *Cochlearia anglica*, du *Glaux maritima*. Cette succulence est due soit à l'hypertrophie des cellules parenchymateuses (feuilles de *Suaeda fruticosa*), soit à la multiplicité des assises cellulaires, soit encore, et c'est le cas le plus fréquent aux deux phénomènes à la fois (tiges et feuilles de *Salicornia fruticosa*).

Sur les sables littoraux et au pied des falaises, cette carnosité se retrouve chez les espèces les plus proches de la mer : *Cakile*, *Salsola*, *Honckenya*, *Calystegia soldanella*, *Crithmum maritimum*. Comme sur les étendues vaseuses, sur les sables, les thérophytes sont d'autant moins nombreuses qu'on s'éloigne de la mer. Mais ce qui caractérise le mieux les espèces développées sur sol meuble (galets, graviers, sables), est le grand développement de leur appareil souterrain. Ainsi, le *Crambe maritima*, grâce à sa souche profondément et puissamment enfoncée, peut demeurer sur les

levées de galets (sillon de Talbert) sans craindre le déchaussement. L'*Eryngium maritimum* envoie ses racines à plus de un mètre de profondeur. Le *Salsola kali*, bien qu'annuel, développe des racines qui s'enfoncent peu, mais s'étendent horizontalement à plus de un mètre de la plante mère. L'*Ammophila arenaria* émet un profond enchevêtrement de racines et de tiges souterraines assurant non seulement l'ancrage de la plante, mais aussi son active multiplication végétative.

CONCLUSION. — Tels sont les faits que l'on peut observer le plus couramment sur le littoral lorsqu'on s'intéresse aux Phanérogames qui s'y développent. Ceux-ci sont toujours en contact avec de fortes concentrations de sels et plus particulièrement de chlorure de sodium. Ce sont des « Chloridhalophyten » qui, mis à part le cas des espèces submergées, présentent, d'une manière assez générale, un certain nombre de caractères morphologiques et anatomiques communs dont la succulence.

Si on constate que ces halophytes sont sensibles à la salinité, au rythme immersion-émersion par l'eau salée, à la nature et à l'humidité du sol, au climat, il est difficile d'expliquer la sensibilité différente des espèces rencontrées. L'étude des caractéristiques physico-chimiques, de la nutrition minérale, du métabolisme des Phanérogames des bords de mer, suggère quelques explications qui débordent très largement le cadre de cette étude et qui, de toute manière, ne permettent pas encore de trouver une solution générale satisfaisante au problème posé par les halophytes.

Considérer les halophytes du littoral comme des végétaux simplement résistant au sel et relégués du fait de cette résistance sur les terrains salés que les glycophytes ne peuvent envahir est peut être exact pour certaines espèces. Mais, pour d'autres, il est sans doute plus juste de penser à un véritable besoin de sel et ceci étant vraisemblablement en relation avec les propriétés des colloïdes des cellules. Le problème posé par les halophytes nous entraîne ainsi dans des études de physiologie cellulaire dont les résultats nous permettront sans doute un jour de choisir entre la « résistance au sel » et le « besoin de sel ».