



Calcicoles et calcifuges

La recherche de cavités sur le terrain nécessite de connaître la géologie, pour repérer les zones karstiques, en particulier lorsque le karst est de petite taille. La carte géologique est bien sûr la plus fiable, mais de simples observations de terrain permettent d'avoir une première idée : la végétation

des terrains calcaires est différente de celle des zones non calcaires. Après avoir mis en évidence quelques plantes caractéristiques, nous chercherons à connaître les mécanismes physiologiques qui expliquent cette répartition.

Résumé :

Pour se développer, les végétaux puisent dans le sol les matières minérales dont ils ont besoin. Les sols calcaires, très riches en calcium, et les sols acides, très riches en aluminium, peuvent limiter la croissance de certaines plantes. En effet, les racines rejettent des substances chimiques, les acides organiques, qui aident la plante à prélever les matières minérales. L'aluminium et le calcaire, en bloquant la sécrétion de ces acides, perturbent l'absorption des éléments nutritifs.

1- sols calcaires, sols acides

Les cavités se développent le plus souvent dans des terrains calcaires, que ce dernier soit pur (carbonate de calcium CaCO_3), dolomitique (Carbonate de calcium et de magnésium $(\text{Ca,Mg})\text{CO}_3$), ou métamorphisé (soumis à des pressions et températures élevées, qui l'ont transformé en marbre). Les sols, issus en partie de la dégradation de la roche, ont les caractéristiques suivantes :

- Grande richesse en ions calcium (Ca^{2+}).
- Faible disponibilité en fer : la concentration en fer soluble est inférieure aux besoins des végétaux, et le fer se trouve sous forme ferrique Fe^{3+} non utilisable (les végétaux absorbent le fer ferreux Fe^{2+}).
- Faible taux en phosphore soluble : ce taux est jusqu'à six fois plus faible que dans les autres sols. En revanche, le phosphore est présent sous forme insoluble.

- Faible teneur en eau car le calcaire, très perméable, ne la retient pas.

Autour de ces karsts peuvent se trouver des sols non calcaires, dits acides, qui se forment sur des roches cristallines : granites, schistes, gneiss. Ces roches sont formées de minéraux très riches en silice, qui lui confèrent son acidité. Les caractéristiques des sols présents sont les suivantes :

- Faible teneur en calcium
- Forte teneur en aluminium. Ce métal est le plus répandu sur terre, mais il est toxique.
- Taux de fer extractible élevé (jusqu'à 25 fois plus qu'un sol calcaire).
- Absence de nitrates dosables (teneur très faible). L'azote est sous forme organique, l'ammonium NH_4^+ , car les bactéries nitrifiantes sont peu présentes.

2- mise en évidence de plantes calcicoles et calcifuges

Certaines plantes dites calcicoles ne poussent qu'en terrain calcaire, et sont donc des signes intéressants pour le spéléologue. D'autres, caractéristiques de terrains acides, ne sont pas de très bon présage : ce sont les calcifuges, que l'on ne trouve pas en zone karstique. Par ailleurs, certaines

plantes acceptent tous les terrains, et sont donc de mauvais indicateurs.

Evidemment, l'observation des jardins n'est pas un bon critère, puisque les jardiniers plantent les végétaux qu'ils veulent.

	Calcicoles	Calcifuges	Mixtes
Arbres	Buis Erable champêtre Acacia Noyer Chêne kermès	Châtaigner Chêne liège Bouleau Sapin	Chênes verts
Arbustes	Fusain Chèvrefeuille Origan Lavande Romarin Thym	Myrtilles Rhododendrons Bruyère Myrte Lavande papillon Genêt	Noisetier
Herbacées	Orchidées Ophrys Corroyère Sauge Centaurées Œillets	Fougères Orties	

Quelques exemples de préférences chez les végétaux

3- les mécanismes impliqués dans cette répartition

Malgré de multiples travaux, tous les mécanismes impliqués ne sont pas encore connus, et il semble de plus en plus probable que des interactions entre le végétal et les microorganismes du sol interviennent. On peut toutefois se baser sur les publications récentes pour proposer une explication.

Le critère qui permettra à un végétal de se développer ou non sur un sol est celui de la disponibilité en éléments minéraux, indispensables à la croissance. Plusieurs éléments minéraux interviennent : l'aluminium, le fer, le phosphate, le calcium et l'azote.

Pour comprendre les mécanismes impliqués, il faut rappeler que les végétaux ont besoin pour se développer :

- D'éléments minéraux, qu'ils puisent dans le sol grâce à leurs racines. Au niveau racinaire, les cellules réalisent de nombreux échanges avec leur milieu. Elles peuvent rejeter de multiples molécules, capables d'interférer avec le milieu extérieur. Parmi ces molécules, on trouve des acides organiques. Chargées négativement, ces molécules peuvent réagir avec des ions minéraux du sol. L'entrée et la sortie des grosses molécules nécessite la présence de canaux, qui peuvent eux-mêmes être activés par d'autres molécules.
- De dioxyde carbone CO₂ qu'ils prélèvent au niveau de leurs feuilles, grâce à de petites structures appelées stomates. Chaque stomate est formé d'une ouverture, l'ostiole, entourée de deux cellules dites cellules de garde, qui peuvent s'ouvrir ou se fermer. Elles se ferment lorsque le temps est trop sec pour éviter de perdre trop d'eau.

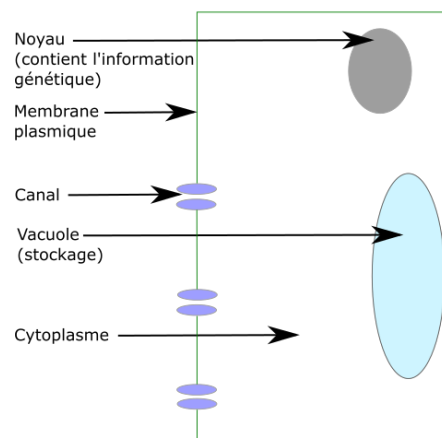
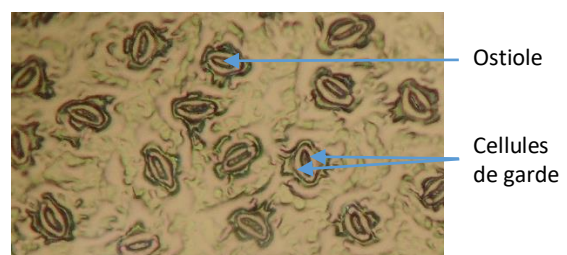


Schéma d'une cellule végétale



Photographie d'une empreinte de stomates de Laurier (observation microscopique, objectif 10)

➤ Influence de l'aluminium

L'aluminium est le métal le plus répandu sur Terre. On le trouve dans presque tous les minéraux des roches de terrains acides : feldspaths, micas, amphiboles.

Formule chimique d'une biotite (mica noir) :
 $K(Mg, Fe)_3(AlSi_3O_{10})(OH)_2$

En dépit de son abondance, l'aluminium est toxique, en particulier sous forme d'ion Al^{3+} , alors qu'il est non toxique sous forme de chélate, c'est-à-dire d'aluminium bloqué sous forme d'un complexe stabilisé par un chélateur, en général un acide organique. Les végétaux calcifuges sont adaptés à sa présence, et l'aluminium qui pénètre dans les cellules de la racine va être neutralisé par le malate et le citrate, deux acides organiques produits par la cellule, et capables de se combiner pour former du malate ou du citrate d'aluminium. L'aluminium va par ailleurs stimuler chez le végétal l'activation de pompes situées dans la membrane, et dont le

rôle est de rejeter le malate ou le citrate d'aluminium à l'extérieur, ce qui baisse le taux d'aluminium dans la cellule.

Les calcicoles, au contraire, ne tolèrent pas l'aluminium. Il bloque les canaux de la membrane qui permettent l'entrée de calcium et de potassium, indispensables au végétal, et freine l'absorption des nitrates. Par ailleurs, les canaux de sécrétion du malate et du citrate ne sont pas activés par l'aluminium. On a accumulation de malate et citrate d'aluminium dans la cellule, ce qui aboutit à sa mort.

➤ Influence du calcium

Le calcium est un élément fondamental du fonctionnement de la cellule, impliqué dans de très nombreuses réactions chimiques. Stocké dans la vacuole de la cellule, il ne doit toutefois être présent qu'en faible quantité.

Le calcium pénètre dans la cellule par des canaux de la membrane, et active à son tour d'autres canaux qui libèrent à l'extérieur du malate et du citrate. Ces acides organiques vont réduire le fer Fe^{3+} du milieu en fer Fe^{2+} utilisable par la plante, lui permettant de se développer correctement.

Lorsque le calcium est en trop grande quantité, le végétal calcicole va le stocker sous forme de d'oxalate ou de malate de calcium, stocké dans la vacuole. Parfois, il provoque sa précipitation sur l'épiderme foliaire, ce qui forme de petits cristaux visibles, comme chez le Saxifrage paniculé



Saxifrage paniculé (saxifraga aizoon)

En milieu pauvre en calcium, les calcicoles souffrent car les canaux membranaires présentent assez peu d'affinité pour le calcium, qui a donc du mal à entrer. Cette faible affinité, qui vise à protéger le végétal d'un excès, devient un facteur limitant en étant à l'origine d'une carence.

➤ Influence du fer

Le fer est le principal responsable de l'échec des calcifuges en sol calcaire. Cet élément est indispensable à la synthèse de la chlorophylle, qui permet la photosynthèse et qui donne sa couleur verte au végétal. Une carence en fer provoque donc une faible teneur en chlorophylle, qui se manifeste par une couleur trop claire : c'est la chlorose.

Les calcifuges, adaptées à un terrain pauvre en calcium, ont des canaux qui présentent une forte affinité avec cet élément. Ils vont donc l'absorber en grande quantité, mais ne pourront pas le rejeter. Il y a alors accumulation, ce qui finit par bloquer les réactions chimiques normales.

Si l'absorption racinaire est un facteur important, plusieurs études semblent montrer que le principal mécanisme de toxicité pour les calcifuges se situe au niveau de la feuille. L'absorption du dioxyde de carbone CO_2 se fait par les stomates, de petites ouvertures situées le plus souvent sur l'épiderme inférieur de la feuille. Le stomate est formé d'une ouverture, l'ostiole, entourée de deux cellules de garde. Un excès de calcium affecte le fonctionnement de ces cellules, ce qui bloque l'ouverture des stomates, et empêche la photosynthèse.

Chez les calcicoles, le calcium est bloqué avant d'arriver aux cellules de garde, sous forme d'oxalate de calcium comme nous l'avons vu précédemment, ou stocké au niveau des trichomes de l'épiderme, de petites excroissances.



Observation microscopique de trichomes à la surface d'une feuille de *Centaurée scabieuse* (calcicole)

Dans un sol calcaire, le calcaire $CaCO_3$ donne naissance à deux ions : le calcium Ca^{2+} , et l'hydrogénocarbonate HCO_3^- . La réaction est la suivante :



Chez les calcifuges, HCO_3^- va provoquer une augmentation de la sécrétion de malate, qui a pour effet de bloquer la croissance des racines. D'autre part, l'hydrogénocarbonate inhibe l'absorption et le transport du fer dans la plante chez les calcifuges, mais pas chez les calcicoles.



Chlorose chez un végétal

Comme nous l'avons dit, la teneur en fer est beaucoup plus importante en sol acide : les calcifuges sont habituées à des taux élevés, contrairement aux calcicoles. Les premières n'ont pas développé de parade pour augmenter la solubilité du fer. Les calcicoles, au cours de l'évolution, se sont dotées de stratégies efficaces, elles même induites par la carence en fer :

- Elles peuvent faciliter la réduction du fer ferrique Fe^{3+} non assimilable en fer ferreux Fe^{2+} assimilable grâce à des enzymes qu'elles libèrent dans le sol : les réductases
- Elles peuvent abaisser le pH autour de la racine en excréant des ions acides H^+ qui provoquent la réduction de Fe^{3+} en Fe^{2+}
- Elles peuvent solubiliser le fer ferrique Fe^{3+} grâce à des agents chélateurs, les acides tricarboxyliques tels que le citrate.

➤ Influence du phosphore

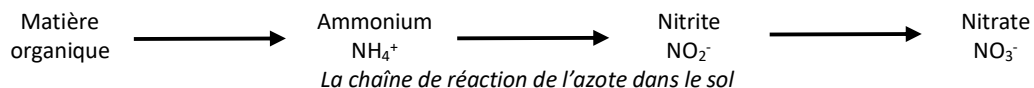
Nous avons vu que le phosphore était sous forme insoluble en terrain calcaire, souvent sous forme de phosphate de calcium. Les calcicoles font face au problème en libérant dans le milieu des acides dicarboxyliques tels que l'acide oxalique (oxalate), acides organiques qui mobilisent le phosphate.

Les calcifuges, incapables d'en libérer, souffrent d'une carence en phosphate en terrain calcaire et peuvent prendre une teinte rougeâtre caractéristique.

➤ Influence de l'azote

L'azote est fondamental pour le développement végétal. Les végétaux le puisent dans le sol sous forme de nitrates NO_3^- . Ce dernier provient de la nitrification de l'ammonium NH_4^+ , lui-même issu de la décomposition des matières organiques

(restes animaux et végétaux). Les sols acides, pauvres en bactéries nitrifiantes, contiennent peu de nitrates. Dans un sol acide, pauvre en nitrates, les végétaux tissent des relations avec des champignons, les mycorhizes, qui permettent d'absorber l'azote sous forme organique NH_4^+ .



4- Bilan

La capacité d'une plante à pousser sur un terrain calcaire ou acide dépend de la disponibilité de certains éléments nutritifs.

La réponse du végétal se fait à deux niveaux principaux :

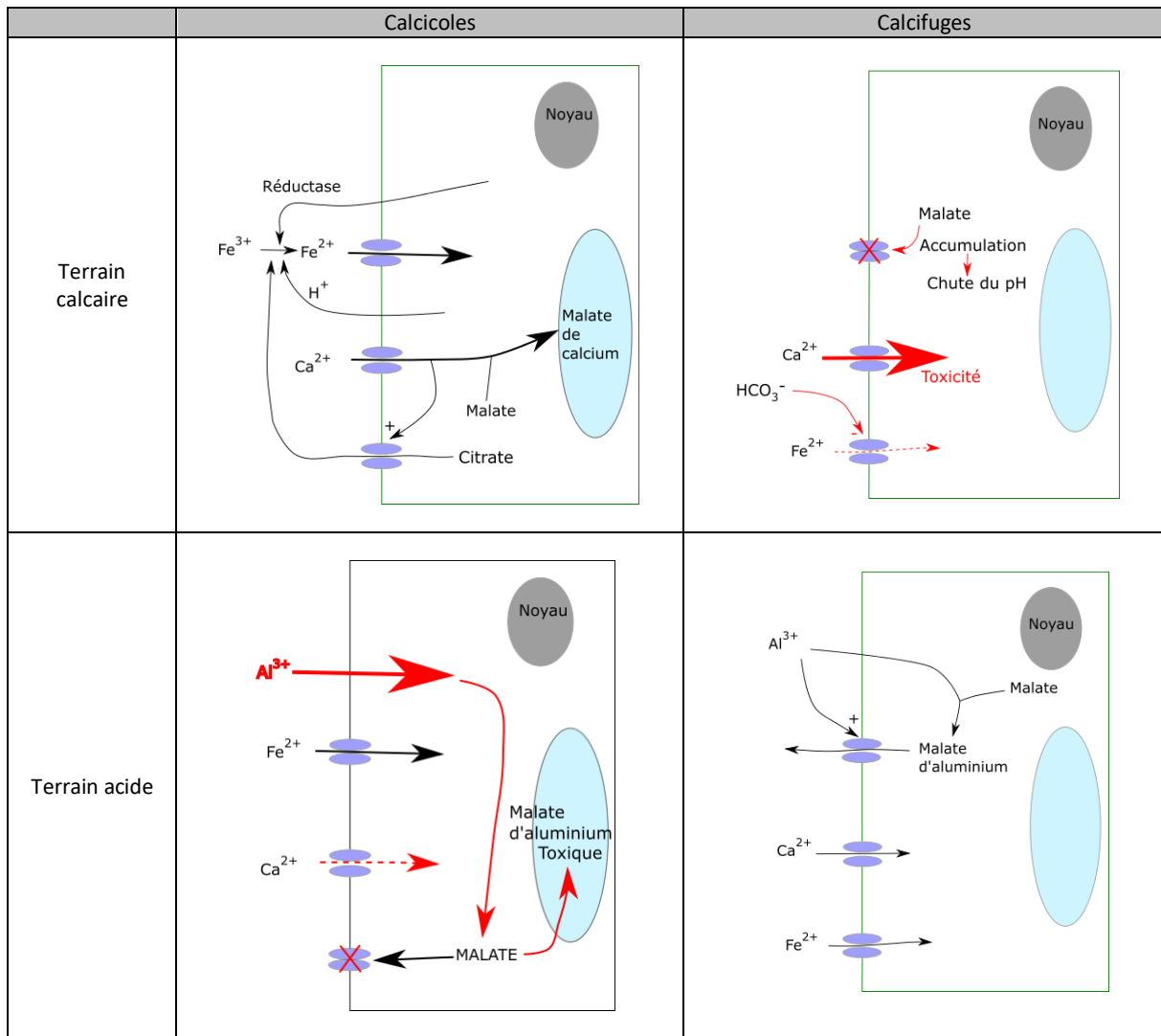
- La présence de canaux ioniques situés dans la membrane, qui permettent l'entrée ou la sortie de molécules. Ces canaux sont contrôlés par

l'aluminium chez les calcifuges, par le calcium chez les calcicoles.

- La synthèse d'acides organiques, qui jouent un rôle clé dans la tolérance à l'aluminium des calcifuges, dans l'absorption du fer et du phosphore chez les calcicoles, et dans la régulation du taux de calcium dans le voisinage des cellules de garde des stomates.

	Calcicoles	Calcifuges
Terrain calcaire	<ul style="list-style-type: none"> ○ Ouverture des canaux à acides organiques ○ Sécrétion de malate et citrate ○ Absorption de fer et phosphore par chélation 	<ul style="list-style-type: none"> ○ Pas d'ouverture des canaux à acides organiques ○ Accumulation de malate, citrate ○ Chute fatale du pH de la cellule
Terrain acide	<ul style="list-style-type: none"> ○ Forte entrée d'aluminium toxique ○ Pas de sécrétion de malate et citrate 	<ul style="list-style-type: none"> ○ Limitation de l'entrée d'aluminium ○ Activation des canaux à malate et citrate ○ Rejet de malate et citrate d'aluminium

Comportement des différents types de plantes en fonction de la nature du sol



Comparaison des fonctionnements cellulaires selon les terrains
En rouge : phénomènes anormaux à l'origine des problèmes de croissance

5- Bibliographie

- LEE, J.A., *The Calcicole – Calcifuge Problem Revisited*, Advances in Botanical Research, 1999, Vol.29
- ZOHLN A, TYLER G, *Soluble Inorganic Tissue Phosphorus and Calcicole – Calcifuge Behaviour of Plants*, Annals of Botany 94, 2004, p°427-432
- ZOHLN A, TYLER G, *Immobilization of tissue iron on calcareous soil : differences between calcicole and calcifuge plants*, OIKOS 89, 2000, p°95-106

Merci à Fanny Grima pour sa relecture !