

Relations entre les teneurs en bio-éléments chez divers végétaux méditerranéens

Louis Trabaud*

* Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

(Reçu le 26 juin 2000 ; accepté le 28 février 2001)

Résumé – Les corrélations entre les teneurs des principaux bio-éléments (C, N, Ca, P, K), contenus dans les feuilles de quelques espèces méditerranéennes, ont été étudiées en considérant les types biologiques et deux catégories de substrats (sols calcaires ou siliceux) des lieux de prélèvement des échantillons. Pour l'ensemble des végétaux étudiés, et sans différencier les types biologiques, les teneurs en phosphore sont positivement corrélées à celles de l'azote. Par contre, les concentrations en calcium et en phosphore sont négativement corrélées à celles du carbone, lorsque les « graminées » ne sont pas prises en compte. Chez certains types de végétaux, en particulier les nanophanérophytes des terrains siliceux, leurs teneurs en potassium et phosphore sont positivement corrélées à celles du calcium, tandis que les teneurs de ces deux éléments sont négativement corrélées avec les teneurs en carbone. Les concentrations en éléments ne sont pas strictement liées à la nature des substrats, mais plus aux types biologiques des végétaux. Des végétaux provenant de milieux différents peuvent avoir des concentrations en bio-éléments identiques.

bio-éléments / types biologiques / substrat calcaire / substrat siliceux / feuilles / analyse foliaire

Abstract – **Correlations between the concentrations of bio-elements in several Mediterranean plant species.** Correlations between foliar concentrations of main bio-elements (C, N, Ca, P, K) in several Mediterranean plant species have been studied, considering the life forms and substratum status (calcareous or siliceous soils) in the sampling sites of the plants. For all the study plants, in all life forms, phosphorus concentrations are positively correlated with those of nitrogen. By contrast, when grasses are disregarded, concentrations in calcium and phosphorus are negatively correlated with those of carbon. In some species of plants (particularly the nanophanerophytes growing on siliceous soils) the concentrations in potassium and phosphorus are positively correlated with those of calcium; whereas concentrations of these two elements are negatively correlated with the carbon concentrations. Element concentrations are not strictly linked with substratum types, but more to the life forms of plants. Plants growing in different environments can have similar element concentrations.

bio-elements / life forms / calcareous soil / siliceous soil / leaves / foliar analysis

1. INTRODUCTION

Les bio-éléments sont présents chez les végétaux et participent à leur nutrition et leur croissance [5, 10, 16].

La connaissance de leurs concentrations dans les tissus est donc importante. Plusieurs études se sont intéressées à l'accumulation de ces éléments dans les organes végétaux. Elles concernent plus particulièrement les feuilles qui refléteraient l'état de santé de la plante, ainsi que les

* Correspondance et tirés-à-part
Tél. 04 67 61 32 93 ; Fax. 04 67 41 21 38 ; e-mail : trabaud@cefe.cnrs-mop.fr

conditions de son environnement. Certaines de ces études n'ont considéré que quelques éléments, tels l'azote et le phosphore [8, 11]. Quelques-unes donnent les concentrations en éléments chez plusieurs espèces [6, 9, 23]. D'autres comparent la teneur en bio-éléments des plantes avec celle du sol [4, 15, 18] ; d'autres essaient de comparer la somme des teneurs en nutriments, telles celles du calcium et du magnésium, soit à des sommes totales, soit partielles des nutriments [14, 22]. Roblès et al. [18] ont réalisé une étude des conséquences du débroussaillage sur les changements de teneurs en éléments minéraux, ainsi que la dynamique saisonnière de ces concentrations. Par ailleurs, van den Driessche [24] et Mooney et al. [13] ont comparé les concentrations d'éléments nutritifs à l'échelle de communautés végétales et de distributions continentales. Specht [19] a donné un catalogue des nutriments pour des plantes d'écosystèmes méditerranéens à travers le monde.

Aucun de ces auteurs n'a effectué de comparaison entre les teneurs en bio-éléments afin de connaître les corrélations qui pourraient exister entre une teneur d'un élément et celle d'un autre. Toutefois, Passama [14] et Paul [15] ont montré que la plupart des plantes récoltées sur sols calcaires présentent une teneur en calcium plus élevée que celles prélevées sur sols acides, lesquelles sont, par contre, plus riches en potassium. Garten [7] a montré les corrélations entre éléments sur 54 espèces, vasculaires et non vasculaires, mais son étude n'a porté respectivement que sur les liaisons entre l'azote et le phosphore, et le calcium et le magnésium. Thompson et al. [21] ont établi des corrélations uniquement entre l'azote et le phosphore pour 83 espèces vasculaires herbacées. Mais, aucune recherche de corrélations entre bio-éléments n'a été accomplie pour les espèces du Bassin méditerranéen.

Le but de la présente étude est d'identifier les corrélations qui peuvent exister entre les principaux bio-éléments (C, N, Ca, P, K) des feuilles de végétaux méditerranéens, en fonction de leur port (herbacé, buissonnant et arboré) et du substrat (terrain calcaire ou terrain siliceux) sur lequel ils vivent. C'est-à-dire montrer si les teneurs en éléments sont reliées positivement ou négativement entre elles. Dans cette recherche, 28 espèces ont été récoltées soit sur des sols riches en calcium, avec un pH supérieur à 7, soit recueillies sur des sols siliceux pauvres en calcium, avec un pH inférieur (ou égal) à 6. Des échantillons de quelques espèces ont été récoltés indifféremment dans les deux types de milieux.

2. SITES D'ÉTUDE

Soixante-six échantillons ont été prélevés dans cinq sites : deux sur substrats calcaires et trois sur substrats siliceux acides ; deux dans des forêts et trois dans des communautés buissonnantes. Les deux localités sur roche calcaire sont situées dans la région au nord de Montpellier : Montaud (département de l'Hérault, 43°36' N, 3°50' E) pinède de *Pinus halepensis*, sur marnes du Bartonien ; Puech-du-Juge (département de l'Hérault, 43°32' N, 3°45' E) garrigue de *Quercus coccifera*, sur calcaire dur du Bartonien. Les trois localités sur roche siliceuse sont situées respectivement dans : Les Maures (département du Var, 43°10' N, 6° 22' E) subéraie claire de *Quercus suber* sur gneiss ; Golo (département de Corse du Nord, 42°25' N, 9°11' E) maquis dense de *Erica arborea* et *Arbutus unedo* sur schistes lustrés du Cambrien ; Mont Auriol (département de l'Hérault, 43°25' N, 3° 01' E) maquis bas de *Cistus ladanifer* et *C. salvifolius* sur schistes de l'Ordovicien.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. Techniques de récolte

Dans chacune des 5 stations, des rameaux de l'année ont été récoltés, au hasard, sur 5 à 20 individus pour chacune des espèces étudiées. Celles-ci ont été choisies pour obtenir une représentation de végétaux arborés, buissonnants et herbacés, abondants dans la région méditerranéenne. Le prélèvement était effectué à l'intérieur de la communauté, considérée comme homogène et représentative de celle-ci, hors de possibles effets de bordure. Lorsque deux échantillons d'une même espèce ont été récoltés dans un même site, afin d'avoir des données supplémentaires, les prélèvements ont été effectués sur des endroits distincts, distants d'une centaine de mètres. Au laboratoire, les rameaux ont été lavés à l'eau déminéralisée pendant 1 minute, afin d'éliminer les impuretés ; puis, ils ont été placés en étuve et séchés à 80 °C pendant 48 heures selon la technique de Passama [14]. Après dessiccation, les feuilles de toutes les espèces (sauf pour *Calicotome spinosa* et *Ulex parviflorus* qui en sont pratiquement dépourvus, et chez lesquels seulement les extrémités sommitales ont été utilisées) ont été détachées des rameaux jusqu'à l'obtention d'un matériel sec de 200 g. Ensuite, elles ont été finement broyées, puis conservées dans des flacons en polyéthylène bouchés. Les analyses

portent sur les feuilles en mélange de plusieurs individus par station. Le *tableau I* donne la répartition des échantillons en fonction des lieux de prélèvements et de leurs types biologiques (établis à partir de la classification proposée par Raunkiaer [17]), correspondant à l'état des plantes constaté aux moments des récoltes. Sensiblement le même nombre d'échantillons a été récolté pour chaque type de substrat : 35 sur des milieux calcaires, 31 sur des milieux siliceux acides.

En même temps qu'étaient cueillis les rameaux, et sur les mêmes emplacements, dans chacun des sites, ont été récoltés trois échantillons de sol minéral, après avoir écarté les horizons organiques, respectivement à deux

profondeurs de : 0–5 cm et 5–20 cm. Le *tableau II* contient les résultats des analyses physico-chimiques des principaux caractères (pH) et bio-éléments (C, N, Ca, K, P) correspondant à ceux étudiés pour ce travail. Ces prélèvements de sol ont été effectués uniquement pour caractériser chimiquement les milieux sur lesquels étaient récoltées les feuilles.

3.2. Techniques d'analyses chimiques

Les analyses chimiques tant pour les sols que pour les feuilles, ont été réalisées selon les méthodes décrites par

Tableau I. Espèces, types biologiques et nombres d'échantillons récoltés selon les localités (types de substrats).

Types de sols	Sols calcaires			Sols siliceux		
	Sites	Montaud	Puech du Juge	Maures	Golo	Mont Auriol
Espèces		Nombres d'échantillons étudiés				
<i>Pinus halepensis</i>	MP	2	1			
<i>Quercus ilex</i>	MP	2	1		1	
<i>Quercus pubescens</i>	MP	2				
<i>Quercus suber</i>	MP			2		
<i>Phillyrea angustifolia</i>	MP		1		1	
<i>Phillyrea latifolia</i>	MP				1	
<i>Pistacia lentiscus</i>	MP				1	
<i>Arbutus unedo</i>	MP			1	1	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	MP	2	1			
<i>Quercus coccifera</i>	NP	2	3			1
<i>Cistus monspeliensis</i>	NP	2	1	1	1	2
<i>Cistus salvifolius</i>	NP			1	1	
<i>Cistus crispus</i>	NP					1
<i>Cistus ladanifer</i>	NP					1
<i>Cistus albidus</i>	NP			1		
<i>Erica arborea</i>	NP			1	1	2
<i>Erica scoparia</i>	NP			1		
<i>Erica cinerea</i>	NP					1
<i>Calluna vulgaris</i>	NP			1		1
<i>Rosmarinus officinalis</i>	NP	2	1			
<i>Buxus sempervirens</i>	NP		1			
<i>Ulex parviflorus</i>	NP					1
<i>Calicotome spinosa</i>	NP					1
<i>Lavandula stoechas</i>	C				1	2
<i>Lavandula latifolia</i>	C		1			
<i>Thymus vulgaris</i>	C		2			
<i>Brachypod. retusum</i>	G	2	4			
<i>Brachypod. phoenicoides</i>	G		2			

Signification des types biologiques : MP : Microphanérophytes, végétaux ligneux de taille comprise entre 2 m et 8 m ; NP : Nanophanérophytes, végétaux ligneux de taille comprise entre 0,5 et 2 m ; C : Chaméphytes, végétaux ligneux de taille inférieure à 0,5 m ; G : Graminées considérées ici comme forme biologique et non comme famille.

Tableau II. Principaux caractères chimiques des sols des sites de récolte d'échantillons

Couche	PH eau	C (%)	N (%)	C/N	Ca ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$)	K ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$)	P_2O_5 (mg kg^{-1})
Pinède de <i>Pinus halepensis</i> , Montaud, sol calcaire							
0–5 cm	7,8	14,27	1,86	7,6	62,31	0,61	0,11
5–20 cm	7,9	10,61	1,55	6,8	62,35	0,47	0,17
Garrigue de <i>Quercus coccifera</i> , Puech-du-Juge, sol calcaire							
0–5 cm	7,7	3,29	0,32	10,3	57,57	0,68	0,11
5–20 cm	7,8	2,69	0,25	10,7	58,29	0,68	0,13
Subéraie de <i>Quercus suber</i> , les Maures, sol siliceux							
0–5 cm	5,5	3,28	0,21	15,2	3,11	0,36	0,21
5–20 cm	5,4	1,02	0,12	8,3	0,83	0,12	0,23
Maquis d' <i>Erica arborea</i> et <i>Arbutus unedo</i> , Golo, sol siliceux							
0–5 cm	6,2	3,84	0,34	11,3	2,74	0,33	0,19
5–20 cm	5,9	2,47	0,25	9,9	2,05	0,25	0,11
Maquis bas de <i>Cistus ladanifer</i> et <i>C. Salviifolius</i> , Mont Auriol, sol siliceux							
0–5 cm	5,7	2,09	0,18	11,6	2,01	0,22	0,22
5–20 cm	5,8	1,83	0,21	8,7	2,24	0,23	0,12

Stewart et al. [20] et Milhomme [12]. Le pH a été mesuré avec une électrode de verre dans une suspension à l'eau déminéralisée sol/eau : 1/2,5. La teneur en carbone a été mesurée par la technique du Carmhograph de Westhoff. L'azote a été déterminé par la technique du micro-Kjeldahl. Après extraction par centrifugation à l'acétate d'ammonium normal à pH 7,0, le calcium et le potassium ont été dosés par spectrophotométrie d'absorption atomique sur Parkin-Elmer. Les concentrations en phosphore furent analysées par la méthode utilisant le complexe phospho-vanado-molybdique jaune dont la densité optique est mesurée spectrophotométriquement à 460 nanomètres.

Pour les végétaux, les valeurs des teneurs sont exprimées en % ($\text{g } 100\text{g}^{-1}$) ou ‰ (g kg^{-1}) de matière sèche (MS). Les corrélations entre concentrations en éléments ont été étudiées à l'aide de diverses équations de régression. La validité de leurs liaisons a été testée par le coefficient de corrélation r .

4. RÉSULTATS

Les caractéristiques des sols ne sont données que pour identifier les milieux de prélèvements. Les pH des sols sur roches calcaires sont nettement basiques, supérieurs à 7,5 ; tandis que ceux sur roches siliceuses sont acides, toujours en dessous de 6,2. Une nette différence s'observe aussi pour le calcium dont les teneurs les plus élevées apparaissent toujours dans les sols calcaires. Une tendance peut être constatée en ce qui concerne le potassium, dont les teneurs sont plus élevées pour les sols calcaires. Pour les autres éléments : carbone, azote et phosphore, les valeurs obtenues sont très proches entre les stations sauf pour la pinède de *Pinus halepensis* qui présente des teneurs en C et N élevées. Les valeurs du rapport C/N sont peu élevées dans tous les sols y compris ceux siliceux. Par ailleurs, la teneur en phosphore de tous ces sols est faible, toujours inférieure à $0,25 \text{ mg kg}^{-1}$.

Les figures 1 à 10 montrent les relations constatées entre les teneurs en bio-éléments des végétaux étudiés. Un tableau, mis en annexe, présente les valeurs des teneurs en bio-éléments de tous les végétaux étudiés. Exceptées les graminées, qui possèdent de faibles concentrations en éléments, les autres végétaux contiennent des concentrations variables.

Nombreuses sont les plantes, qui croissant sur les terrains calcaires, contiennent plus de calcium que celles qui vivent sur les sites siliceux ; ainsi, 29,6 % des végétaux prélevés sur calcaire ont des concentrations de calcium supérieures à 1,6 % de matière sèche. Par contre, toutes (100 %) celles récoltées sur sol siliceux sont au-dessous de ce seuil, et 51,7 % d'entre elles possèdent des teneurs inférieures à 0,80 % MS, tandis qu'aucune de

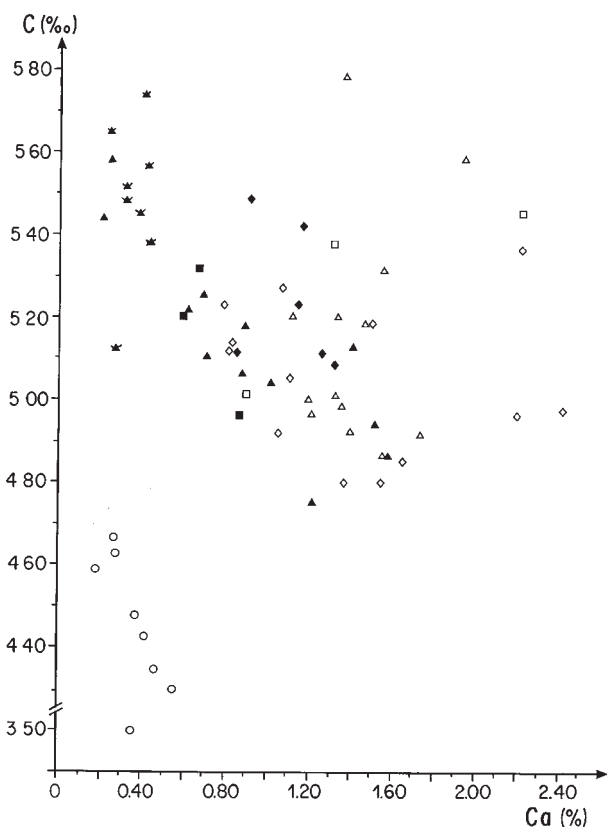


Figure 1. Relations entre les teneurs des feuilles en calcium (% MS) et celles en carbone (‰ MS) selon les formes biologiques et les lieux de prélèvement.

◇ microphanérophytes sur sols calcaires ; △ nanophanérophytes sur sols calcaires ; □ chaméphytes sur sols calcaires ; ○ graminées sur sols calcaires ; ◆ microphanérophytes sur sols siliceux ; ▲ nanophanérophytes sur sols siliceux ; ■ chaméphytes sur sols siliceux ; ▲ Ericacées.

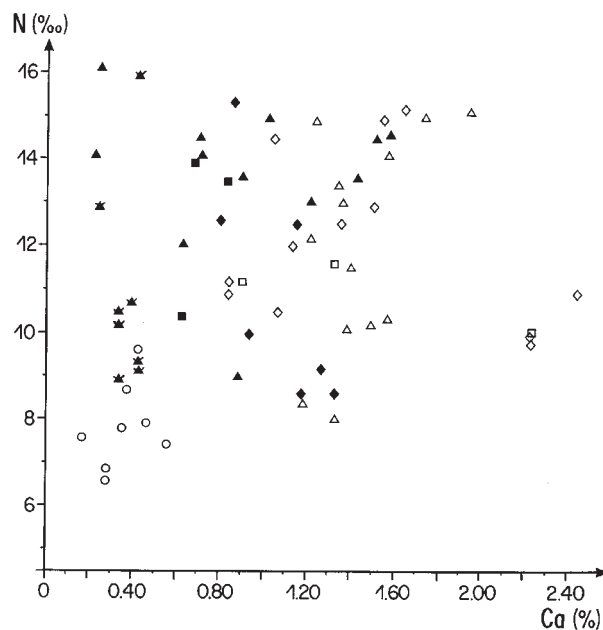


Figure 2. Relations entre les teneurs des feuilles en calcium (% MS) et celles en azote (‰ MS). Pour la signification des symboles voir la figure 1.

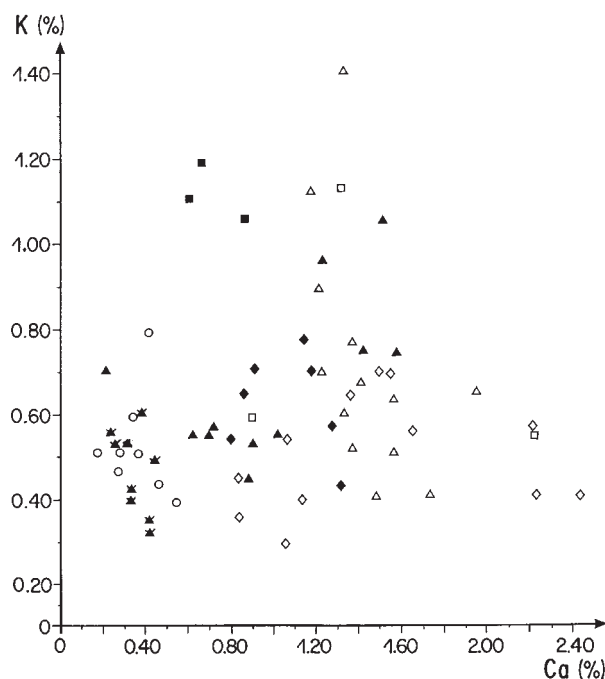


Figure 3. Relations entre les teneurs des feuilles en calcium (% MS) et celles en potassium (% MS). Pour la signification des symboles voir la figure 1.

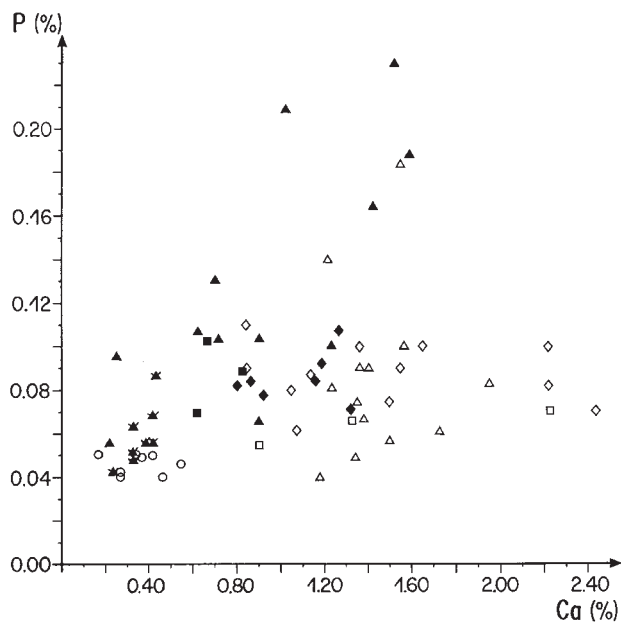


Figure 4. Relations entre les teneurs des feuilles en calcium (% MS) et celles en phosphore (% MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

celles prélevées sur sol calcaire (à l'exception des graminées) ne passe en dessous de ce seuil (*figures 1, 2, 3 et 4*). Il faut remarquer qu'aucun microphanérophyte ne descend en dessous de la teneur en calcium 0,80 % (*figures 1, 2, 3 et 4*), quel que soit son milieu de provenance.

Exceptées les graminées, les végétaux étudiés présentent une relation inverse entre leur teneur en calcium et celle en carbone (*figure 1*). L'équation de la droite de régression est :

$$\text{Teneur C} = -19,0321 \text{ teneur Ca} + 539,724 ; \\ r = -0,41 ; p < 0,01$$

où teneur C est exprimée en ‰ MS, teneur Ca en % MS, $n = 58$.

Les teneurs en azote (*figure 2*), en potassium (*figure 3*), de même que celles du phosphore (*figure 4*), pour l'ensemble des végétaux étudiés ne semblent pas liées à celles du calcium.

Quelle que soit la concentration en calcium, les microphanérophytes vivant sur substrats calcaires accumulent peu de potassium, aucun ne dépasse la valeur de 0,70 % MS. (*figure 3*) ; il en est quasiment de même pour les microphanérophytes vivant sur milieux siliceux, leur limite se situe à 0,75 %, tandis que les nanophanérophytes, sur

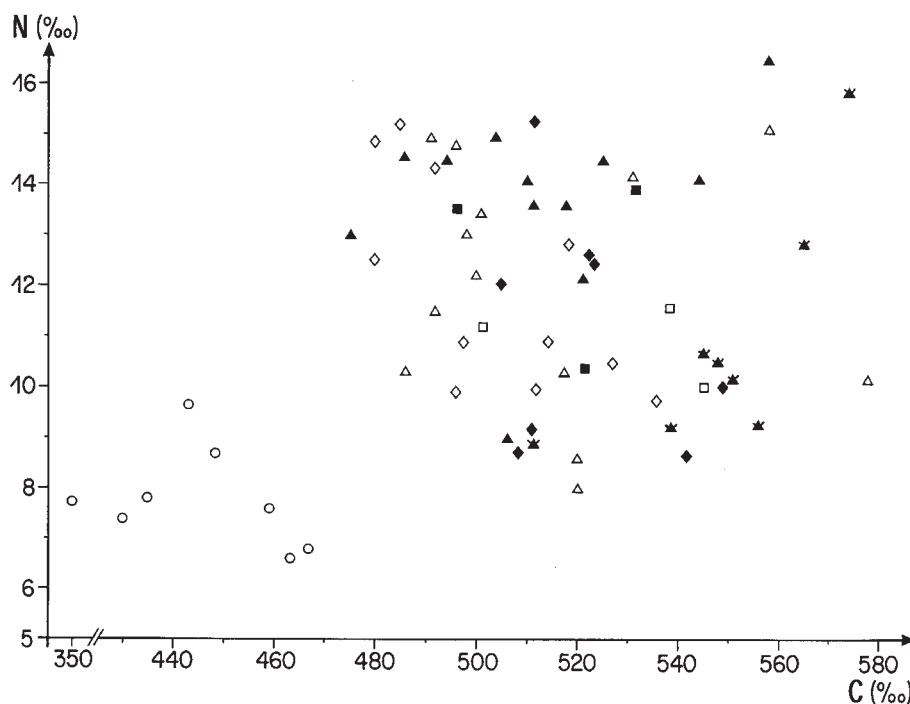


Figure 5. Relations entre les teneurs des feuilles en carbone (‰ MS) et celles en azote (‰ MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

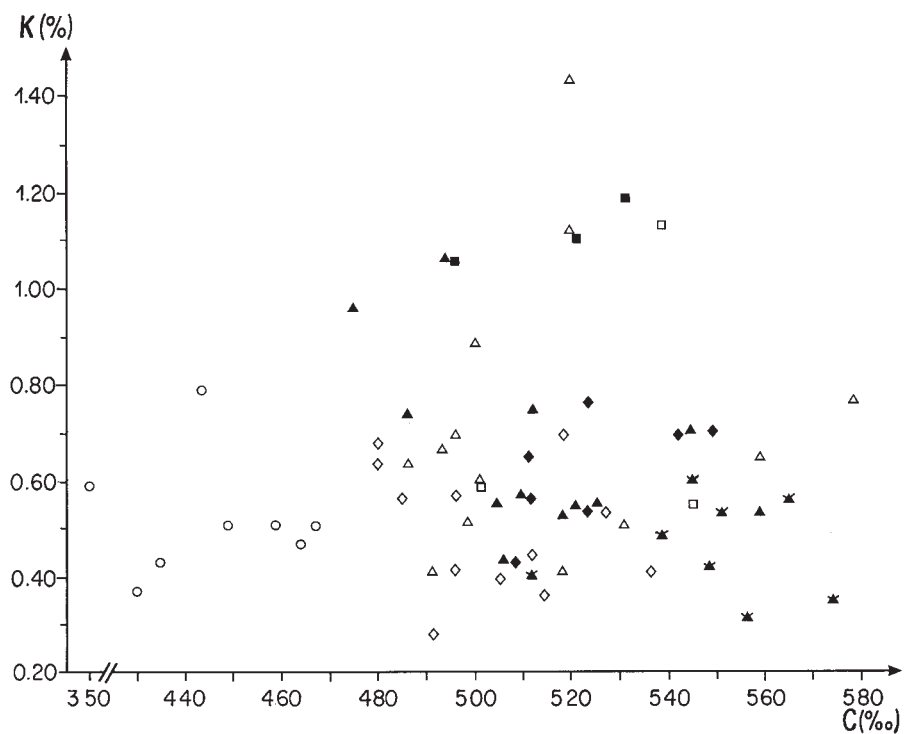


Figure 6. Relations entre les teneurs des feuilles en carbone (‰ MS) et celles en potassium (‰ MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

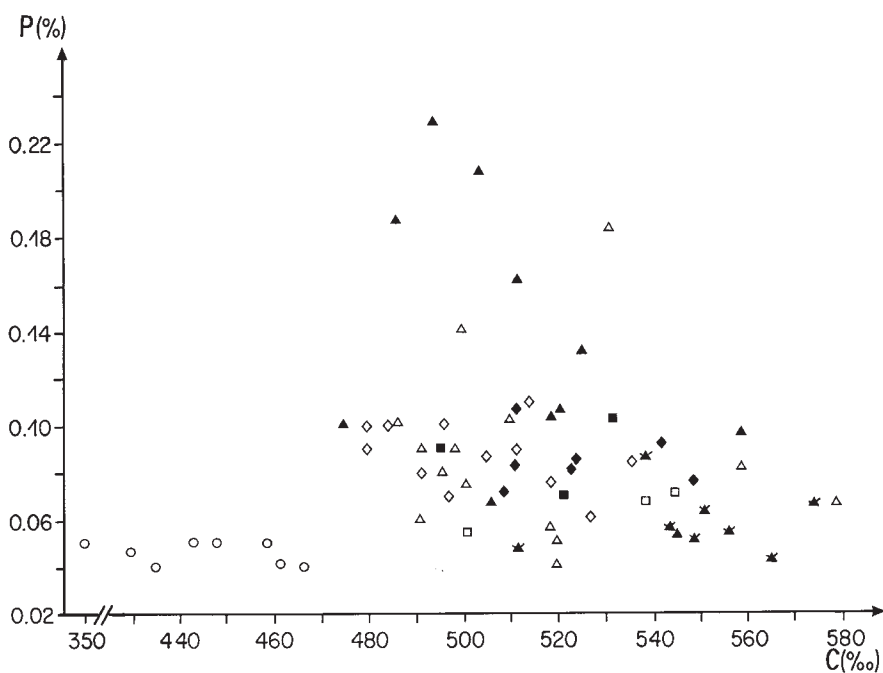


Figure 7. Relations entre les teneurs des feuilles en carbone (‰ MS) et celles en phosphore (‰ MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

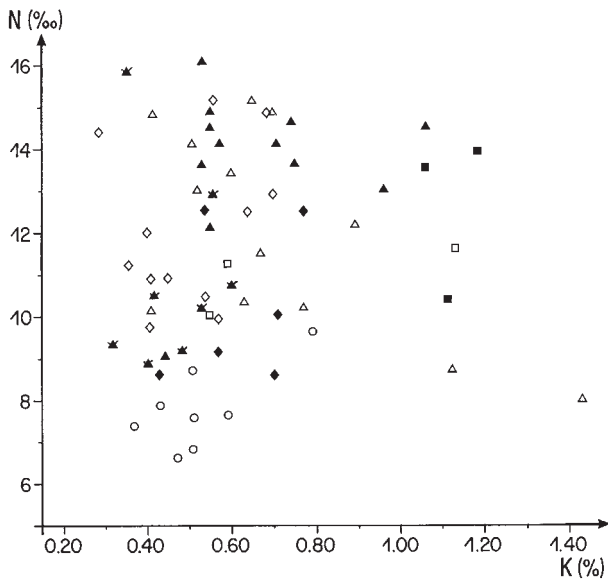


Figure 8. Relations entre les teneurs des feuilles en potassium (% MS) et celles en azote (‰ MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

quelque substrat qu'ils poussent, peuvent atteindre de plus grandes valeurs (jusqu'à 1,41 %, soit le double). En outre, la teneur en potassium des nanophanérophites qui croissent dans les terrains siliceux est positivement corrélée avec celle en calcium (*figure 3*) :

$$\text{Teneur K} = 0,340 \text{ teneur Ca} + 0,3220 ; r = 0,81 ; p < 0,001$$

où teneur K exprimée en % MS, teneur Ca en % MS, $n = 20$.

Les nanophanérophites vivant sur les sites siliceux présentent une relation positive entre les concentrations en phosphore et celles en calcium (*figure 4*) :

$$\text{Teneur P} = 0,1039 \text{ teneur Ca} + 0,0287 ; r = 0,84 ; p < 0,001$$

où teneur P exprimée en % MS, teneur Ca en % MS, $n = 20$.

Pour les autres catégories de végétaux, cette relation n'apparaît pas.

La totalité des huit échantillons d'Éricacées buissonnantes (*Erica* spp. et *Calluna*) constitue un groupe très homogène et individualisé (surtout *figures 1, 2, 3, 4, 6, 7, et 10*), en ce qui concerne leurs faibles concentrations en calcium, potassium et phosphore, respectivement comprises entre 0,20–0,50 %, 0,40–0,60 % et 0,040–0,086 %. Mais, la plupart (87,5 %) des Éricacées présentent de fortes concentrations en carbone (comprises entre 540 et 574 ‰ ; *figures 1 et 7*).

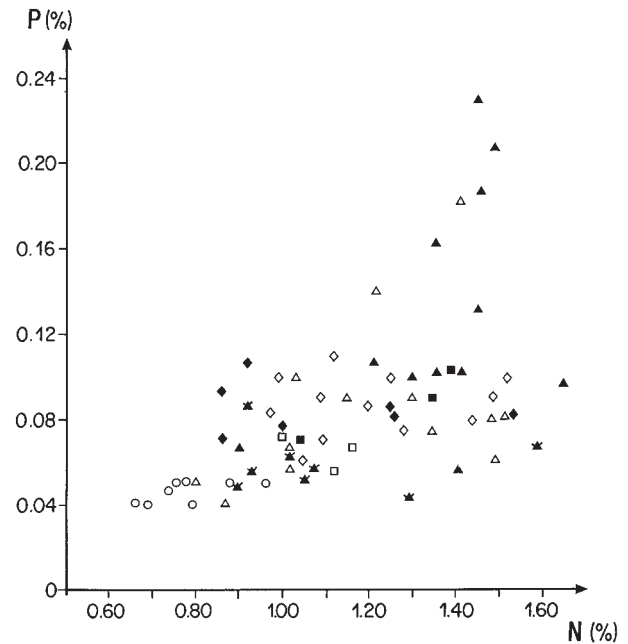


Figure 9. Relations entre les teneurs des feuilles en azote (‰ MS) et celles en phosphore (% MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

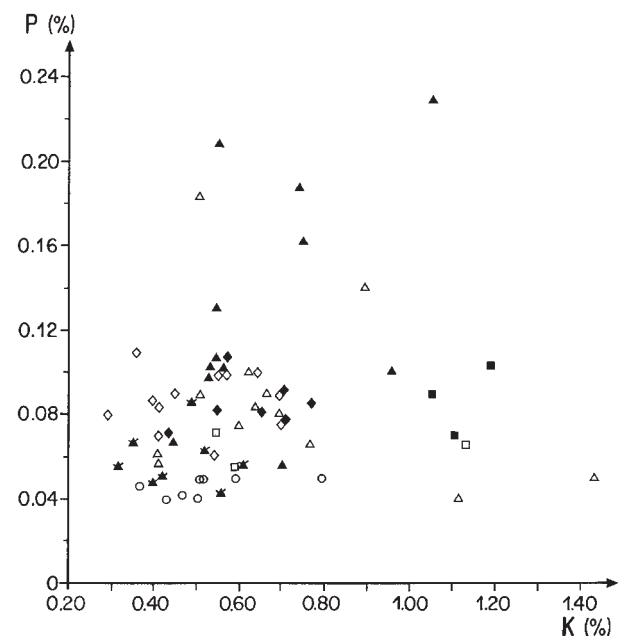


Figure 10. Relations entre les teneurs des feuilles en potassium (% MS) et celles en phosphore (% MS). Pour la signification des symboles voir la *figure 1*.

Si, quels que soient les milieux (calcaires ou siliceux) sur lesquels ils poussent, les microphanérophytes ont une grande amplitude de concentration en azote (8,6–15,3 ‰ MS), ils occupent une étroite gamme de teneur en potassium (0,29–0,77 ‰) (figures 3, 6, 8 et 10) ainsi qu'en phosphore (0,06–0,11 ‰) (figures 4, 7, 9 et 10). En revanche, les nanophanérophytes possèdent une gamme plus étendue de teneur en phosphore (0,04–0,23 ‰) et en potassium (0,3–1,4 ‰) que les microphanérophytes (figures 4, 7, 9 et 10).

La majorité des plantes (y compris les graminées) récoltées sur les terrains calcaires ont de faibles teneurs en phosphore, puisque 94,3 % d'entre elles ont des teneurs comprises seulement entre 0,04 et 0,11 ‰ (figures 4, 7 et 10).

Les plantes étudiées, considérées dans leur ensemble, ne présentent aucune relation entre leur teneur en carbone et celle en azote (figure 5). Toutefois, les microphanérophytes qui croissent sur substrat calcaire présentent une corrélation négative entre leur teneur en carbone et celle en azote (figure 5) :

$$\text{Teneur N} = -0,0696 \text{ teneur C} + 47,1121 ; \\ r = -0,67 ; p < 0,01$$

où teneur N exprimée en ‰ MS, teneur C en ‰ MS, $n = 12$.

Il n'y a pas de relations apparentes entre les concentrations en carbone et potassium pour les espèces considérées dans leur totalité (figure 6). Il existe, toutefois, une relation négative entre la teneur en carbone des nanophanérophytes vivant sur silice et leur teneur en potassium (figure 6) :

$$\text{Teneur K} = -0,0042 \text{ teneur C} + 2,806 ; \\ r = -0,62 ; p < 0,001$$

où teneur K exprimée en ‰ MS, teneur C en ‰ MS, $n = 20$.

Toujours pour les nanophanérophytes des milieux siliceux, les teneurs en phosphore sont corrélées négativement avec celles en carbone (figure 7). L'équation de la droite est :

$$\text{Teneur P} = -0,0013 \text{ teneur C} + 0,7826 ; \\ r = -0,64 ; p < 0,01$$

où teneur P exprimée en ‰ MS, teneur C en ‰ MS, $n = 20$.

Les concentrations en azote et phosphore sont positivement associées pour tous les végétaux (figure 9). Deux équations représentatives des courbes pour l'ensemble

des végétaux, y compris les graminées, ont pu être établies ainsi :

$$\text{Teneur P} = 0,0363 + 0,00035 \text{ teneur N}^2 ; \\ r = 0,53 ; p < 0,001 ;$$

ou $\text{Teneur P} = 0,0287 \exp^{0,0919 \text{ teneur N}} ; r = 0,52 ; p < 0,001$ où teneur P exprimée en ‰ MS, teneur N en ‰ MS, $n = 66$.

Pour tous les échantillons étudiés, il n'y a aucune corrélation entre les teneurs en potassium et celles en azote (figure 8) ainsi que celles entre potassium et phosphore (figure 10).

5. DISCUSSION

L'analyse des principaux bio-éléments de quelques espèces méditerranéennes ne confirme que partiellement des résultats publiés par d'autres chercheurs qui considèrent que les plantes croissant sur des terrains calcaires sont, en général, plus riches en calcium et plus pauvres en potassium, que celles vivant sur terrains siliceux [4, 14, 22]. Il est un fait que, dans la présente étude, les végétaux qui poussent sur terrains calcaires ont, dans l'ensemble, des teneurs en calcium plus élevées que ceux qui vivent sur terrains siliceux. Ces derniers ont plutôt tendance à présenter des concentrations en calcium plus faibles, particulièrement les nanophanérophytes. Mais, il faut reconnaître que des végétaux (surtout les microphanérophytes) récoltés sur des sites siliceux acides possèdent les mêmes concentrations en calcium que ceux vivant sur les terrains calcaires. Il n'y a pas d'exclusivité totale. Si on excepte les graminées, 66,7 % des végétaux récoltés possèdent les mêmes teneurs de calcium et potassium. D'après Passama [14], il n'y aurait aucune relation entre la richesse en calcium des sols et celle des feuilles. Toutefois, selon cet auteur, de nombreuses « calcicoles » absorberaient préférentiellement l'ion Ca^{++} , tandis que de nombreuses « calcifuges » l'ion K^+ . D'après Passama [14] et Tosca and Labroue [22] cette absorption serait davantage due à la nature des espèces qu'à celle du substrat.

Pour trois espèces ligneuses, les teneurs observées sont comparables à celles présentées par Courtois et Masson [3] en ce qui concerne *Quercus suber*, et à celles données par Roblès et al. [18] pour *Quercus ilex* et *Arbutus unedo*.

Parmi les relations qui caractérisent l'ensemble des végétaux étudiés, sauf les graminées, on peut dire que la teneur en carbone est négativement corrélée à celle du calcium : ainsi, les végétaux croissant sur terrains

siliceux, et plus particulièrement les *Ericacées*, sont plus riches en carbone. Le phosphore et l'azote sont étroitement corrélés positivement. Un résultat semblable a été trouvé par Garten [7] et Thompson et al. [21], mais seulement pour des plantes herbacées. Chez un arbre (*Quercus ilex*), Canadell and Vila [2] ont rencontré le même type de relation mais seulement pour les branches fines (diamètre < 1 cm). Les valeurs extrêmes obtenues du rapport N/P vont de 9,9 à 22,4 pour les végétaux des sols calcaires et de 10,7 à 28,2 pour les végétaux des sols siliceux. Ces valeurs sont comparables à celles constatées chez des plantes vivant dans des climats de type méditerranéen [2, 11].

Pour tous les éléments concernés, les 2 graminées étudiées présentent toujours les plus faibles teneurs de l'ensemble des végétaux échantillonnés. Ces résultats peuvent être dus au faible nombre de graminées étudiées, ou au fait qu'elles ont été récoltées uniquement sur sols calcaires.

Les microphanérophytes, qu'ils vivent sur terrains calcaires ou siliceux, sont caractérisés par de faibles teneurs en potassium ; de même pour le phosphore. Par contre, ils possèdent une grande amplitude de concentrations en azote, avec de fortes teneurs. Toutefois, ce groupe présente une corrélation négative entre sa teneur en carbone et celle en azote ; les valeurs du C/N foliaire s'échelonnent de 31,9 jusqu'à 63,0.

Le groupe des nanophanérophytes est bien caractérisé. Quel que soit le terrain sur lequel ils vivent, leurs teneurs en potassium et phosphore peuvent atteindre des valeurs élevées. Ceux vivant sur terrains siliceux sont encore plus caractérisés, leurs taux de potassium et de phosphore sont positivement liés à ceux du calcium. En revanche, leurs teneurs en potassium et en phosphore présentent une liaison négative avec leurs teneurs en carbone, et par conséquent leur teneur en carbone est négativement corrélée à celle du calcium.

Le groupe des *Ericacées* buissonnantes, bien que provenant de trois localités différentes, est parfaitement individualisé. Ces végétaux possèdent de faibles teneurs en calcium, ce qui est normal car elles vivent dans des milieux à faibles teneurs de cet élément. Les *Ericacées* présentent, aussi, de faibles concentrations en phosphore bien qu'elles poussent sur des terrains relativement riches en phosphore par rapport aux autres sites (*tableau II*). En revanche, elles possèdent des taux de carbone élevés, parmi les plus élevés de tous les végétaux étudiés (> 545 ‰). D'après Aubert [1], dont l'étude reprend 4 espèces d'*Ericacées* communes à la nôtre, ce sont surtout les caractères physiques du substrat (ex. : géo-

morphologie, proportion des éléments fins et grossiers), et à un moindre degré les caractères chimiques (ex. : pH, teneur en CO₃Ca, rapport Ca/Mg échangeables) qui détermineraient la répartition des *Ericacées* selon les substrats. Elles peuvent donc vivre sur une gamme trophique relativement étendue de substrats.

Les chaméphytes ne constituent pas un groupe bien caractérisé. Toutefois, parmi eux, ceux qui croissent sur sol siliceux sont relativement plus riches en potassium (>1,05 % MS). Ce résultat ne peut être considéré que comme une tendance du fait du faible nombre (6) d'échantillons analysés.

En conclusion, il peut exister des relations, positives ou négatives entre les teneurs des principaux bio-éléments : elles apparaissent souvent liées aux types biologiques des plantes, mais aussi au substrat ; toutefois, le substrat ne détermine pas toujours les teneurs en éléments. Des végétaux provenant de milieux (forêts ou garrigues) et de sols (calcaires ou siliceux) différents peuvent posséder les mêmes concentrations en éléments.

Remerciements : Les analyses chimiques des sols et des végétaux ont été réalisées par H. Milhomme ; les figures ont été dessinées par M. Arbieu, A. Carrière et R. Ferris. Toutes ces personnes appartiennent au Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive du CNRS à Montpellier.

RÉFÉRENCES

- [1] Aubert G., Relations entre le sol et cinq espèces d'*Ericacées* dans le sud de la France, *Oecologia Plantarum* 13 (1978) 253–269.
- [2] Canadell L., Vila M., Variation in tissue element concentrations in *Quercus ilex* L. over a range of different soils, *Vegetatio* 99/100 (1992) 273–282.
- [3] Courtois M., Masson P., Relations entre la qualité du liège, sa composition minérale et la composition minérale des feuilles du chêne-liège (*Quercus suber* L.), *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 521–527.
- [4] Duvignaud P., Denaeyer de Smet S., Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute Belgique. 1. Essai de classification phytochimique des espèces herbacées, *Oecologia Plantarum* 5 (1970) 1–32.
- [5] El Bassam N., Drembroth M., Loughman B.C., (eds) Genetic aspects of plant mineral nutrition, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1990.
- [6] Foulds W., Nutrient concentrations of foliage and soil in south-western Australia, *New Phytol.* 125 (1993) 529–546.
- [7] Garten C.T., Jr., Correlation between concentrations of elements in plants, *Nature* 261 (1976) 686–688.

- [8] Gebauer G., Rechder H., Wollenweber B., Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomic groups of central Europe, *Oecologia* 75 (1988) 371–385.
- [9] Grimshaw H.M., Allen S.E., Aspects of the mineral nutrition of some native British plants: inter-site variation, *Vegetatio* 70 (1987) 157–169.
- [10] Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L., *Plant physiological ecology*, Springer Verlag, Berlin, 1998.
- [11] Margaris N.S., Adamandiadou S., Siafaca L., Diamantopoulos J., Nitrogen and phosphorus contents in plant species of Mediterranean ecosystems in Greece, *Vegetatio* 55 (1984) 29–35.
- [12] Milhomme, H., Méthodes et techniques d'analyses courantes par colorimétrie automatisée. Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques, CNRS, Document 88, 1979 81 p.
- [13] Mooney H.A., Kummerow J., Johnson A.W., Parsons D.J., Keeley S., Hoffman A., Hays R.T., Gilberto J., Chu C., The producers. Their resources and adaptive responses, in: Mooney H.A. (Ed.), *Convergent evolution in Chile and California*, Doorders, Hutchinson and Ross, 1977, pp. 85–143. Stroudsbury, Pennsylvania.
- [14] Passama L., Composition minérale de diverses espèces calcicoles et calcifuges de la région méditerranéenne française, *Oecologia Plantarum* 5 (1970) 225–245.
- [15] Paul P., Etudes expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles. III. Relations entre le substrat et la composition minérale des espèces. *Oecologia Plantarum*, 10 (1975) 63–78.
- [16] Press M. C., Scholes J.D., Barker M.G. (Eds.) *Physiological plant ecology*, Blackwell Science, London, 1999.
- [17] Raunkiaer C., *The life forms of plants and statistical plant geography*, Clarendon Press Oxford, 1934, 632 p.
- [18] Roblès C., Ballini C., Garzino S., Bonin G., Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophylles méditerranéens à l'impact du débroussaillage, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 267–276.
- [19] Specht R.L., *Mediterranean-type ecosystems. A data source book*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1988.
- [20] Stewart E. A., Grimshaw H.M., Parkinson J.A., Quarmby C., *Chemical analysis of ecological materials*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1974, 565 p.
- [21] Thompson K., Parkinson J.A., Band S.R., Spencer R.E., A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora, *New Phytol.* 136 (1997) 679–689.
- [22] Tosca C., Labroue L., Calcicoles et calcifuges : composition minérale de quelques espèces des pelouses d'altitude, *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 2 (1981) 149–154.
- [23] Trémolières A., Schnitzler A., Sanchez-Perez J.M., Schmitt D., Changes in foliar nutrient content and resorption in *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus minor* Mill. and *Clematis vitalba* L. after preventions of floods, *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 641–650.
- [24] Van den Driessche R., Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis, *Botanical Review* 40 (1974) 347–394.

ANNEXE

Tableau A-1. Teneurs (% = g 100g⁻¹ MS ; ‰ = g kg⁻¹ MS) en bio-éléments des feuilles de végétaux méditerranéens.

Milieux et espèces	Teneurs en bio-éléments				
	C ‰	N ‰	K %	P %	Ca %
<u>Sites calcaires</u>					
<i>Pinus halepensis</i>	514	11,2	0,36	0,11	0,84
<i>Pinus halepensis</i>	512	10,9	0,45	0,09	0,84
<i>Pinus halepensis</i>	505	12,0	0,40	0,09	1,13
<i>Quercus ilex</i>	480	12,5	0,64	0,10	1,37
<i>Quercus ilex</i>	492	14,4	0,28	0,08	1,05
<i>Quercus ilex</i>	527	10,5	0,54	0,06	1,08
<i>Quercus pubescens</i>	480	14,8	0,69	0,09	1,55
<i>Quercus pubescens</i>	485	15,2	0,56	0,10	1,65
<i>Phillyrea angustifolia</i>	518	12,9	0,70	0,07	1,50
<i>Juniperus oxycedrus</i>	496	9,9	0,57	0,10	2,21
<i>Juniperus oxycedrus</i>	497	10,9	0,41	0,07	2,43
<i>Juniperus oxycedrus</i>	536	9,7	0,41	0,08	2,22
<i>Quercus coccifera</i>	491	15,0	0,41	0,06	1,74
<i>Quercus coccifera</i>	496	14,8	0,70	0,08	1,23
<i>Quercus coccifera</i>	501	13,4	0,60	0,07	1,34
<i>Quercus coccifera</i>	492	11,5	0,67	0,08	1,40
<i>Quercus coccifera</i>	498	13,0	0,52	0,09	1,36
<i>Cistus monspeliensis</i>	500	12,2	0,89	0,14	1,21
<i>Cistus monspeliensis</i>	486	10,3	0,63	0,10	1,57
<i>Cistus monspeliensis</i>	531	14,1	0,51	0,18	1,56
<i>Rosmarinus officinalis</i>	520	8,0	1,43	0,05	1,34
<i>Rosmarinus officinalis</i>	520	8,7	1,12	0,04	1,18
<i>Rosmarinus officinalis</i>	578	10,2	0,77	0,07	1,38
<i>Buxus sempervirens</i>	558	15,2	0,65	0,08	1,95
<i>Lavandula latifolia</i>	545	10,0	0,55	0,07	2,22
<i>Thymus vulgaris</i>	501	11,2	0,59	0,05	0,90
<i>Thymus vulgaris</i>	538	11,6	1,13	0,07	1,32
<i>Brachypodium retusum</i>	459	7,6	0,51	0,05	0,17
<i>Brachypodium retusum</i>	463	6,6	0,47	0,04	0,27
<i>Brachypodium retusum</i>	467	6,8	0,51	0,04	0,27
<i>Brachypodium retusum</i>	443	9,6	0,79	0,05	0,41
<i>Brachypodium retusum</i>	448	8,7	0,51	0,05	0,37
<i>Brachypodium retusum</i>	430	7,4	0,05	0,05	0,55
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	435	7,8	0,04	0,04	0,46
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	350	7,7	0,05	0,05	0,35

Tableau A-1 (suite).

Milieux et espèces	Teneurs en bio-éléments				
	C ‰	N ‰	K ‰	P ‰	Ca ‰
<u>Sites siliceux</u>					
<i>Quercus ilex</i>	523	12,6	0,54	0,08	0,80
<i>Quercus suber</i>	511	15,3	0,65	0,08	0,86
<i>Quercus suber</i>	518	10,2	0,41	0,06	1,49
<i>Phillyrea angustifolia</i>	549	10,0	0,71	0,08	0,92
<i>Phillyrea latifolia</i>	508	8,6	0,43	0,07	1,32
<i>Pisacia lentiscus</i>	542	8,6	0,70	0,09	1,18
<i>Arbutus unedo</i>	511	9,2	0,57	0,11	1,27
<i>Arbutus unedo</i>	523	12,5	0,77	0,08	1,15
<i>Quercus coccifera</i>	506	9,0	0,44	0,07	0,89
<i>Cistus monspeliensis</i>	510	14,1	0,57	0,10	0,71
<i>Cistus monspeliensis</i>	525	14,5	0,55	0,13	0,70
<i>Cistus monspeliensis</i>	475	13,0	0,96	0,10	1,23
<i>Cistus monspeliensis</i>	504	14,9	0,55	0,21	1,02
<i>Cistus salvifolius</i>	494	14,5	1,06	0,23	1,52
<i>Cistus salvifolius</i>	486	14,6	0,74	0,19	1,59
<i>Cistus crispus</i>	518	13,6	0,53	0,10	0,90
<i>Cistus ladanifer</i>	521	12,1	0,55	0,11	0,63
<i>Cistus albidus</i>	512	13,6	0,75	0,16	1,42
<i>Erica arborea</i>	548	10,5	0,42	0,05	0,33
<i>Erica arborea</i>	551	10,2	0,53	0,06	0,33
<i>Erica arborea</i>	538	9,2	0,48	0,08	0,44
<i>Erica arborea</i>	565	12,8	0,56	0,04	0,24
<i>Erica scoparia</i>	574	15,8	0,35	0,07	0,41
<i>Erica cinerea</i>	512	8,9	0,40	0,05	0,33
<i>Calluna vulgaris</i>	556	9,3	0,32	0,05	0,42
<i>Calluna vulgaris</i>	545	10,7	0,61	0,06	0,39
<i>Ulex parviflorus</i>	544	14,1	0,71	0,06	0,22
<i>Calicotome spinosa</i>	558	16,5	0,53	0,10	0,25
<i>Lavandula stoechas</i>	521	10,4	1,11	0,07	0,61
<i>Lavandula stoechas</i>	532	13,9	1,19	0,10	0,67
<i>Lavandula stoechas</i>	496	13,5	1,06	0,09	0,87