

Bromus rubens L. : contribution à l'étude des plantes annuelles xérophytiques du désert

Autor(en): **Killian, Charles**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **52 (1942)**

PDF erstellt am: **23.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-36060>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Bromus rubens L.

Contribution à l'étude des plantes annuelles xérophytiques du désert.

Par *Charles Killian*.

Travail du Laboratoire de Biologie Saharienne de la Faculté des Sciences d'Alger,
à Béni-Ounif n° 14. Directeur : *Ch. Killian*.

Manuscrit reçu le 27 août 1941.

Lorsqu'on parle de xérophytes désertiques, on a l'habitude de se représenter des plantes qui ont une petite surface foliaire, mais qui sont pourvues d'un système racinaire très développé en profondeur. On se figure, de même, des végétaux charnus qui compensent la faible puissance de leurs racines horizontales par d'importantes réserves d'eau, déposées dans leurs organes aériens. A ces caractères morphologiques on associe volontiers une série de caractères anatomiques, spécifiques aux deux groupes de plantes.

Beaucoup d'auteurs pensent que ces caractères anatomiques, combinés aux caractères morphologiques, sont à la base de leur résistance à la sécheresse et les considèrent même comme critères de leur *degré de xérophilie*.

Lorsque au contraire une espèce ne correspond pas à ce schéma classique, ils la rangent automatiquement parmi les *mésophytes*. Ce groupe, très différent des xérophytes, constitue, par conséquent, une unité à caractères essentiellement négatifs.

Selon l'opinion courante, un mésophyte se soustrait à l'influence nocive de la sécheresse tout simplement en l'évitant et en végétant pendant l'époque relativement fraîche.

Ainsi en est-il au désert; les espèces annuelles p. ex. sont limitées par les courtes périodes de pluie et n'apparaissent qu'au moment où le sol renferme des réserves suffisantes d'eau; tous ceux qui ont traversé le Sahara, au printemps, ont été frappés par les couleurs éclatantes des îlots de végétation constituant « l'acheb » qui tranchent sur la morne grisaille de leur ambiance. Ces colonies de plantes annuelles sont généralement localisées dans des dépressions humides où se sont accumulées leurs graines. Ici le sol n'est plus décapé par le vent, tout en étant un peu arrosé et légèrement lixivié par la pluie, et constitue, par conséquent, le meilleur substratum pour leur germination.

Parmi les plantes représentant cet « acheb », figurent fréquemment *Trigonella anguina*, *Médinago laciniata*, *Plantago psyllium*, *Asphodelus tenuifolius*, *Savignya longistyla*, pour ne citer que les plus répandues. L'importance de cette végétation, purement édaphique, vis-à-vis de la végétation permanente, ne fait que s'accroître, plus on s'avance vers le sud, aux conditions météorologiques plus sévères (M a i r e).

Des observations du même genre ont été faites plus récemment dans les déserts asiatiques.

Suivant K o n o n o w il faut distinguer entre éphémères, éphéméroïdes et plantes monocarpiques. Les éphémères, représentées par quelques espèces seulement, évitent les contrées où le printemps est sec et court et où le sol est pierreux. Sur le sable, au contraire, elles trouvent les conditions de ravitaillement les plus favorables, et leur vie s'arrête comme au Sahara, quand ce substratum commence à dessécher.

D'énormes espaces sont fréquemment colonisés par une seule espèce, telle p. ex. l'*Astragalus squarrosus*.

L'instabilité et l'étroite localisation de ces flores constituent, de même, leurs caractéristiques essentielles. Elles peuvent manquer complètement, par endroits, à l'exclusion de quelques petits îlots, favorisés par les conditions physico-chimiques du sol.

D'après ce qui précède nos connaissances relatives aux espèces annuelles du désert se réduisent à quelques observations, faites au cours d'expéditions lointaines.

Aucun travail détaillé n'a pu être fait sur place, au sujet de leurs caractères écologiques. Dépourvues de toute adaptation spéciale, parce que limitées étroitement aux périodes humides, elles furent rayées du cadre des xérophytes et classées, purement et simplement, dans le groupe des « mésophytes ».

On ne comprend pas pourquoi ces espèces furent exclues des recherches, parce que certaines d'entre elles ne supportent pas les rigueurs du climat désertique et pourquoi toutes furent jugées inintéressantes.

C'est bien ce préjugé, dû aux définitions trop rigides des écologistes, qui a retardé, de tout temps, leur étude détaillée. Les premiers doutes sur la validité de leurs théories me sont venus en 1936, lorsque j'étudiais, en collaboration avec F a u r e l, la pression osmotique des végétaux sahariens. Nous nous sommes occupés, entre autre, de deux Graminées annuelles psammophiles, le *Cutandia memphitica* et le *Brocchia cinerea*, et de deux Composées, le *Senecio coronopifolia* et le *Zollikofera resedifolia*. Nos résultats semblent effectivement appuyer l'interprétation énoncée ci-dessus.

La pression osmotique, chez les deux premières, est très uniforme et elle oscille de 3, respectivement 5 unités autour de 13 et 15 atmo-

sphères. Chez les deux autres, la pression foliaire est du même ordre de grandeur et identique ou légèrement inférieure à leur pression radicaire.

Si nos chiffres ne diffèrent pas sensiblement de ceux connus pour les mésophytes d'Europe, il ne faut pas oublier que ces mesures ont été faites en saison relativement fraîche. *On ignore totalement comment se comportent les annuelles du désert par période de sécheresse*; nous n'avons pu suivre cette question pour la simple raison que les « mésophytes » disparaissent rapidement, dès l'approche des premières chaleurs.

Cependant, pour ce qui est de leur *transpiration*, elle diffère de celle des mésophytes d'Europe, par le fait, d'être généralement très élevée. Ainsi chez le *Malva microcarpa* elle dépasse 50 mg./dm² et minute, 40 chez *Launea acanthoclada* et 34 chez *Launea nudicaulis* (suivant les mesures que j'ai pu effectuer au désert en avril 1932). Leurs déficits de saturation sont, à leur tour, très importants. Je les ai déterminés à 45—50 % chez *Malva microcarpa*, 46 % chez *Plantago albicans* et 43 % chez *Herniaria Fontanesii*.

H a r d e r, en 1933, arrive d'ailleurs aux mêmes résultats.

Les taux élevés de la transpiration et des déficits en eau semblent donc représenter deux caractères typiques pour les espèces annuelles du désert. On peut supposer qu'en période sèche leur bilan hydrique est encore plus déséquilibré qu'en saison printanière. Rien n'étant connu à ce sujet, je me suis proposé d'en reprendre l'étude.

J'ai eu la bonne fortune de pouvoir étudier, sur place, la biologie d'une pareille plante annuelle, végétant dans des conditions extrêmes. Cette occasion s'est présentée à Béni-Ounif, à la fin du mois de novembre 1939.

L'arrière-saison de cette année était caractérisée, dans tout le sud Oranais, par une sécheresse extrême, aucune pluie n'étant tombée depuis le mois d'avril (16 mm.) au mois de septembre. Cependant les faibles précipitations de 5,2 mm., en octobre, suivies d'une chute pluviale de 8 mm., en novembre, avaient suffi pour déclencher la germination d'une minuscule Graminée qui avait levé, à l'exclusion de toute autre espèce.

Elle végétait dans un sol sablonneux et pulvérulent, extrêmement aride, et résistait, sans dépérir, à un manque presque complet d'humidité. Elle me semblait, par conséquent, mériter le qualificatif de « xérophyte » plus que tout autre qui se procure dans la nappe souterraine, à l'aide de son puissant système radicaire, l'eau nécessaire à sa subsistance.

Dépourvue de tout caractère extérieur « xérophytique », rien, dans son port, ne pouvait nous expliquer sa résistance étonnante à la sécheresse. Le terme de xérophyte, par conséquent, ne s'appliquait ici que par rapport à son habitat; il ne pouvait avoir aucune signification structurale, telle que l'impliquait l'ancienne théorie de Schimper.

Pour élucider la question captivante de sa résistivité à la sécheresse il était donc indispensable *d'étudier à la fois ses caractères morpho-anatomiques, édaphiques et physiologiques.*

Comment l'identifier, tout d'abord ?

Les premières inflorescences parues en décembre m'ont permis d'en faire la détermination. Il s'agissait d'une Graminée, très banale :

Le Bromus rubens L.

Cette espèce présente une prédilection marquée pour les terres sablonneuses. Elle est répandue partout dans le sud de la France et elle a été signalée depuis l'Asie occidentale à travers toute l'Afrique du Nord jusqu'aux îles Canaries et aux Açores. Dans le sud elle s'avance jusqu'aux plateaux gréseux de l'Asekrem, au Hoggar, en société d'autres reliques méditerranéennes. Elle réapparaît finalement en Macaronésie.

A Béni-Ounif elle fait son apparition au bas des falaises du *Garet-el-Hamir*. Elle s'abrite, de préférence, derrière de gros blocs de grès crétaqué, mais seulement lorsqu'ils sont orientés vers le NW. On trouve, en effet, les colonies les plus abondantes dans les ravins, là où la durée de l'insolation est au minimum.

Au dehors de ces endroits ombragés ses graines germent plus tard, exclusivement là où un caillou fournit un obstacle au vent et les abrite pendant leur jeunesse. La plante occupe, enfin, quelques postes plus avancés sur le sable limoneux, substratum plus humide, où elle supporte une plus forte insolation. Mais elle évite toujours les accumulations massives des sables éoliens; ici elle cède sa place à d'autres Graminées psammophytes, telles que *Cutandia memphitica* et *Schismus barbatus*. Ces deux espèces dominent aux stations plus ensoleillées du bas des dunes. Enfin le *Schismus* élimine complètement le *Bromus rubens* sur les sols plus riches en argile p. ex. dans les carrés d'irrigation où il finit par constituer de véritables colonies.

Tout autrement sur les sols riches en particules dispersées, mais abondamment lessivés, tels que les *canaux* d'irrigation. Ici c'est le domaine du *Cynodon dactylon* qui élimine toute autre espèce.

Le *Bromus* manque, de même, au cailloutis du reg ou dans les fissures des dalles gréseuses du hammada; ces stations, trop exposées à la sécheresse, sont occupées par le *Stipa tortilis*.

On peut donc considérer toutes ces Graminées comme véritables *espèces indicatrices* de la nature de leur substratum.

Son aspect et son développement.

Pour en revenir au *Bromus rubens*, il trouve son milieu de choix au bas des rochers, partout où les pluies ont accumulé les produits de lixiviation. Dès les premières précipitations le détritrus sablonneux est mouillé intensivement et uniformément. A ce moment le sable constitue un substratum idéal pour sa germination. Au contraire dans les terrains limoneux voisins, durcis par le soleil estival, les eaux s'écoulent, sans pénétrer en profondeur.

Abritées contre la dessiccation par le vent et le soleil, les graines, chassées dans les creux, y germent en masse et constituent de petites colonies. Mais les plantules, par suite de la dessiccation progressive du sable, restent toujours chétives et leurs tiges non ramifiées ne dépassent guère 3 ou 4 cm. de longueur. L'axe, généralement réduit à 3 ou 4 nœuds, supporte 4 ou 6 feuilles, de faible taille (fig. 1).

Contrairement aux tiges, les racines sont ramifiées à l'extrême. Elles sont très fines — leur diamètre étant inférieur à 0,8 mm. — et la longueur totale des radicelles peut dépasser 39 cm., dimensions énormes pour nos minuscules plantes. Tout ce système racinaire est, en effet, confiné aux 5 à 7 cm. supérieurs du sol; il est d'un poids très faible (2 à 3 mg.), 4 à 8 fois inférieur à celui des tiges feuillées (par poids sec). Le quotient : organes aériens / organes souterrains hausse à 27 : 1, lorsqu'on le calcule pour les parties fraîches et dépasse, par conséquent, les maxima que l'on connaissait aux plantes grasses.

Toutes ces plantes naines, malgré leur taille minime, peuvent fleurir et fructifier. Elles produisent des épillets isolés, toujours en nombre réduit, quatre ou deux ou même un seul par pied (fig. 2).

Chose curieuse : on trouve de pareils épillets, le plus souvent et relativement tôt, sur les individus les plus rabougris, développés en bordure de la zone ombragée. Lors de leur floraison la totalité de leurs feuilles peut avoir disparu. La déshydratation, à ce moment, atteint son maximum, l'épi fructifère ne renfermant plus que 20,5 % d'eau.

Sa maturation est rapide et la graine se détache, enveloppée de toutes les pièces involucreales; elle tombe à terre à l'endroit même où la plante mère lui avait donné naissance.

A peine enfouie dans le sable, mais protégée par ses glumes contre la dessiccation, elle germe sur place, sans transport préalable.

Le *Bromus rubens* fournit, par conséquent, un nouvel exemple de ce que Z o h a r y a désigné d'*antitéléchorie*, ce terme s'appliquant mieux au présent cas que celui de synaptospermie.

Synaptospermie signifie une pluralité de graines réunies pour la dissémination, ce qui n'est pas réalisé chez le *Bromus* nain dont l'épi fructifère renferme généralement une, tout au plus deux graines.

La graine peut se maintenir longtemps, après la germination et rester attachée au bas du chaume jusqu'au moment de sa fructification (fig. 2).

Notons finalement que par année moins sèche, au désert, et surtout dans les régions plus humides de la côte algérienne, on trouve des échantillons bien plus vigoureux, ayant les caractères et les dimensions suivantes (fig. 3 et tableau 1) :

Tableau 1.

	Tige abondamment ramifiée à la base	Feuilles nombreuses	Epis massifs
	Longueur (cm.)	Longueur (cm.)	Diamètre (cm.)
Désert	8	6	1
Côte	20	6	2—3

Son anatomie.

Ce qui frappe, de prime abord, chez la *racine* du *Bromus rubens*, c'est l'abondance des poils; ils couvrent d'un chevelu épais toutes les parties apicales, sur une longueur de 7 à 9 mm. Non seulement ils sont nombreux, mais ils présentent des dimensions anormales, leur longueur étant de 0,5 à 0,8 mm., en moyenne, leur largeur de 0,032 à 0,050 mm., donc bien plus volumineux que chez les mésophytes d'Europe.

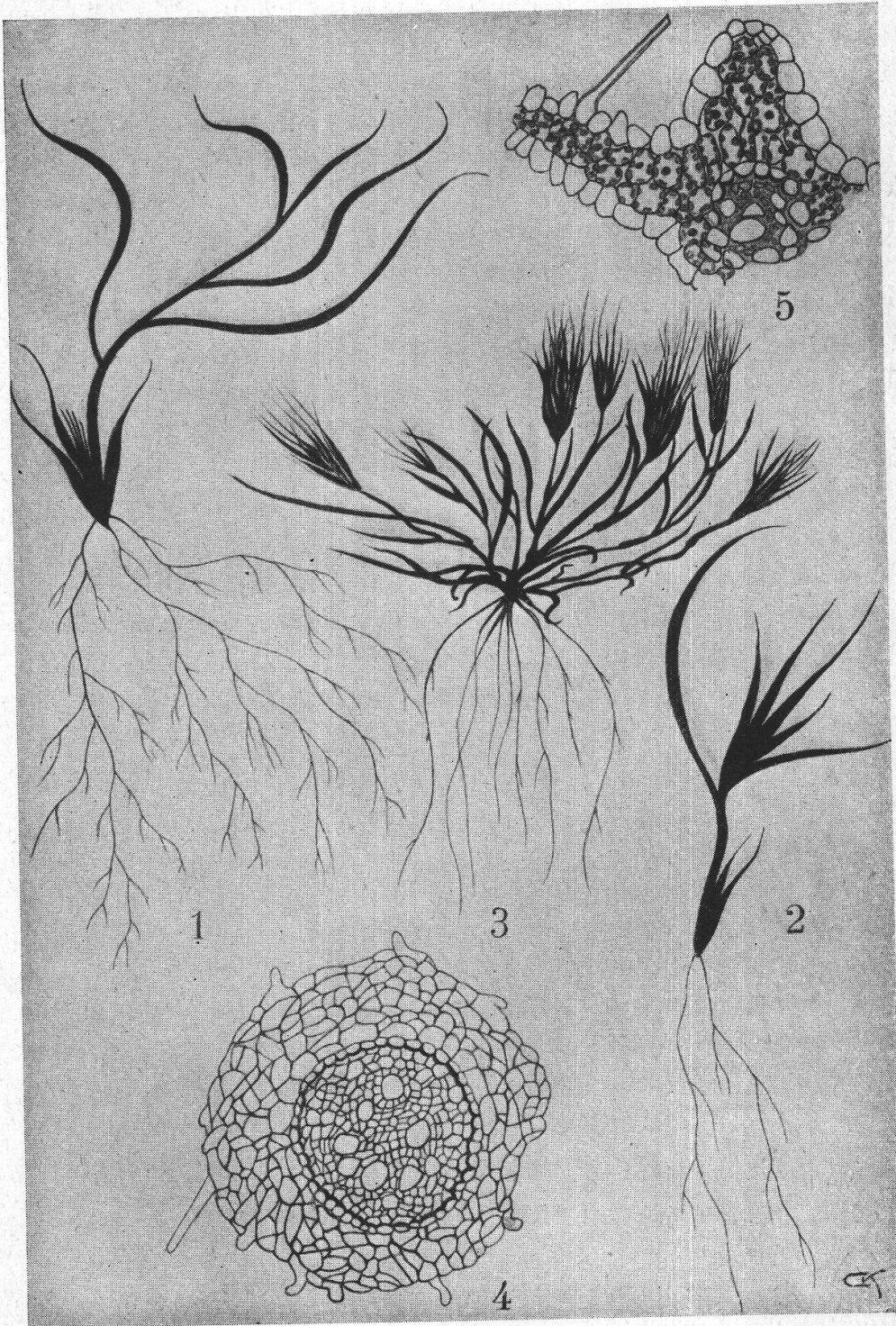
Ils s'en distinguent, enfin, par leur longévité, ce dont témoigne leur subérification, décelable au rouge Congo, et leur faible lignification (coloration orange à l'acétate de benzidine).

Une deuxième particularité qu'ils ont en commun avec d'autres psammophytes du désert, est de sécréter abondamment une matière pectique (rougissement au rouge de ruthénium), non mucilagineuse, ne gonflant pas au contact de l'eau.

Cette sécrétion doit se poursuivre pendant un certain temps comme l'indiquent les nombreux grains de sable, accolés, en manchons épais, autour des radicelles.

En ce qui concerne l'enveloppe corticale, située sous l'assise pili-fère, elle est constituée de cellules volumineuses, disposées sans règle apparente; ceci est le cas également du cylindre central. L'un et l'autre manquent totalement de tissus de soutien (fig. 4).

Ce même caractère, d'ailleurs, se manifeste dans la *feuille* dont les tissus, pareillement aux tissus radiculaires, sont essentiellement parenchymateux (fig. 5).



Bromus rubens L.

- Fig. 1 : Plante naine stérile (gr. 1,2).
Fig. 2 : Plante naine fructifiée (gr. 1,2).
Fig. 3 : Plante normale, fructifiée (gr. 1,2).
Fig. 4 : Racine de la plante naine c. tr. (gr. 100).
Fig. 5 : Feuille de la plante naine c. tr. (gr. 150).
- } Des sables
désertiques
de Béni-Ounif

La feuille est irriguée par un système de nervures dont la longueur totale est de 900 mm. par mm², et d'avantage, donc plus du double de ce qu'on trouve chez les Graminées mésophytiques européennes (K e l l e r). L'épiderme supérieur est interrompu par de nombreux stomates (122 mm²) d'un diamètre de 5,4 microns, non enfoncés et massés dans les régions intrafasciculaires.

Sur la face inférieure ces stomates, moins serrés, se répartissent sur une surface double (62 mm²). Du fait l'index stomatique (cellules stomatiques : cellules épidermiques) de 0,41 sur la face supérieure, se trouve diminué de moitié sur la face inférieure.

Le limbe est caractérisé, enfin, par la présence de très nombreux poils siliceux mesurant 344,8 sur 26 microns.

A la face supérieure ils sont étroitement localisés entre les nervures, à la face inférieure ils sont répartis uniformément. Leur rapport numérique, sur ces deux faces, est de 137 : 317 mm².

Vers la marge toutes les cellules épidermiques s'épaississent et se transforment en crochets, bordant la feuille.

Quant au mésophylle il se réduit à deux couches dans les échantillons nains (fig. 5), mais ne dépasse pas 4 assises dans les feuilles normales.

Il est constitué de cellules parenchymateuses chlorophylliennes sans différenciation aucune; même observation pour les plantes de la côte qui sont caractérisées par leur moindre villosité (114 poils par mm²).

La feuille adulte, enfin, épaissit à 4,8 microns ses parois épidermiques, couvertes d'une cuticule de 0,7 micron. Par le fait les cellules épidermiques, d'un diamètre de 24,57 microns, tranchent d'avantage sur le mésophylle. Celui-là est interrompu par des piliers sclérenchymateux périvasculaires, particulièrement massifs aux stations arides.

En résumé les feuilles des plantes naines sont moins xéromorphes que celles des plantes normales. Cette conclusion, nous le verrons plus tard, sera corroborée par les résultats des mesures écologiques.

Ses conditions édaphiques.

Nous avons constaté, tout à l'heure, que la répartition du *Bromus rubens* est en relation étroite avec la nature de son substratum. Il importait donc de considérer, en détail, ses besoins édaphiques.

Notre plante, nous venons de le voir, évite les sables éoliens mouvants, non lessivés par le transport. La lixiviation entraîne l'incorporation de petites quantités de limon et d'argile qui augmentent leur cohésion et, par conséquent, le pouvoir rétenteur pour l'eau. Or, plus l'eau

sera retenue par le sol, plus grande sera la chance de survie pour la plantule.

Ces conditions sont réalisées au contact immédiat de la roche où la sédimentation des particules dispersées, en suspension dans l'eau de pluie, devient plus abondante; l'humidité équivalente, proportionnelle à son pouvoir rétenteur est de 16,7 % dans les sables lessivés, de 7 % seulement dans les sables dunaires.

Or, malgré cette amélioration indiscutable de ses caractères physiques, le sable détritique constitue un milieu très pauvre, en raison de son lessivage d'abord et de sa dessiccation rapide ensuite (tableau 3, I).

Sa pauvreté, à la fois, en matières solubles et en combinaisons assimilables ressort des chiffres suivants :

Tableau 2.

Sels totaux solubles %	Phos- phates solubles %	Chlorures %	Sulfates %	Phos- phates assimi- lables %	K ₂ O assimilable	CaCO ₃ %	Az %	C %
0,03	0,035	0,0018	0,0532	0,00123	0,01608	14,5	0,056	0,22

Si, en résumé, le *Bromus* colonise de préférence le sable détritique, à l'abri de l'action desséchante du vent et du soleil, il peut également occuper des sols plus compacts.

On le retrouve, ainsi, sur certaines terres limoneuses des oasis, lorsqu'ils ne sont pas irrigués (oasis du col de Zénaga) (tableau 3, II).

Ces terres, plus ou moins compactes à l'origine, sont souvent ameublées par l'apport de matières éoliennes qui améliorent sensiblement leurs qualités physiques.

L'incorporation du sable augmente, en effet, la porosité (de 47,1 à 52,3 %) et l'humidité équivalente (20,3 %).

En ce qui concerne les caractères chimiques de ces sols mélangés, j'ai trouvé que le lessivage intense par les pluies d'automne les nettoie de tous les sels nuisibles qu'ils contenaient primitivement.

Ainsi sur 0,079 % de sels totaux, 0,0168 % seulement sont des chlorures. Le total des sulfates est de 0,1008 %, du CaO 13,8 %, du MgO 1,776 %.

Sur ce sol le *Bromus rubens* germe en masse et, ce qui importe surtout : l'amélioration des qualités physiques du sol rend les jeunes plantes plus résistantes à l'insolation.

Elles sont bien plus vigoureuses et plus verdoyantes que sur le sable, malgré l'orientation moins favorable de leur abri. Dans notre cas particulier elles sont protégées par des rejets de palmiers, orientés du SE au NW, à l'ombre desquels elles végètent.

Au dehors de cette zone ombragée, la protection contre le vent et le soleil devient rapidement insuffisante et elles présentent à nouveau les symptômes d'un déficit d'eau : enroulement de ses feuilles et production d'un pigment anthocyanique.

A d'autres stations, plus sèches, la plante résiste temporairement, mais dépérit dans la suite. Tel est le cas d'une colonie, développée sous les maigres touffes d'un *Reganum* (dans un sol déshydraté à 2,6 %); en présence de 0,5 % d'eau elle dessèche, peu après la germination; enfin, en dessous de ces taux hydriques, la sécheresse du sol ne lui permet même plus de germer.

Le degré de dispersion qui caractérise le sol limoneux de Zénaga ne représente pas sa limite de tolérance aux adversités du milieu. J'ai retrouvé la plante dans un carré d'irrigation, bien ombragé, de l'oasis de Mélias, où les particules limoneuses se sont substituées, en plus forte proportion, aux particules sablonneuses. Humide, ce sol oppose une résistance faible à la succion de ses racines et un échantillon contenant 9,6 % d'eau présente une force de succion de 5,3 atmosphères seulement (tableau 3, IV).

Mais une déshydratation à un palier relativement élevé (de 3,3 % d'eau) augmente cette résistance à 43 atmosphères. Dans ces conditions le sol semble inhabitable au *Bromus rubens*.

Tel est le cas également des cuvettes d'irrigation, creusées autour des dattiers ou des carrés, entourés d'un rempart de terre, où l'eau, faute d'écoulement, a stationné trop longtemps. Les uns et les autres s'enrichissent en particules dispersées.

Très souvent après l'irrigation, les sels nuisibles (chlorures 0,042 %, sulfates 0,222 %, MgO 1,78 %) cristallisent en surface et entravent toute colonisation; au contraire, lorsque l'irrigation se répète, le sol lessivé à fond ne contient plus que 0,02 % de sels totaux, et les sels solubles disparaissent (0,0035 % de chlorures). Dans ces conditions, le *Cynodon dactylon* s'y installe (tableau 3, V).

Enfin, sur sol très lessivé, mais renfermant un taux très élevé d'argile, c'est le *Schismus barbatus* qui domine. Pareille station, malgré son lessivage intense, est impropre au développement du *Bromus rubens* (tableau 3, VI). Il y serait insuffisamment protégé.

Toutes ces données relatives aux besoins édaphiques du *Bromus rubens* sont résumées dans le tableau 3.

Tableau 3.

Caractères physiques des sols à *Bromus rubens* et de trois sols irrigués, sans Br.

	Sable %	Limon %	Argile %	Argile fine %	Humidité équi- valente
I. Sable détritique (colonisé par Bromus)	83,2	8,0	8,8	6,8	12,0
II. Limon sablonneux (colonisé par Bromus)	69,8	14,0	17,0	16,0	20,3
III. Carré d'irrigation (colonisé par Bromus)	63,8	22,4	13,8	13,8	27,6
IV. Cuvette d'irrigation vierge . .	57,4	15,8	26,8	26,0	
V. Limon à <i>Cynodon</i>	31,6	41,4	27,0	19,8	35,0
VI. Argile à <i>Schismus</i>	58,6	9,8	32,0	27,4	22,0

Je conclus : Les mesures ci-dessus prouvent que le *Bromus rubens* exerce un véritable choix des sols qu'il colonise. Mais ces résultats ne s'appliquent qu'aux conditions réalisées en climat désertique. Dans les contrées plus humides de la côte algérienne notre plante pousse indistinctement sur les sols arides, sans abri contre le vent et le soleil. Elle y dessèche, dès le mois de mai, sur des sols renfermant encore 2,6 % d'eau.

Son écologie.

Après l'analyse de ses caractères morphologiques, anatomiques et édaphiques, c'est la question de ses *particularités écologiques* que nous aurons à trancher. Il s'agit, avant tout, de savoir : à quoi attribuer sa résistance étonnante à la sécheresse et comment réussit-il à équilibrer son bilan hydrique, malgré les conditions très variables de son milieu souterrain ?

D'après mes mesures du mois de novembre 1939, par période de sécheresse extrême, la plante résiste à une succion de 71,8 atmosphères dans un sable déshydraté, contenant 1,4 % d'eau. Elle s'y adapte en diminuant à 46,6 % la teneur hydrique des feuilles et en augmentant à 52,23 atmosphères leur pression osmotique. Ces chiffres mettent en relief un bilan hydrique tendu à l'extrême; en effet, le déficit en eau de ses feuilles atteint le chiffre énorme de 67,4 %, par rapport à l'eau de saturation, et de 286 % par rapport au poids sec. Dans ces conditions toute nouvelle déshydratation du sol, même insignifiante (de 0,2 % p. ex.), entraînerait leur flétrissure permanente.

Mes observations, continuées en avril 1940, m'ont montré que *Bromus* supporte toutes les adversités, non seulement pendant la pé-

riode germinative, mais aussi à l'état adulte. Les faibles pluies tombées depuis l'hiver (11 mm. en janvier, 10,8 mm. en février, 5,3 mm. en mars) n'avaient amélioré en rien ses conditions d'existence. Aucune nouvelle germination ne s'était produite depuis, faute de réserves suffisantes d'eau dans le sol. Après une humectation trop passagère, la physiologie des stations demeurait inchangée. Le sol, en particulier, continuait à se dessécher et avait augmenté à 323 atmosphères, au niveau des racines, sa force de succion, pour une teneur hydrique diminuée à 0,8 et même 0,3 %. Malgré cette résistance énorme à l'absorption de l'eau, la plante se maintient en état parfaitement normal. Elle arrive même à hausser à 60,1 % la teneur en eau de ses feuilles et à diminuer à 37,3 et 48,1 % par rapport à l'eau de saturation, leur déficit hydrique 89,9 et 124,7 par rapport à leur poids sec. Elle diminue, de même, à 22,04 atmosphères la pression osmotique des feuilles.

Malheureusement il ne m'a pas été possible de faire ces mêmes mesures pour ses racines. Par suite de leur déshydratation extrême (renfermant 37,4 % d'eau en septembre, mais diminuées en avril à 20,0 % pour les plantes naines non ramifiées et à 11,3 % pour ces plantes ramifiées), j'ai dû renoncer à leur extraire le minimum indispensable de jus.

Un autre phénomène, intéressant au point de vue biologique, a pu être constaté à cette occasion : les racines, humides au toucher, se dessèchent presque momentanément lorsqu'on les place à l'air; au contraire, un contact, même passager, avec l'eau suffit pour leur faire absorber *instantanément* une quantité importante d'eau, allant jusqu'à 12 %. Cette absorption me semble déterminée par leur finesse et leur extrême division; la racine fonctionne en véritable appareil capillaire, tout à fait comparable à une mèche de lampe.

Il ne m'a pas été possible, jusqu'à présent, d'approfondir ces mesures, par suite de l'exéguité du matériel à ma disposition. Mais il est entièrement probable que la pression osmotique de la racine soit plus élevée que celle de la feuille. Son faible taux hydrique, joint à la présence d'une quantité appréciable de chlorures dans ses cendres,¹ rend cette hypothèse fort plausible.

On peut supposer que cette pression subit des fluctuations continues, en raison de la déshydratation rapide et de nouvelles hydra-

¹ Ces cendres constituent 9,4 % de la substance sèche racinaire et 19,6 de la substance foliaire dont le taux en chlorures est de 0,061 % et en sulfates de 1,31 %. Il est surprenant qu'au Garet-el-Hamir feuilles et racines renferment beaucoup plus de Cl (2,7 et 4,7 % respectivement). Cet élément a dû s'infiltrer à partir des couches limoneuses sous-jacentes, où j'en ai dosé 0,3 %. Dans le sable détritique la teneur en Cl est toujours faible (0,03 % au maximum), à telle enseigne que notre *Bromus* est le meilleur indicateur d'un sol dessalé, au même titre que *Plantago psyllium* qui l'accompagne parfois.

tations pouvant se produire dans les couches supérieures du sable. Ce dernier constitue, en effet, un milieu extrêmement poreux, siège de condensations occultes, se produisant lors des changements brusques de température, si typiques pour le climat désertique.

Dans ce qui précède j'ai examiné de près les réactions du *Bromus rubens* dans des circonstances que l'on peut considérer comme limitantes. J'ai eu la bonne fortune de l'étudier, en octobre 1940 et en avril 1941, dans des conditions météorologiques, certainement optimales, en pays désertique.

Des chutes importantes de pluie de 27 mm., pendant le seul mois de septembre, avaient déclenché une levée abondante de plantules. Il en était de même en 1941, où un violent orage, le 15 mars, accompagné d'une véritable trombe d'eau (du 12 au 19 mars le total des précipitations était de 87,2 mm.) avait mouillé intensivement le sable.

Comment le *Bromus* réagit-il à l'amélioration de ses conditions vitales ?

En octobre il hausse à 82 % le taux hydrique matinal de ses feuilles et baisse à 34,6 % son déficit d'eau et à 15,41 atmosphères sa pression; à midi même déficit et même pression, mais le pourcentage d'eau diminue à 78 %.

Le 10 avril 1941 j'ai noté une teneur en eau de 62,4 %, mais un déficit de 31 % seulement. La pression osmotique à 7 h. tombe à un minimum de 10,67 atmosphères et ne dépasse pas 12,33 et 13,6 atmosphères à midi. Quelques rares échantillons, plus avancés, accusent un déficit de 41,7 %.

A cette saison les fluctuations journalières des déficits (tableau 4) rappellent ce que Stocker a signalé pour les xérophytes du désert égyptien, et plus encore pour les plantes grasses des dunes de la Baltique.

Tableau 4.

Déficit de saturation. Avril 1941.

	Eau des feuilles %	En % de l'eau de saturation		Fluctuations journalières absolues du déficit en %	Fluctuations journalières relatives de ce déficit	
		Minimum matinal %	Maximum l'après-midi %		en % de l'eau	en % du déficit
Plantes naines ramifiées . . .	52,7	23	30,8	7,8	9,3	39,0
Plantes normales	61,0	20	26,0	6,0	7,5	30,0
Plantes fructifiantes	20	—	30,3	—	—	—

Les uns et les autres ont un déficit matinal élevé, mais le taux de leurs fluctuations, au cours de la journée, sont du même ordre de grandeur que ceux des mésophytes. Par le fait nos chiffres s'opposent diamétralement à ceux que j'ai trouvés chez les sclérophytes du Hoggar (1939), où les déficits sont faibles le matin et leurs fluctuations journalières moindres que chez les autres plantes désertiques.

Quant à sa capacité d'eau (eau de saturation : poids sec), elle atteint son maximum (4,8) lors du plus grand déficit (en novembre 1939 p. ex.), puis diminue à 2,9 en septembre 1940 et à 2,1 en avril 1941. Elle est donc inférieure au taux de 6,7 trouvé par Evenari chez une autre espèce annuelle, l'*Erodium glaucophyllum*, mais égale en moyenne, à celle des autres plantes du désert.

En ce qui concerne son intensité transpiratoire, mes chiffres de 1940, complétés en 1941, montrent qu'elle est faible en octobre (3. X.), avec un maximum de 28,7 mg./dm² pour surface double et minute pour une évaporation correspondante de 128 mg./dm² et minute et un minimum de 16 pour la transpiration et de 49 pour l'évaporation. Température de l'air : 25° à midi, 13° à 8 h.; humidité relative : 45 % à 8 h., 30 % à 12 h.

Ces chiffres baissent encore en avril (9. IV.), malgré une évaporation maxima plus forte :

Maximum de la transpiration :	18,5 mg./dm ² et minute
» » l'évaporation :	150,0 » » »
Minimum de la transpiration :	2,1 » » »
» » l'évaporation :	39,0 » » »
Température de l'air :	24° à 13 h., 14° à 8 h.
Température maxima du sol, en surface :	47° à 16 h.
Humidité relative :	30 % à 8 h., 20 % à 13 h.

Somme toute, le *Bromus* est caractérisé :

- 1° Par une courbe transpiratoire plate, bien typique pour une plante à stomates fermés.
- 2° Par son taux transpiratoire, plus faible que chez les autres espèces annuelles du désert (sauf chez *Plantago psyllium* qui a également des feuilles velues [Killian, 1936]).

Ces chiffres sont, d'autre part, diamétralement opposés à ceux qu'on a signalé chez les vrais xérophytes sahariens, p. ex. chez le *Zilla* (92 mg./dm² et minute) et chez les xérophytes des steppes russes (65 à 73 mg./dm² et minute).

L'abaissement des valeurs, de l'automne au printemps, pourrait s'expliquer par la cutinisation progressive de son épiderme.

Au lieu de calculer la transpiration par unité de surface on peut aussi la rapporter *au poids frais* ou à *l'eau*. Dans ce cas, les chiffres haussent, contrairement à ce qu'on connaît aux xérophytes, où la transpiration, par poids frais et par eau, est *toujours* inférieure à la transpiration par surface. Rapportée au poids frais, la transpiration chez le *Zilla* est ainsi de 19,8 mg./dm² et minute, chez les xérophytes hongrois de 15 à 28 mg./dm² et minute (tableau 5).

D'autre part, la supériorité du taux transpiratoire rapporté à l'eau sur les taux transpiratoires rapportés au poids frais prouve, une fois de plus, que les stomates interviennent puissamment comme agents régulateurs.¹

Les chiffres les plus élevés, enfin, sont ceux calculés par *poids sec* (tableau 5).

L'intensité de l'évaporation étant moyenne, l'intensité transpiratoire faible, on ne s'étonnera pas de ce que leur quotient, la « *transpiration relative* » le soit également. C'est ce dont le tableau 5 rend compte.

Tableau 5.

Octobre 1940												
Transpiration double surface		Transpiration poids frais		Transpiration eau		Transpiration poids sec		Transpiration relative				
Minim.	Maxim.	Minim.	Maxim.	Minim.	Maxim.	Minim.	Maxim.	Maxima				
16	28,7	19	45	35	54	101	259	0,22				
Avril 1941												
Minim.	Moy.	Maxim.	Minim.	Moy.	Maxim.	Minim.	Moy.	Maxim.	Minim.	Moy.	Maxim.	Maxima
2,1	10,6	18,5	6,4	15,2	23,8	11,0	24,6	35,5	107	455	702	0,125

Si, finalement, on calcule le *temps* nécessaire pour *l'épuisement total* des réserves hydriques, contenues dans une feuille, on arrive à 16' 30" en octobre et 18' 30" en avril. Ces chiffres sont du même ordre de grandeur que dans deux autres plantes sahariennes, *Cassia obovata* et *Typha éléphantina* (Killian, 1937), mais sont inférieurs à la perte d'eau du *Carex physodes*, plante pokilohydre, qui transpirerait huit fois par heure son taux hydrique; ils témoignent d'une très forte *résistance à la transpiration* chez le *Bromus*, et ceci d'autant plus qu'il dispose de réserves d'eau bien moins grandes que le *Cassia* et le *Typha*.

¹ D'après les résultats fournis par la méthode d'infiltration et la méthode directe de Lloyd, les stomates semblent généralement être fermés.

Ses normes biologiques.

Tout le monde sait que le régime hydrique d'une plante dépend en première ligne des qualités de sa surface évaporante, des caractères de sa surface absorbante ensuite, et finalement, de sa provision d'eau.

En déterminant ces surfaces d'une part et la teneur hydrique de l'autre et en les rapportant à des unités appropriées on établit ce qu'on appelle : les *normes biologiques*; normes qui sont à la base de l'organisation physiologique de toute plante.

1° Un premier groupe de normes s'applique au *poids de l'eau*, contenu dans la plante.

L'une des normes les plus expressives est le rapport entre le *poids de l'eau* et le *poids sec* des feuilles.

Ce quotient est de 4,3 en septembre et de 3,2 en avril, donc inférieur à celui des autres espèces annuelles du désert (*Erodium glaucophyllum* 5,4, *Haplophyllum tuberculatum* 4,7 [E v e n a r i]).

Chez *Bromus* le facteur en question subit des fluctuations journalières importantes, parce qu'il diminue à 1,48 à midi, donc à 47 % de sa valeur matinale; chez les échantillons rubéfiés des stations limites il est au minimum 0,68.

2° Rapporté à la *surface foliaire* (« Degré de succulence »), le taux hydrique du *Bromus* est particulièrement faible (0,4—0,3), surtout dans les échantillons nains rubéfiés (0,2). Chose curieuse : Ce degré faible de succulence se retrouve chez certains sclérophytes d'ombre méditerranéens (0,5 chez *Aristolochia altissima*, Killian, 1932).

Au contraire les sclérophytes héliophiles ont un degré de succulence plus élevé (0,8—1,0), de même les xérophytes de la plaine hongroise (1,3 à 1,5). Viennent en tête les mésophytes d'Europe (1,7—2,1) et surtout ceux qui habitent les stations marécageuses (3,4—5,6).

Pour ce qui concerne les *fluctuations journalières* du « degré de succulence », elles sont très importantes chez notre plante. En septembre à midi le quotient hausse à 112 % de sa valeur matinale, à 144 % en avril.

En résumé notre plante a le degré de succulence typique d'une plante à l'ombre, avec des variations journalières importantes.

3° Les normes de son *taux hydrique* sont moins expressives, lorsqu'on les rapporte à d'autres unités telles que le *poids frais*. En novembre 1939 le *Bromus* renfermait 46,6 % d'eau, en avril 1940 68 %, en octobre 1940 78 %, en avril 1941 62,4 % (valeurs à midi).

Tous ces chiffres sont moins élevés que chez les classiques « mésophytes », mais dépassent généralement les taux hydriques que j'ai si-

gnalés chez les sclérophytes du centre saharien (50 à 64 %), enfin ceux connus aux xérophytes des plaines du désert (45 à 66 %).

En ce qui concerne les fluctuations journalières de ce quotient, elles sont d'un ordre de grandeur moyen; il diminue, en avril 1940 à midi, à 89 % de sa valeur matinale, à 95 % seulement en octobre 1940.

Un autre groupe de normes se rapporte à la surface.

4° Le quotient *double surface : poids frais*, appelé aussi « développement de surface », est toujours élevé (88). Il est pareil à celui du *Pistacia lentiscus*, en particulier dans ses feuilles d'ombre, mais supérieur à la norme que j'ai pu établir pour les feuilles au soleil de cette même espèce (54).

Il se rapproche des chiffres établis par Pionnier pour les blés des hauts-plateaux algériens. Si ce développement de surface est bien plus élevé chez les plantes de forêts européennes (100 à 200), il est dépassé par les normes calculées pour les plantes rubéfiées du *Bromus rubens* (204—230, avril 1941).

Le développement de surface présente aussi des fluctuations journalières, le maximum trouvé en avril, le matin (179), diminuant à 81 % de cette valeur à midi.

5° Rapportons, pour terminer, la *surface au poids sec*. La norme de 5,7 pour le *Bromus* est supérieure à celles du *Reseda muricata* et de l'*Erodium glaucophyllum* (30), plantes annuelles étudiées par Evénari. La différence augmente pour les xérophytes secs à port de genêt (p. ex. *Retama Raetam* 0,42) ou pour les espèces légèrement charnues, telle que *Anabasis acticulata* (0,39 selon Evénari).

Il est donc prouvé que *les fortes dimensions de sa surface, rapportée au poids sec ou au poids frais, font du Bromus rubens une plante d'ombre des plus typiques, diamétralement opposée aux xérophytes classiques.*

Le fait est encore plus frappant si l'on ajoute à cette surface foliaire celle des nombreux poils qui la couvrent. La surface réelle, suivant mes calculs, s'en trouverait haussée au quadruple.

Ce même caractère s'applique, à fortiori, aux racines : Grâce à leur extrême division, grâce surtout à la présence d'innombrables poils de très grande taille, la surface radiculaire devient énorme. Elle contraste avec son poids faible, particularité qu'on connaît exclusivement aux plantes grasses.

Par l'ensemble de ces caractères, le *Bromus rubens* s'oppose diamétralement aux « véritables xérophytes » et on peut se demander, premièrement :

Quelles sont les conséquences physiologiques de ses « anomalies » apparentes ? Et ensuite : Comment faut-il les interpréter ?

Il me semble hors de doute que les déficits élevés, trouvés chez *Bromus* après sa germination, ne soient l'expression la plus tangible de son énorme développement de surface. Chez d'autres plantes de pareils déficits entraîneraient infailliblement la flétrissure permanente (p. ex. une perte de 10—30 % chez les plantules de Conifères). En font foi, d'autre part, les recherches expérimentales faites par T u m a n o v sur les céréales de la Russie, pour lesquelles une diminution de la teneur hydrique du sol à 6,7 % est fatale.

Mais plus encore : Même des plantes extrêmement bien adaptées à la sécheresse telles que les xérophytes du désert égyptien ont des déficits moins élevés que *Bromus* (40 à 57 %, selon S t o c k e r).

Les sclérophytes méditerranéens, mesurés par les plus fortes chaleurs, n'ont qu'un déficit de 37 à 51 % (O p p e n h e i m e r); les xérophytes hongrois selon M a g y a r, 29 à 31 % seulement.

Quant à savoir comment il faut *interpréter* le grand développement de surface qui caractérise ses feuilles, mais surtout ses racines, je renvoie le lecteur aux remarques que j'ai faites au sujet de ces dernières (page 219). Pour les racines en particulier, on peut se demander pourquoi, extrêmement fines et délicates, elles puisent leur eau de préférence dans les couches supérieures du sable, généralement sèches, alors que dans les terres plus fortes elles trouveraient de plus grandes réserves d'eau. Il semble bien que la porosité et la bonne aération de ces sables leur soient plus importantes qu'une forte hydratation.

Tout porte à penser qu'elles trouvent *l'eau ailleurs que dans les réserves liquides immédiates du sol.*

On pourrait songer aux *condensations occultes* qui se produisent précisément dans les couches supérieures du sol désertique, là où l'aération est au maximum. Nous avons formulé, en 1939, cette même hypothèse pour l'absorption de l'eau par les *micro-organismes du sol*; seule l'utilisation de l'eau de condensation pourrait nous expliquer leur résistance surprenante à la sécheresse, dans le désert absolu.

La question se pose, si le *Bromus rubens*, à son tour, sait utiliser la vapeur d'eau atmosphérique, soit celle qui se condense sur la face velue de ses feuilles, soit celle qui se précipite dans les couches supérieures du sol et qu'il absorberait, grâce aux fonctions capillaires de ses racines.

Pour trancher la question de *l'absorption de la vapeur d'eau par les feuilles*, j'ai fait les expériences suivantes : Quelques pieds, déterrés avec leurs mottes, ont été exposés pendant plusieurs heures en plein soleil; or les limbes ayant perdu une grande partie de leur eau, sont

devenus cassants et se sont enroulés en tubes; leur taux hydrique n'était plus que de 36 %, la teneur en eau de la motte étant réduite à 1 %.

Or, malgré cette déshydratation, la plante *rétablit sa turgescence*, après un séjour en chambre humide pendant une nuit. Notons que les feuilles étaient bien restées à l'abri des gouttes d'eau pendant l'expérience.

Une nouvelle exposition à l'air sec, le lendemain, ayant diminué à 32 % leur teneur hydrique et à 0,6 % celle de la motte, la plante a repris, à nouveau, après un séjour en atmosphère saturée.

Ces chiffres corroborent les observations de *Paltridge* et *Mair* suivant lesquelles une Graminée xérophytique peut perdre plus de 50 % de son eau, avant de se flétrir. Cette résistance à la dessiccation constitue un caractère inhérent, d'ordre climatique, mais elle dépend aussi d'autres facteurs, tels que p. ex. l'état antérieur — comme chez notre *Bromus*.

J'ai répété l'expérience, en opérant cette fois-ci sur des *feuilles turgescents*, coupées et pesées. Un séjour d'un minimum de 13 heures en chambre humide augmente leur poids de 4,6 % du poids initial, par l'absorption d'une quantité de 1,1 mg. d'eau par cm². Pour les feuilles vertes, moins velues, cette hausse est de 3,4 % seulement.

D'après des essais analogues, faits en fin de saison, sur des feuilles plus déshydratées (à 30 %) des côtes d'Alger, leur pouvoir s'accroîtrait encore avec l'âge. La question est à reprendre expérimentalement.

Quelles sont les conclusions à tirer de ces expériences ?

On connaît, parmi les Phanérogames, certaines espèces qualifiées de *poikilohydres* (telles que *Ramondia pyrenaica*, *Carex physodes*, etc.) qui sont à même de déshydrater et de survivre à une perte pour ainsi dire complète de leurs réserves d'eau.

Notre *Bromus rubens* n'est pas dans ce cas, parce qu'il ne supporte pas une dessiccation aussi poussée.

On pourrait, ensuite, établir une comparaison avec un autre groupe de plantes, qualifiées de plantes à « brouillard », qui utilisent les brouillards pour en tirer une partie de leurs réserves d'eau. On les trouve, selon *Walter*, dans le désert Namib du sud-africain. Il n'existe cependant rien de comparable à ces plantes au Sahara septentrional où les brouillards sont, pour ainsi dire, inexistantes.

Ceci n'exclue pas que dans le désert nord-africain la vapeur d'eau atmosphérique ne puisse se condenser *momentanément*, car l'état hygrométrique qui est en général très bas, peut y devenir assez élevé pendant l'hiver, pour atteindre, un moment donné, le point de saturation. En effet, l'augmentation à 90 % de l'humidité relative ne semble nullement être exceptionnelle. Cette condensation momentanée de la vapeur

d'eau est favorisée, en outre, par les sauts brusques de la température, si typiques du climat désertique.

Qu'en résulte-t-il pour le ravitaillement en eau du *Bromus rubens* ?

A mon avis ses feuilles jouent un rôle subordonné comme condensateurs de la vapeur d'eau, parce que cette eau s'évaporerait trop rapidement dans l'atmosphère extrêmement sèche du désert. D'ailleurs la plupart des auteurs (Stocker, Walter p. ex.) partagent cette opinion et restent sceptiques au sujet de l'absorption de l'eau, par les feuilles, au désert. Seuls les végétaux du désert sud-australien à petites feuilles velues (microphyllous tomentose leaves) semblent, d'après Wood, être spécialement adaptées à cette fonction.

S'il n'en est peut-être rien pour les feuilles des plantes sahariennes, c'est aux organes souterrains qu'on peut, avec le plus de vraisemblance, attribuer le rôle de capter la vapeur d'eau.

Nous avons vu, en effet, que les racines du *Bromus* sont caractérisées par leur structure capillaire; en outre, malgré leur finesse, elles sont efficacement protégées contre la dessiccation, par un manchon de sable, agglutiné par les poils; elles sont, par conséquent, organisées au mieux pour capter la vapeur d'eau et pour la fixer ensuite.

Je suis persuadé d'ailleurs, que le *Bromus rubens* n'est pas seul dans son genre, et que la même adaptation se soit produite chez un certain nombre d'annuelles, dont les racines sont limitées aux couches de surface.

Pareil *développement faible du système racinaire* est connu, depuis longtemps, chez les plantes grasses. Stocker le signale également chez des plantes du Hamada; Evnari est frappé par la faible extension des racines chez deux espèces annuelles du désert, *Linaria Haelava* et *Erucaria Boveana*; Henrici, enfin, indique que les Graminées des steppes du Bechuanaland (colonie du Cap) très poikilohydriques, reconstituent leurs réserves hydriques, pendant la nuit, *par le fonctionnement de leur appareil racinaire, de très faibles dimensions.*

Résumé et conclusions.

Si l'on jette un coup d'œil rétrospectif sur l'ensemble de nos résultats, concernant la morphologie, l'anatomie, l'édaphologie et l'écologie du *Bromus rubens*, on arrive aux conclusions suivantes :

Par son port, notre plante se place parmi les *mésophytes* annuels, par sa structure, au contraire, elle se rapproche plutôt des *hygrophytes*; ses normes biologiques et ses réactions à la sécheresse en font une *plante d'ombre*, très typique. Cette conclusion est corroborée par l'étude des caractères édaphologiques : En effet, elle germe exclusivement aux

endroits abrités, de préférence au pied des rochers, là où sont accumulés les sables détritiques, légers et poreux. Malgré leur dessiccation rapide, elle les préfère aux sols limoneux où une déshydratation insignifiante augmenterait, outre mesure, la résistance opposée à sa succion radiculaire.

En milieu poreux, au contraire, le *Bromus* présente une résistance énorme à l'instabilité de son régime hydrique, résistance qui dépasse tout ce qu'on connaissait aux plantes xéromorphes.

La question se pose de savoir quelles sont ses particularités écologiques, pouvant expliquer cette extraordinaire résistivité à la sécheresse?

1° En véritable plante poikilohydre, le *Bromus* présente des *variations de son taux hydrique* qui correspond tout à fait aux fluctuations de l'eau dans son milieu souterrain.

En témoignent ses déficits énormes et ses taux osmotiques, extrêmement variables, qui suivent *passivement* ces fluctuations. Ceci n'exclut pas que la feuille, à l'état adulte, ne freine *activement* aux dépenses, pouvant résulter de sa transpiration. Or, d'après les données de la physiologie expérimentale, c'est la déshydratation elle-même, qui augmente la résistivité d'une plante à la sécheresse. Agit, dans le même sens, la pauvreté en matières nutritives et surtout en Az, qui, dans notre cas particulier, caractérise le sable détritique (tableau 2).

Cette déshydratation influe, de même, sur la croissance, qu'elle limite, par suite du dégonflement des colloïdes protoplasmiques.

2° Sa résistivité dépend, ensuite, d'une série d'autres caractères qui lui sont très particuliers. Ces caractères, et voilà un fait paradoxal, sont diamétralement opposés à ceux qu'on a l'habitude d'attribuer aux « xérophytes ». Ces derniers, ou bien diminuent au maximum leur surface, ou bien renferment d'abondantes réserves d'eau. Rien de pareil chez le *Bromus* qui, au contraire, possède un très grand développement de surface combiné à un minime degré de succulence.

Ces normes biologiques, calculées pour les feuilles, s'appliquent à fortiori, au système radiculaire.

Ses racines, extrêmement fines et divisées, fonctionnent en véritable *appareil capillaire*. Cette qualité les rend, dans une large mesure, *indépendantes des forces de succion*, souvent importantes, de leur ambiance.

Or, la force de succion, en milieu poreux (le sable détritique p. ex.) dépend en première ligne de l'action de la capillarité. D'autre part les capillaires du sol, soumises aux fluctuations thermiques très importantes du climat désertique, sont susceptibles de condenser la vapeur d'eau. Dans ces conditions elles exercent une action hydrotropique sur les poils radiculaires qui s'y infiltrent et qui, par conséquent, ne sont plus régis par la seule force de succion du sol.

Cela pourrait nous expliquer pourquoi, malgré sa succion énorme, le sable sec n'empêche nullement le fonctionnement des poils radiculaires chez le *Bromus*.

Ce fait, dûment constaté, infirme l'hypothèse de Stocker, suivant laquelle la pression osmotique radiculaire d'une plante désertique ne dépasse pas 40 atmosphères et suivant laquelle une force de succion de 30 atmosphères entraîne infailliblement la mort des poils radicaux.

Les choses sont plus complexes en réalité.

Voilà mes idées sur le rôle que peuvent jouer les poils radicaux chez certaines plantes du désert ! Mes recherches sont susceptibles de jeter une nouvelle lumière sur cette importante question.

Quand à l'appareil pileux des *feuilles* il ne doit pas être complètement inactif comme condensateur de la vapeur.

Comment expliquer, en effet, que les seules espèces velues que j'ai étudiées au Sahara, *Plantago psyllium* et *Aerva persica* présentent des caractères écologiques, si différents de ceux qui caractérisent les espèces xérophytiques non velues ?

Des observations et des mesures qui précèdent, trop peu étayées, pour être généralisées, découlent, d'ores et déjà, les conclusions suivantes :

Il existe, au désert, des plantes annuelles qui sont à même de supporter la sécheresse, pendant un certain laps de temps. Leurs réactions, en période critique, présentent un intérêt de premier ordre et leur étude éclairerait d'un nouveau jour le problème, si discuté, du xérophytisme.

Liste bibliographique.

- Evenari, Michael : Physiological and Ecological investigations in the Wilderness of Judaea. The Linn. Soc. Journ. Botan. II, 1937, p. 333.
- Root conditions of certain plants in the wilderness of Judaea. Linnean Journal Botany 51, 1938, p. 283.
 - The physiological anatomy of the transpiratory organs and the conducting systems of certain plants typical of the wilderness of Judaea. Linn. Soc. Journ. Bot. II, 1938, p. 389.
- Harder, Filzer und Lorenz : Notizen über Evaporation und Transpiration in der algerischen Wüste bei Beni-Unif. Flora, 1933.
- Henrici, M. : Physiological plant studies in south Africa. I. Wilting and osmotic phenomena of grasses and other plants under arid conditions. II. 12 Rep. Direct. Veterin. Educ. and Research. 619. 1927.
- Keller, Boris : Die Methoden zur Erforschung der Oekologie der Steppen- und Wüstenpflanzen. Hdb. d. biol. Arbeitsmethoden v. Abderhalden. Abt. XI. — Chemische, physikalische und physikalisch-chemische Methoden z. Untersuchung des Bodens und der Pflanze. Teil 6, Heft I, 1930. Urbau und Schwarzenberg.

- Killian, Ch.: Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. Bull. Soc. Bot. France, 78, 1931, p. 460.
- Contributions à l'étude écologique des végétaux du Sahara et du Soudan tropical. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du N., 30, p. 413, 1939.
 - Nouvelles contributions à l'étude écologique de quelques plantes rupicoles du Hoggar. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du N., 30, p. 413, 1939.
 - et Faurel: Recherches écologiques sur la forme d'ombre et la forme de soleil du *Pistacia Lentiscus*. Rev. gén. de bot. 47, 1935, p. 5.
 - et Fehèr: Recherches sur les phénomènes microbiologiques des sols sahariens. Ann. Inst. Pasteur 55, 1935, p. 573.
 - et Fehèr: Recherches sur la microbiologie des sols désertiques. Paris, Enc. Biol. Lechevalier, 21, 1939.
- Kononow: Ephemers in the plant cover of Bedpak dale Fasc. 9 and 7. Research of the Bedpak dale desert Expedition of the Middle Asiatic State 1937.
- Magyar, Paul: Pflanzenökologische Untersuchung auf Szikböden. Erdeszeti Kisértetek 1930, 32, p. I.
- Maire: Etudes sur la Flore et la Végétation du Sahara central. Soc. Hist. nat. Afr. du N., 1940.
- Maximow: The physiological significance of xeromorphic structure of plants. Journ. of Ecology 1931, 19.
- Oppenheimer, R.: Zur Kenntnis der hochsommerl. Wasserbilanz medit. Gehölze. Ber. d. Bot. Ges. Drude Festschr. 50, 1932.
- Paltridge, T. B., and Mair, H. K. C.: Studies of selected Pasture Grasses. The Measurement of the xerophytism of any Species. Council of Scientific and Industrial Res. Commonwealth of Australia. Bull. 102, 1936.
- Pionnier: La culture du blé sur les Hauts-Plateaux algériens. Thèse, Faculté des Sciences, Alger 1937, I.
- Salisbury, E. J.: On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with. etc. Philos. Trans. Royal Soc. London, Ser. B, 216, 1927, I.
- Shratz, E. D.: Zum Vergleich der Transpiration xeromorpher und mesomorpher Pflanzen. Journ. of Ecology 1931, 19.
- Stocker, O.: Ueber die Höhe des Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte. Erdeszeti Kisértetek 31, 1921, p. 63.
- Experimentelle Oekologie. Tabulae Biologicae (Oppenheimer u. Pincussen). Suppl. I, Band V, Junk, Berlin, 1929.
 - Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot. Abh. v. Göbel, Heft 13, 1928.
 - Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, Arch. wissensch. Botanik 1929, p. 382.
- Thoday, D.: The significance of reduction in the size of leaves. Journ. of Ecology 1931, 19.
- The Terminology of Xerophytism. Journ. of Ecology 21, 1933.
- Tumanow: Welken und Dürresistenz der Pflanze. Wiss. Arch. Landwirtschaft 3, 1930, 389.
- Vasiljev, J. M.: Anabiose bei *Carex physodes* M. B. Ber. deutsch. bot. Ges. 48, 1930, 153.
- Walter, H.: Die Anpassung der Pflanze an Wassermangel. 1926, Freising, München.
- Neuere Ansichten über die Bedeutung des Wassers im Leben der Pflanzen. Der Biologe 4, 1935, p. 343.
 - Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). Jb. wiss. Bot. 84, p. 58, 1936.

- W o o d , J. G. : The relations between distribution, structure and transpiration of arid south Australian plants. Trans. of the Roy. Soc. of S. Austr. 48, 1924, p. 226.
- The Physiology of xerophytism in Australian plants. Journal of Ecology 22, 1934, p. 69.
- The vegetation of South Australia. Adelaïde 1937.
- Z o h a r y : Verbreitungs-ökologische Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. Beih. Bot. Centralbl. 1937.
-