

# Aspects écophysiologicals de la réponse et de l'adaptation des sapins méditerranéens aux extrêmes climatiques : gelées printanières et sécheresse estivale

par Michel DUCREY \*

## Introduction

Le genre *Abies* est présent sur tout le pourtour méditerranéen et constitue un ensemble d'une dizaine d'espèces d'importance très variable. On distingue d'abord les sapins méditerranéens proprement dits qui sont représentés par *Abies pinsapo* et *Abies marocana* en Méditerranée occidentale, *Abies numidica* et *Abies nebrodensis* en Méditerranée centrale, *Abies cephalonica* et *Abies cilicica* en Méditerranée orientale. Les sapins nord-anatoliens et pontiques : *Abies equi-trojani*, *Abies bornmülleriana* et *Abies nordmanniana*, bien que voisins de la Mer Noire, sont soumis au climat méditerranéen et constituent un deuxième ensemble très important. On rattache enfin aux sapins méditerranéens les peuplements les plus méridionaux de *Abies alba*, particulièrement dans le sud de la France, les Apennins et le Nord de la Grèce. En Grèce, *Abies borisii-regis*, hybride de *A. alba* et *A. cephalonica* est aussi à ranger dans ce groupe.

Les sapins méditerranéens sont tous des espèces de montagne et occupent

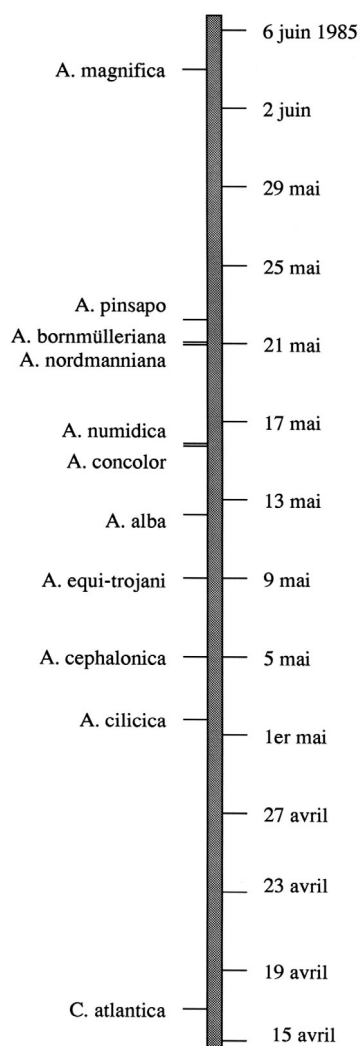
de ce fait principalement les étages supra-méditerranéen et montagnard méditerranéen. Certaines espèces plus plastiques se retrouvent dans l'étage méso-méditerranéen plus chaud et plus sec : il s'agit de *A. cephalonica* et *A. pinsapo*. D'autres ont une extension altitudinale plus élevée et se retrouvent dans l'étage oro-méditerranéen : *A. cilicica*, *A. cephalonica*, *A. borisii-regis* et *A. bornmülleriana*. C'est aussi le cas de *A. alba* et *A. nordmanniana* dont l'aire de répartition, en Europe pour le premier, dans le Caucase pour le second, dépasse largement la zone méditerranéenne.

D'un point de vue bioclimatique, c'est-à-dire en tenant compte des conditions hydriques et thermiques donc du niveau de xéricité climatique, les sapins méditerranéens se situent tous dans les zones bioclimatiques humides et perhumides à hiver frais et froid. La plupart d'entre eux, notamment ceux à large aire de répartition dépassant la région méditerranéenne, s'étendent jusqu'aux zones à hiver très froid : c'est le cas de *A. alba*, *A. nordmanniana*, *A. bornmülleriana*, *A. cephalonica*, *A. borisii-regis* et *A. cilicica*. Exceptionnellement, on trouve *A. cephalonica* dans les zones à hiver tempéré. Les sapins méditerranéens sont aussi présents dans les bioclimats

subhumides à hivers frais, froids, exceptionnellement très froids. C'est le cas de *A. cephalonica*, *A. cilicica* et, dans une moindre mesure de *A. borisii-regis*.

Pour plus de précisions sur les sapins méditerranéens, leurs aires de répartition, leurs exigences écologiques et bioclimatiques, leur appartenance aux différents étages de végétation, on pourra se référer à l'article de Pierre Quézel dans le présent numéro de *Forêt méditerranéenne*. Ce que nous devons en retenir, c'est que l'aire naturelle des sapins méditerranéens se situe dans des zones de montagne à des altitudes dépassant parfois 2000 m donc avec des hivers froids ou très froids, mais dans des zones toujours soumises au climat ou à l'influence méditerranéenne, c'est-à-dire avec des étés chauds et secs et des hivers froids et humides. Ces différents types de bioclimats sont présents dans la région méditerranéenne française (QUÉZEL, 1979). On peut donc penser que les sapins méditerranéens, qui, rappelons-le, ne sont pas présents à l'état naturel dans la région méditerranéenne française, à l'exception des provenances les plus méridionales de *A. alba*, peuvent être introduits avec succès dans les zones bioclimatiques comparables à celles de leurs aires d'origine.

\* INRA, Unité de Recherches forestières méditerranéennes  
Avenue A. Vivaldi, 84 000 AVIGNON



**Fig. 1 : Dates de débourrement de différentes espèces de sapins méditerranéens en 1985. Il s'agit de la moyenne des dates de débourrement observées dans 3 localités différentes : Le Ruscas dans le Var en bordure de mer, Le Treps dans le massif des Maures et Pellenq dans le Haut Var.**

La réalité est cependant un peu plus complexe, et les introductions anciennes de sapins dans la région méditerranéenne française ont conduit à une connaissance empirique des exigences écologiques des sapins méditerranéens et des limites à leur introduction. Debazac (1964), dans son Manuel des Conifères, donne une bonne idée de ces connaissances.

Il apparaît en premier lieu que les sapins méditerranéens introduits en France méditerranéenne et aussi tempérée, se révèlent sensibles, du moins pour certains d'entre eux, aux gelées printanières. C'est le cas de *A. cepha-*

*lonica* et de *A. cilicica* qui en raison de leur débourrement précoce sont très sensibles aux dégâts de gelées printanières. Par contre *A. nordmanniana* et *A. numidica* qui débourrent plus tardivement sont très peu sensibles aux gelées tardives de fin de printemps. Rappelons que *A. alba* pourtant bien adapté aux montagnes de la France tempérée, se révèle très sensible aux gelées printanières dès qu'il est introduit à basse altitude (DUCREY, 1970).

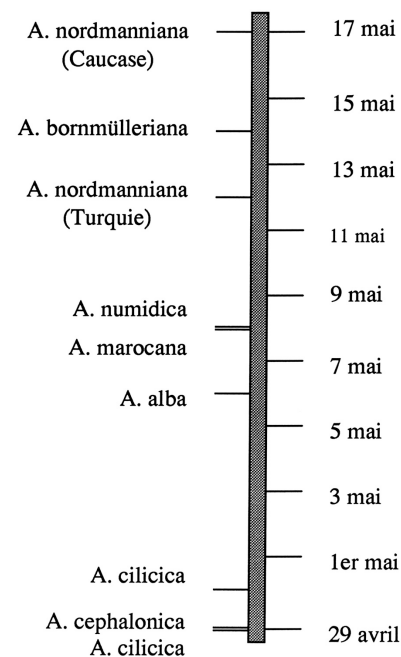
Certaines espèces de sapins se révèlent sensibles au froid hivernal. C'est ainsi que les basses températures hivernales provoquent des gélivures chez *A. cephalonica* et chez *A. numidica*; aucune information n'est cependant fournie sur les seuils de température provoquant ces gélivures. Par contre, *A. cilicica*, *A. nordmanniana* et bien évidemment *A. alba* sont insensibles au froid hivernal.

De même, toujours d'après Debazac (1964), des informations empiriques indiquent la sensibilité des sapins méditerranéens à la sécheresse estivale. Les espèces les plus résistantes à la sécheresse paraissent être *A. cilicica* et *A. numidica*. D'autres espèces telles que *A. cephalonica* et *A. nordmanniana*, tout en étant moins résistantes que les précédentes, sont décrites comme étant plus résistantes à la sécheresse que *A. alba*. Cette dernière espèce est d'ailleurs réputée très sensible à la sécheresse. Cette sensibilité est le principal facteur limitant de son extension à basse altitude en France tempérée. Même les provenances les plus méridionales, malgré une adaptation plus marquée aux conditions du climat méditerranéen, restent très sensibles à la sécheresse et ne peuvent prospérer que dans des zones où une certaine humidité de l'air peut être maintenue. C'est ainsi que Debazac, faisant la synthèse de ses différentes observations mais avec une vision englobant certainement la France entière, indique que *A. nordmanniana* peut remplacer avantageusement *A. alba* à basse altitude et dans les régions à sécheresse estivale marquée. *A. cephalonica* est quant à lui préconisé comme espèce de reboisement uniquement dans les régions méridionales, à moyenne altitude, où il se révèle plus résistant à la sécheresse que *A. alba*.

A la suite de cette longue introduction nous nous intéresserons à différents aspects de l'écophysiologie des sapins méditerranéens : leur sensibilité aux gelées printanières en relation avec la variabilité de leur débourrement, l'effet des facteurs climatiques sur les différentes composantes de leur croissance et enfin les mécanismes physiologiques de réponse et d'adaptation à la sécheresse. Nous utiliserons pour cela les résultats récents de la littérature scientifique ainsi que les résultats, parfois inédits, de nos propres travaux de recherche.

## Variabilité du débourrement et sensibilité aux gelées printanières

Les jeunes pousses de sapins sont très sensibles aux gelées printanières dès le stade d'ouverture du bourgeon au moment du débourrement. Des pousses de plusieurs centimètres de longueur peuvent aussi être détruites par le gel. D'autre part, les gelées sont



**Fig. 2 : Dates moyennes de débourrement de différentes espèces de sapins méditerranéens, entre 1964 et 1966, dans l'arboretum d'Amance, Meurthe et Moselle (d'après Debazac, 1967).**

relativement fréquentes en région méditerranéenne pendant la période printanière. La fréquence de ces gelées diminue rapidement en avril et mai mais reste suffisamment élevée pour provoquer régulièrement des dégâts plus ou moins importants.

Dans le schéma normal de débourrement des sapins, les premiers bourgeons à débourrer sont ceux des branches latérales. Ensuite débourrent les bourgeons latéraux de la pousse terminale et en dernier lieu le bourgeon terminal. On observe parallèlement que les dégâts de gel affectent tout d'abord les bourgeons latéraux de la pousse terminale et tous les bourgeons des branches et seulement en dernier le bourgeon terminal. La sensibilité aux gelées printanières apparaît donc très fortement liée à la précocité du débourrement.

## Variabilité du débourrement des sapins

Nous avons étudié pendant plusieurs années la date de débourrement des sapins méditerranéens dans 3 plantations expérimentales situées dans le département du Var : au Ruscas (dans la forêt domaniale des Maures, à 6 km de la mer et à 93 m d'altitude), au Treps (forêt domaniale de Collobrières dans le massif des Maures à 15 km de la mer et à 520 m d'altitude) et enfin à Pellenq (dans la forêt domaniale de Pellenq dans le Haut Var, à 60 km de la mer et à 600 m d'altitude). Au moment de l'étude, les plantations étaient âgées de 12 à 15 ans et les arbres hauts de 1 à 3 mètres. Les observations ont porté au total sur 14 provenances d'*Abies cephalonica*, 4 provenances d'*Abies bornmülleriana* et une ou 2 provenances des espèces suivantes : *A. alba*, *A. cilicica*, *A. equi-trojani*, *A. nordmanniana*, *A. numidica* et *A. pinsapo*. A titre de comparaison on a aussi observé le débourrement d'*Abies concolor* (sapin originaire du Colorado, USA), d'*Abies magnifica* (sapin originaire de Californie, USA) et du cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica*. On a observé 2 fois par semaine l'état physiologique du bourgeon terminal de 30 arbres par provenance entre avril et juin des années 1985, 1986 et 1987. Un arbre est considéré comme

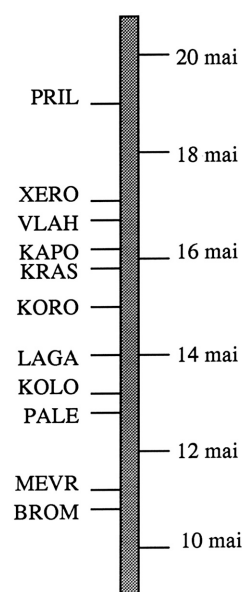
débourré lorsque le bourgeon terminal préalablement gonflé éclate et laisse apparaître le faisceau d'aiguilles de la pousse terminale. La date de débourrement d'une provenance est la moyenne des dates de débourrement de chaque arbre.

Les résultats obtenus en 1985 sur l'ensemble des 3 plantations ont été représentés sur la figure 1. L'espèce la plus précoce est *Cedrus atlantica* qui débourre dès le 17 avril, environ 15 jours avant les sapins. On trouve ensuite *A. cilicica* le 2 mai, *A. cephalonica* le 5 mai, *A. equi-trojani* le 9 mai, *A. alba* le 12 mai, *A. concolor* et *A. numidica* le 16 mai, *A. bornmülleriana* et *A. nordmanniana* le 21 mai, *A. pinsapo* le 22 mai et enfin *A. magnifica* bien plus tardivement le 4 juin. Le débourrement des sapins s'étale donc sur 3 semaines, si on laisse à part le cas d'*Abies magnifica*, ce qui indique une forte variabilité de ce paramètre d'une espèce à l'autre.

Des observations faites par Debazac entre 1964 et 1966 sur des sapins méditerranéens de l'arboretum d'Amance (Meurthe et Moselle) donnent des résultats (Cf. Fig. 2) cohérents avec ceux que nous avons obtenus. Les espèces les plus précoces sont *A. cephalonica* et *A. cilicica* qui débourrent les 29 et 30 avril. On trouve ensuite *A. alba* qui débourre le 6 mai puis *A. marocana* et *A. numidica* qui débourrent le 8 mai. Les espèces les plus tardives sont *A. bornmülleriana* qui débourre le 14 mai et *A. nordmanniana* dont la provenance turque débourre le 12 mai et la provenance caucasienne le 17 mai. On retrouve globalement le même classement que celui que nous avons obtenu et une amplitude équivalente de 19 jours entre l'espèce la plus précoce et la plus tardive.

On constate aussi une forte variabilité à l'intérieur des espèces comme nous avons pu le constater avec *Abies cephalonica* (Cf. Fig. 3).

Le débourrement de cette espèce a pu être étudié pendant 3 années consécutives en 1985, 86 et 87 pour l'ensemble des 3 plantations expérimentales et pour les 11 provenances présentes dans chacune de ces 3 plantations. Ces 11 provenances étaient choisies selon un gradient nord sud allant du massif du Pinde dans le



**Fig. 3 : Variabilité du débourrement de différentes provenances de *Abies cephalonica*. Il s'agit des dates moyennes de débourrement dans les 3 plantations comparatives entre 1985 et 1987. Les provenances étudiées sont : Bromo Pigado (BROM), Paleoturnos (PALE) et Kerasini (KRAS) dans le Pinde, Koromilies (KORO), Kolokithobasi (KOLO) et Megali Vrisi (ME-VR) dans le Parnasse, Lagada (LAGA), Vlahica (VLAH) et Kapota (KAPO) dans le Mainalon, Xerovouna (XERO) et Profitis Ilvas (PR-IL) dans le Taygète.**

centre de la Grèce jusqu'au massif du Taygète dans le sud du Péloponnèse. Les provenances les plus précoces ont débourré en moyenne le 11 mai et les plus tardives le 19 mai, soit un écart de 8 jours. D'autres observations faites par Fady (1990) sur d'autres provenances d'*Abies cephalonica* réparties selon un gradient Est-Ouest depuis l'île d'Eubée jusqu'à l'île de Képhalonie, montrent un écart de 5 jours entre les provenances les plus précoces et les plus tardives.

En résumé, on peut répartir les sapins méditerranéens en 3 groupes :

- les sapins à débourrement précoce tels que *A. cephalonica* et *A. cilicica*,
- les sapins à débourrement intermédiaire tels que *A. alba*, *A. numidica*, *A. equi-trojani*, *A. marocana* et *A. concolor*,
- les sapins à débourrement tardif tels *A. nordmanniana*, *A. bornmülleriana* et *A. pinsapo*. Le dernier, *A. magnifica* est un cas particulier. Il ne

donne pas de résultats satisfaisants dans les plantations expérimentales du sud de la France et son débourrement apparaît trop tardif par rapport à l'installation de la sécheresse estivale.

Les espèces à débourrement précoce sont celles qui subissent le plus de dégâts en cas de gelées printanières. On peut donc être tenté d'utiliser des provenances à débourrement tardif. Ceci peut cependant poser des problèmes en région méditerranéenne car la période favorable pour la croissance de la pousse terminale, avant l'installation de la sécheresse estivale, est plus courte pour les espèces à débournement tardif que pour les autres. Dans le cas des sapins étudiés, ceci ne serait vraiment un problème que pour *A. magnifica*.

La variabilité observée dans le débourrement des différentes provenances d'*Abies cephalonica* peut suggérer la sélection de provenances tardives qui, tout en gardant l'intérêt forestier de l'espèce, lui permettrait d'échapper pour partie aux gelées printanières. L'écart maximum entre provenances qui est de l'ordre de 8 jours est cependant jugé insuffisant pour qu'un programme de sélection puisse être entrepris sur ce critère.

Un autre moyen pour limiter l'effet des gelées tardives est de limiter l'abaissement de température lors du phénomène de gel.

## Les gelées printanières

Le phénomène des gelées tardives est bien connu. AUSSENAC (1970) en donne une description précise. Le sol et la strate végétale échangent continuellement de l'énergie avec le milieu ambiant en particulier l'atmosphère. Pendant la journée le bilan radiatif <sup>(1)</sup> est positif, les apports d'énergie étant supérieurs aux pertes, et la température a tendance à augmenter. Pendant la nuit, c'est l'inverse qui se produit :

le rayonnement solaire de courtes longueurs d'onde a disparu et seul reste le rayonnement atmosphérique, en général inférieur au rayonnement terrestre. Il se produit un abaissement de la température. Le bilan va être d'autant plus négatif et le sol se refroidira d'autant plus que le ciel est clair et que l'air est sec et calme. En effet quand le ciel est couvert la masse nuageuse a une température comparable à celle du sol et le bilan radiatif n'est que très faiblement négatif ; la température au voisinage du sol ne diminue pratiquement pas.

La diminution de température est la plus importante au voisinage du sol. En cas de gelée printanière, la température des bourgeons au voisinage du sol, mesurée par un thermomètre à mercure placé à l'air libre (on parle alors d'indice actinothermique) peut être de 4 à 8°C inférieure à la température de l'air mesurée sous abri météorologique. Le risque de gel des bourgeons et des jeunes pousses de sapins est donc d'autant plus important que la masse d'air est froide et que le ciel est clair avec un air sec et calme.

Pour diminuer le risque de gelées printanières dans les plantations forestières on doit rendre le bilan radiatif le moins négatif possible. L'abri latéral, en permettant à la végétation d'émettre un rayonnement qui vient compenser le rayonnement terrestre est un moyen de limiter le refroidissement des jeunes pousses. On peut aussi jouer sur la hauteur de la végétation herbacée et arbustive entourant le jeune arbre pour déplacer le maximum de refroidissement le plus loin possible du bourgeon terminal. Les gelées peuvent être localement aggravées par des phénomènes d'écoulement d'air le long des pentes et d'accumulation dans les bas-fonds. En effet l'air froid qui se trouve au voisinage du sol est plus dense que l'air des couches supé-

rieures et a tendance à glisser et à s'accumuler dans les zones les plus basses. Il y aura donc lieu lors de l'installation d'une plantation de sapins méditerranéens d'éviter les fonds de vallon, les replats et tout autre accident topographique pouvant retenir l'air froid.

## Composantes de la croissance et facteurs climatiques

L'adaptation des sapins au climat méditerranéen peut être analysée au travers de la croissance et de ses différentes composantes. En effet la croissance est sous la dépendance des contraintes climatiques en particulier hydriques et thermiques. La pluviométrie et la température peuvent intervenir de manière séparée ou de manière combinée, notamment en cas de sécheresse climatique. L'action des facteurs climatiques peut être directe ou différée dans le temps. On distingue donc le climat contemporain de la période de croissance et le climat antérieur, essentiellement celui de l'hiver précédant la croissance. Cependant des influences à plus long terme existent, que nous n'envisagerons pas ici. Pendant la période de croissance, les températures ainsi que les pluies du printemps et de l'été sont susceptibles d'influencer directement la croissance du cambium ou du méristème apical. Hors saison de végétation l'influence du climat s'exprime d'une part par les précipitations et le réapprovisionnement en eau des sols, et d'autre part par la stimulation de l'activité physiologique : stockage et mobilisation des réserves, activité des méristèmes, fonctionnement du système racinaire. L'action des facteurs climatiques peut être positive ou négative selon les cas : exemple du manque ou de l'excès d'eau, de l'effet stimulant ou stressant des températures...

La croissance radiale résulte de l'activité du cambium. Chaque année une nouvelle série de cellules de bois est formée entre le cerne de l'année précédente et l'écorce. Le cerne annuel de bois s'individualise relativement bien

1.- Le bilan radiatif de l'ensemble sol-végétation peut être calculé de la manière suivante :

- pendant la journée  $R_j = R_s + R_d + R_a - R_r - R_t$

- pendant la nuit  $R_n = R_a - R_t$

avec :  $R_s$  rayonnement solaire direct incident de courtes longueurs d'onde  
 $R_d$  rayonnement solaire diffus incident de courtes longueurs d'onde  
 $R_a$  rayonnement atmosphérique de grandes longueurs d'onde, dirigé vers le sol  
 $R_r$  rayonnement direct et diffus réfléchi de courtes longueurs d'onde  
 $R_t$  rayonnement terrestre de grandes longueurs d'onde dirigé vers le haut.

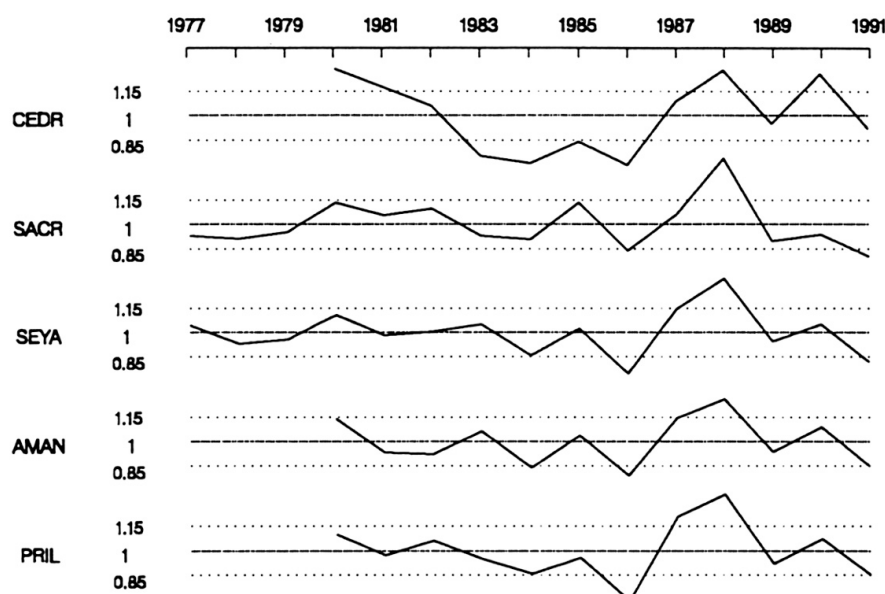


Fig. 4 : Comparaison des chronologies standard de l'épaisseur de cernes pour 4 espèces de sapins : *A. concolor* (SACR), *A. bornmülleriana* (SEYA), *A. nordmanniana* (AMAN), *A. cephalonica* (PRIL) et pour *Cedrus atlantica* (CEDR)

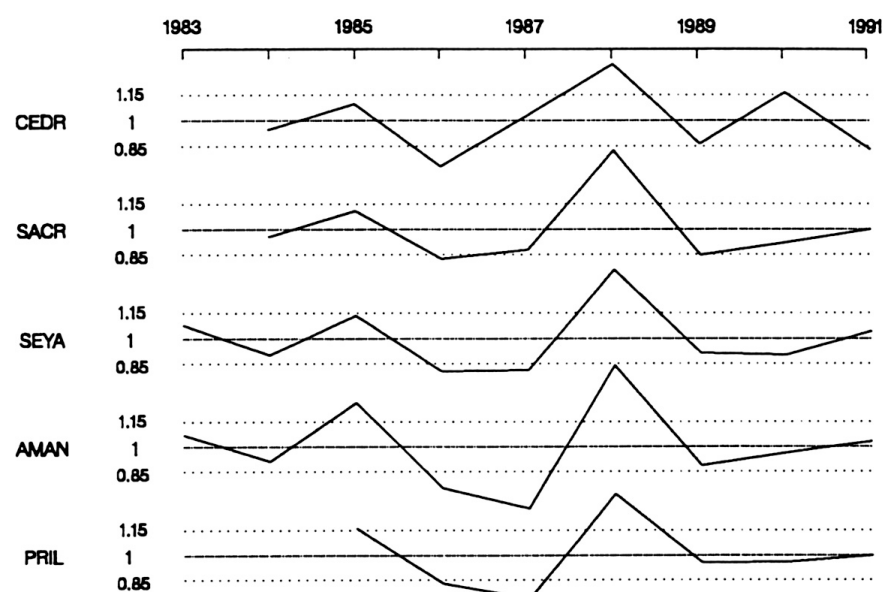


Fig. 5 : Comparaison des chronologies standard de la longueur totale de la pousse en hauteur pour 4 espèces de sapins : *A. concolor* (SACR), *A. bornmülleriana* (SEYA), *A. nordmanniana* (AMAN), *A. cephalonica* (PRIL) et pour *Cedrus atlantica* (CEDR)

grâce à la taille des cellules produites : cellules à grande lumière et parois minces, formant un bois de faible densité au printemps, cellules de petite taille et à parois épaisses en fin de saison de végétation. L'activité cambiale des sapins est très dépendante des conditions climatiques et il n'est pas rare de trouver 2, voire 3 cernes au cours de la même année, liés à une

reprise de la croissance radiale après un épisode de sécheresse, ou une diminution de l'activité cambiale dès que les conditions hydriques sont limitantes

La morphogenèse de la pousse annuelle des sapins se décompose en 2 phases : l'initiation des primordia foliaires à l'intérieur du méristème apical au sein du bourgeon terminal,

phénomène qui se produit au cours de l'année précédant la pousse, et l'allongement de ce méristème apical pendant l'année de croissance. Ces 2 phases sont de durée et d'intensité très différentes selon les espèces et les années ; elles sont séparées par la phase de repos hivernal. La croissance en hauteur est donc la résultante du nombre de primordia formés pendant l'année précédente et de l'allongement de la distance entre ces primordia, on parle aussi d'entre-nœuds, au cours de l'année de croissance. De manière chronologique, le méristème apical commence à fonctionner au cours de la période de croissance en hauteur et le nombre de primordia formés augmentent progressivement jusqu'au moment où la croissance en hauteur est terminée et où le bourgeon terminal atteint sa taille définitive et sa couleur brune. Selon les années la taille du bourgeon terminal est définitive dès le mois de juillet mais si les conditions climatiques sont favorables sa croissance peut se poursuivre jusqu'à la fin de l'été. De toutes manières, le nombre définitif de primordia foliaires, donc le nombre d'aiguilles l'année suivante, est prédéterminé avant la fin de la saison de végétation. Lors du débourrement, l'année suivante, commence l'allongement des entre-nœuds à la manière d'une antenne télescopique en commençant par les éléments du bas qui se "déploient" relativement peu parce que la température est encore basse, puis par les éléments intermédiaires et les éléments du haut qui s'allongent d'autant plus que les conditions climatiques sont favorables.

## Approche dendroclimatologique

La dendroclimatologie, avec les méthodes qui lui sont propres, est l'instrument approprié pour étudier les relations climat - croissance à l'échelle inter-annuelle. Cette méthodologie a été appliquée au cas des sapins méditerranéens dans une plantation comparative d'espèces et de provenances de sapins (VALLAURI, 1992). Cette plantation fait partie du dispositif INRA d'amélioration des sapins méditerranéens. Elle a été installée à la Livi-

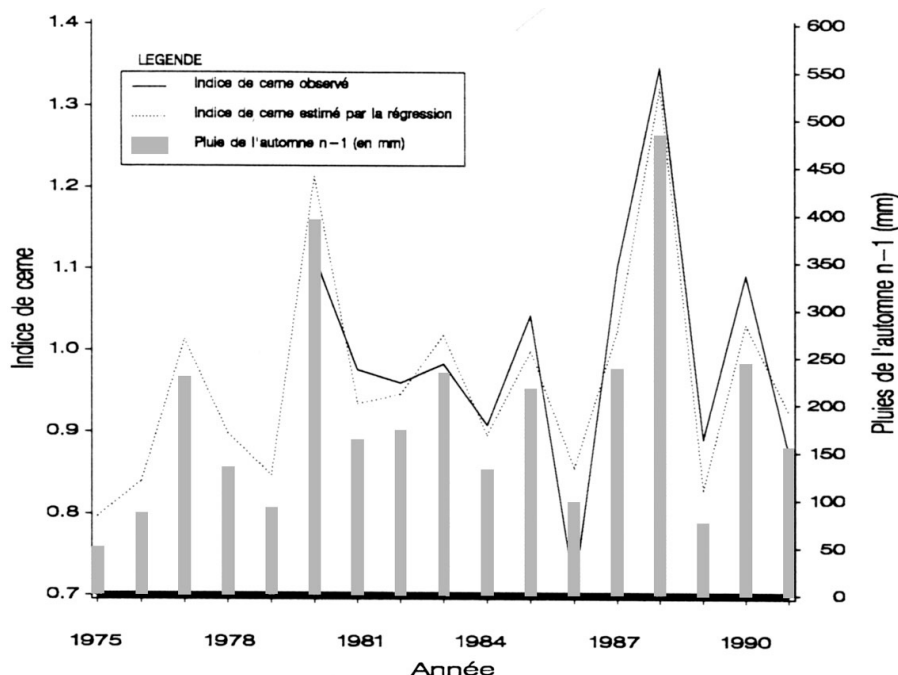


Fig. 6 : Evolution comparée des indices standards de cernes annuels observés et des précipitations de l'automne précédant l'année de croissance : cas de la provenance KOLO de *A. cephalonica* et des données météorologiques de Beaufort (34). La régression linéaire entre ces 2 variables pour la période 1980-91 explique 81 % de la variation totale. On a représenté en pointillés les indices de cernes estimés d'après la droite de régression.

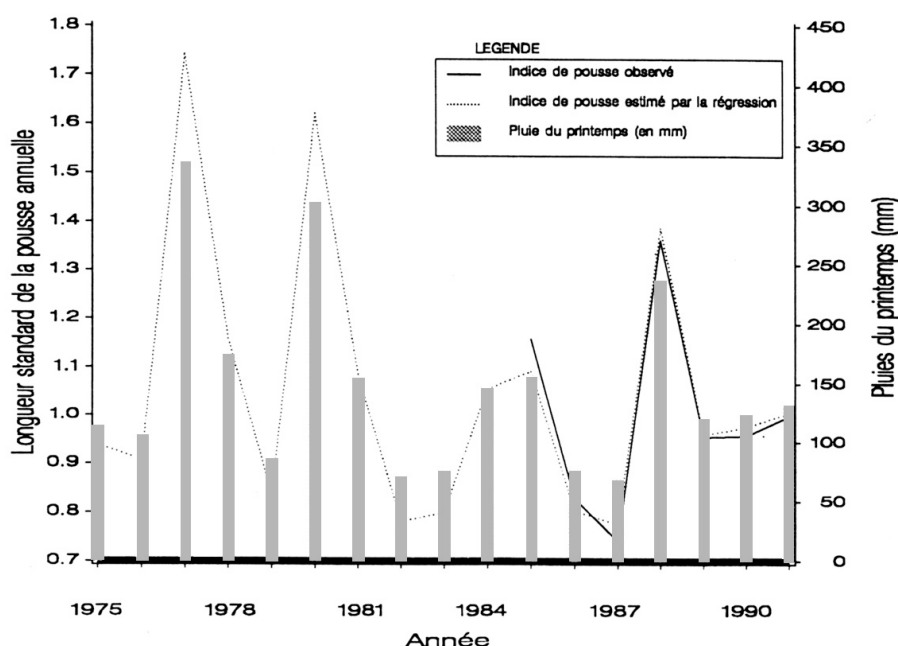


Fig. 7 : Evolution comparée des indices standards de longueur totale de pousse annuelle et des précipitations du printemps : cas de la provenance PRIL de *A. cephalonica* et des données météorologiques de Beaufort (34). La régression linéaire entre ces 2 variables pour la période 1985-91 explique 97 % de la variation totale. On a représenté en pointillés les indices de pousse en hauteur estimés d'après la droite de régression.

l'aire naturelle de l'espèce en Grèce. *Cedrus atlantica* a été choisi à titre de comparaison.

Pour chaque provenance, 20 arbres dominants ont été choisis et abattus. Les observations et analyses ont porté sur la croissance radiale annuelle au cours des 15 dernières années, mesurée sur 4 rayons d'une rondelle prélevée à 50 cm du sol, et sur la croissance en hauteur pendant la même période. Pour 4 provenances, une par espèce de sapins, on a analysé de manière fine la croissance en hauteur au cours des 10 dernières années en comptant le nombre d'entre nœuds sur la pousse annuelle et la longueur moyenne des entre-nœuds. Les données climatiques ont été recueillies dans 6 stations météorologiques voisines de la plantation.

Pour l'analyse dendroclimatologique, les données ont synchronisées, d'abord entre les 4 rayons d'un même arbre, puis entre les arbres d'une même provenance. Ensuite elles ont été standardisées en calculant des indices de cernes dont le but est de supprimer les variations d'origine non climatique. On obtient ainsi des séries standardisées pour les différentes variables étudiées. Les figures 4 et 5 donnent des exemples de séries standard pour la croissance radiale et la croissance en hauteur.

L'étape suivante consiste à rechercher les relations statistiques existant entre ces variables et les données climatiques mensuelles, saisonnières ou annuelles de température et pluviométrie de l'année de croissance et de l'année précédant la croissance. On a donc effectué systématiquement toutes les régressions linéaires entre la croissance et les facteurs climatiques et on a gardé les corrélations statistiquement significatives (seuil de 5 %) qui, dans le cas de notre dispositif expérimental, expliquent plus de 50 % de la variabilité constatée. A titre d'exemples on a représenté les relations entre les séries d'indices de cerne et les pluies de l'automne précédant l'année de croissance (Cf. Fig. 6) ainsi que les relations entre les séries standard de longueur de pousse et les pluies du printemps de l'année de croissance (Cf. Fig. 7). La synthèse de tous les résultats obtenus fait l'objet du chapitre suivant.

nière (Minervois) en 1970. Nous avons choisi d'étudier 4 espèces : *Abies bornmülleriana*, *A. cephalonica*,

*A. concolor* et *A. nordmanniana*. Le sapin de Céphalonie est représenté par 11 provenances réparties dans toute

## Relations entre croissance et facteurs du climat

La croissance radiale des sapins et du cèdre est fortement influencée par les précipitations de l'automne précédant la formation du cerne (octobre, novembre et décembre) et aussi, mais à un degré moindre, par les pluies contemporaines de la croissance. Il y a peu de différences entre les 2 types d'espèces, le cèdre apparaissant cependant moins lié aux précipitations de l'automne précédent et davantage aux précipitations de l'ensemble de l'année de croissance.

La pousse annuelle en hauteur des sapins et du cèdre est fortement stimulée par les précipitations du printemps (avril, mai et juin) pendant lequel a lieu l'allongement et, à un degré moindre, par les précipitations de l'automne précédent. Les précipitations de juin jouent un rôle tout particulier, l'allongement en hauteur se poursuivant plus longtemps si la fin du printemps est bien arrosée.

Le nombre d'entre-nœuds, qui exprime, chez les sapins, l'activité du méristème apical au cours de l'année précédant la pousse en hauteur, présente une amplitude de variation annuelle assez faible et est davantage

corrélé aux variables thermiques qu'aux variables pluviométriques. Les températures de la fin de l'hiver et du printemps de l'année précédente, donc contemporaines de l'élaboration des primordia foliaires, ont l'effet le plus positif sur le nombre d'entre-nœuds. Chez le cèdre de l'Atlas, espèce monocyclique à croissance longue, l'ébauche de la pousse annuelle n'est pas entièrement contenue dans le bourgeon hivernal et une partie de la pousse dépend exclusivement des conditions climatiques de la période de croissance qui, répétons-le, peut se prolonger pendant les périodes estivales et automnales. De ce fait il n'y a pas de liaisons simples entre le nombre d'entre-nœuds et les conditions climatiques.

L'allongement des entre-nœuds est lié, chez les sapins, aux précipitations de l'automne précédent, de la même manière que la pousse totale. On note cependant l'effet positif des températures du début du printemps qui favorisent l'allongement des entre-nœuds.

La mise en évidence des périodes et des paramètres climatiques qui favorisent ou diminuent la croissance des sapins et du cèdre permet de déterminer les phases critiques. Ceci ne veut pas dire que les précipitations et les températures des autres périodes n'ont pas d'intérêt mais qu'elles sont suffi-

samment régulières d'une année à l'autre pour ne pas être liées directement à la croissance. Il faut noter l'importance des conditions climatiques, particulièrement les précipitations qui ont lieu pendant les phases automnales et hivernales et qui contribuent à la reconstitution de la réserve en eau des sols. Les irrégularités normales du climat méditerranéen ont donc bien une importance capitale pour la croissance des sapins; des différences considérables peuvent être constatées d'une année à l'autre. La prise en compte de 2 années successives, particulièrement pour la croissance en hauteur, permet de compenser ou, au contraire, d'exacerber l'effet des irrégularités climatiques.

## Réponse et adaptation à la sécheresse

Bien que considérés généralement comme résistants à la sécheresse, les sapins méditerranéens montrent une large gamme de réactions au stress hydrique estival. En particulier leurs fonctions physiologiques majeures : photosynthèse et transpiration sont affectées différemment par les stress hydriques qu'ils soient d'origine édaphique (dessèchement du sol) ou atmosphérique (faible humidité de l'air). Les recherches en écophysiologie permettent de mieux comprendre ces différences de comportement et de mettre en évidence les particularités de chaque espèce (DUCREY, 1988).

## Potentiel de base critique

L'étude du potentiel hydrique <sup>(2)</sup> - c'est-à-dire la "force" avec laquelle l'eau est retenue à l'intérieur des cellules, notamment grâce au contenu vacuolaire riche en composés osmotiques - nous livre un certain nombre d'enseignements. Tout d'abord le potentiel hydrique varie au cours de la journée entre un potentiel de base, atteint en fin de nuit et un potentiel minimum généralement très négatif en

Espèce	Potentiel de base critique (MPa)	Lieu	Auteurs
<i>Pinus nigra</i>	-1.55	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>P. nigra ssp nigricans</i>	-1.65	La Gardiole (83)	Braesco
<i>P. nigra ssp laricio</i>	-1.7	La Gardiole (83)	Braesco
<i>Pinus silvestris</i>	-1.6	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Pinus uncinata</i>	-1.65	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Pinus pinaster</i>	-1.7	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Abies alba</i>	-1.8	Le Treps (83)	Ducrey
<i>Abies concolor</i>	-2.1	Le Treps (83)	Ducrey
<i>Abies cephalonica</i>	-2.1	Le Treps (83)	Ducrey
<i>Cedrus atlantica</i>	-2.9	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Cedrus atlantica</i>	-3.05	La Gardiole (83)	Braesco
<i>Cedrus atlantica</i>	-2.9	Les Blaconnes (83)	Braesco
<i>Quercus pubescens</i>	-3.0	La Gardiole (83)	Braesco
<i>Quercus pubescens</i>	-3.3	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Quercus ilex</i>	-3.4	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Acer opalifolium</i>	-3.4	Ventoux (84)	Aussenac/Valette
<i>Buxus sempervirens</i>	-4.2	Ventoux (84)	Aussenac/Valette

Tab. I : Potentiel de base critique de quelques espèces forestières méditerranéennes

milieu de journée. En période de stress hydrique, potentiel de base et potentiel minimum diminuent simultanément mais la différence entre ces 2 valeurs diminue aussi et quand cette différence devient inférieure à 0.4 MPa on estime que l'activité physiologique est pratiquement arrêtée et que le potentiel de base critique est atteint.

Le potentiel de base critique de plusieurs espèces de sapins a été indiqué dans le tableau 1 et comparé à celui d'autres espèces de la région méditerranéenne. Il est de l'ordre de -2 MPa pour les 3 sapins étudiés : *A. alba*, *A. cephalonica* et *A. concolor*. Les sapins se différencient nettement des pins qui ont un potentiel de base critique voisin de -1.6 MPa et des autres espèces telles que le cèdre de l'Atlas et les chênes méditerranéens qui ont un potentiel de base critique inférieur à -3 MPa. Les pins appartiennent au groupe des espèces qui évitent la sécheresse et qui ferment leurs stomates dès que les conditions hydriques deviennent limitantes. Les cèdres et les chênes appartiennent aux espèces qui tolèrent la sécheresse et qui maintiennent leur activité physiologique pour des potentiels hydriques très négatifs. Les sapins méditerranéens ont un comportement intermédiaire entre ces 2 groupes d'espèces.

## Composantes du potentiel hydrique total

Les composantes du potentiel hydrique total <sup>(3)</sup> nous livrent des informations complémentaires. Les potentiels osmotiques à pleine turgescence ou à turgescence nulle, qui renseignent entre autres sur la quantité de soluté osmotique contenu dans les vacuoles, indiquent la capacité de la plante à absorber l'eau du sol à des potentiels très négatifs en raison du gradient de potentiel hydrique existant dans le continuum sol-arbre-atmosphère. Il y a par ailleurs une analogie entre le potentiel osmotique à turgescence nulle et le potentiel de base critique, la turgescence étant une condition indispensable au fonctionnement physiologique des cellules. Très souvent le potentiel de base critique est plus négatif que le potentiel osmo-



**Photo : Dégâts dus aux gelées tardives sur de jeunes plants de sapin de Céphalonie, pousses latérales et terminales gelées.**

Photo M. DUCREY - INRA Avignon

2.- Le potentiel hydrique d'un végétal peut être défini comme le travail à fournir à l'eau contenue dans un végétal pour la faire passer de l'état dans lequel elle se trouve jusqu'à l'état d'eau libre et pure. De ce fait le potentiel hydrique est toujours négatif ou nul et est d'autant plus négatif que l'eau est davantage retenue dans le végétal, notamment en cas de stress hydrique. On peut le mesurer facilement grâce à la "chambre à pression" de Scholander. La méthode consiste à enfermer un rameau dans cette chambre, l'extrémité coupée restant à l'air libre. On augmente régulièrement la pression dans l'enceinte, jusqu'à l'apparition d'eau au niveau de la section. A ce moment-là, la pression appliquée vient exactement compenser le potentiel hydrique et c'est pour cela que l'eau apparaît à l'état libre au niveau de la section. Le potentiel hydrique est mesuré en termes de pression et on l'exprime en mégapascals

3.- Le potentiel hydrique d'une cellule et par extension d'une feuille ou d'un rameau est la somme de différents potentiels et s'exprime par la relation :

$$\Psi_t = \Psi_p + \Psi_p + \Psi_h + \Psi_m$$

$\Psi_t$  : potentiel hydrique total

$\Psi_p$  : potentiel osmotique dépendant de la concentration de la vacuole en solutés osmotiques ; il est toujours négatif et devient nul dans le cas de l'eau pure.

$\Psi_p$  : potentiel de turgescence, appelé encore potentiel de pression lié à la pression exercée par les parois cellulaires sur le contenu de la vacuole ; il est positif et tend vers zéro quand on s'approche de la pleine turgescence.

$\Psi_h$  : potentiel hydrostatique dépendant de la hauteur de l'organe étudié au dessus du niveau de référence (le sol) ; il est en général négligé car il ne prend des valeurs significatives que dans le cas des rameaux situés au sommet des grands arbres.

$\Psi_m$  : potentiel matriciel dépendant des interactions entre molécules d'eau et parois cellulaires ; il est dans la pratique indissociable du potentiel osmotique et du potentiel de turgescence.

Le suivi de la variation du potentiel hydrique et de la teneur en eau relative lors du dessèchement à l'air libre d'un rameau coupé permet de calculer des paramètres caractéristiques du végétal à savoir :

- le potentiel osmotique à pleine turgescence
- le potentiel osmotique à turgescence nulle
- la teneur en eau relative à turgescence nulle
- la fraction d'eau symplasmique, c'est-à-dire la proportion d'eau contenue dans les vacuoles par rapport à l'ensemble de l'eau contenue dans le végétal
- le module d'élasticité volumique qui est le rapport entre la variation de potentiel de turgescence et la variation de teneur en eau relative correspondante ; il mesure la plus ou moins grande rigidité des parois cellulaires.



tique à turgescence nulle en raison des ajustements osmotiques qui se produisent au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique. La teneur en eau relative au moment de la perte de turgescence est un autre paramètre important à considérer. En effet, il traduit la quantité maximale d'eau que perd la plante en atteignant la perte de turgescence. Certaines espèces tolèrent ainsi de perdre plus ou moins d'eau au cours d'une sécheresse alors que d'autres ont un meilleur contrôle stomatique et ferment leurs stomates pour éviter une déshydratation de leurs tissus. Les espèces qui conservent l'eau

de leurs tissus ont en général un fort module d'élasticité volumique qui se traduit par une grande rigidité des parois cellulaires. A l'opposé, les espèces qui tolèrent une forte déshydratation de leurs cellules (ou qui sont incapables de l'empêcher) ont un faible module d'élasticité volumique qui se traduit par une grande plasticité des parois cellulaires.

Le tableau II donne les valeurs de ces différents paramètres pour quelques espèces forestières méditerranéennes. Les espèces qui évitent la sécheresse telles le pin d'Alep ou le pin noir d'Autriche ont des potentiels

osmotiques à pleine turgescence de l'ordre de -1.3 MPa et à turgescence nulle de l'ordre de -2.0 MPa. Les espèces qui tolèrent la sécheresse ont des potentiels osmotiques à pleine turgescence de l'ordre de -2.5 MPa et à turgescence nulle de l'ordre de -3.5 MPa. Le sapin de Céphalonie a des valeurs qui sont respectivement -1.73 et -2.42 MPa, du même ordre de grandeur que le cyprès vert, intermédiaires entre les espèces évitantes et les espèces tolérantes. Les valeurs de teneur en eau relative au moment de la perte de turgescence (82 %) indiquent que le sapin de Céphalonie est une

Espèces	Potentiel osmotique à pleine turgescence (MPa)	Potentiel osmotique à turgescence nulle (MPa)	Teneur en eau relative à turgescence nulle	Module d'élasticité volumique à pleine turgescence (MPa)	Fraction d'eau symplasmique	Auteurs
<i>Pinus halepensis</i>	- 1.35	- 1.87	0.84	9.68	-	Horeau 1993
<i>Pinus nigra</i>	- 1.30	- 2.20	-	-	-	Guyon 1987
<b><i>Abies cephalonica</i></b>	<b>- 1.73</b>	<b>- 2.42</b>	<b>0.82</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>Ducrey 1990</b>
<i>Cupressus sempervirens</i>	- 1.80	- 2.65	0.78	8.90	0.71	Orazio 1994
<i>Quercus pubescens</i>	- 2.14	- 2.81	0.81	25.5	0.78	Dreyer et al 1990
<i>Cedrus atlantica</i>	- 2.45	- 3.01	0.85	23.65	0.83	Wietzke 1996
<i>Quercus ilex</i>	- 2.74	- 4.14	0.76	21.5	0.68	Dreyer et al 1990

Tab. II : Composantes du potentiel hydrique total de quelques espèces forestières méditerranéennes

Espèces	Potentiel hydrique (MPa)		Teneur en eau relative	Degrés de résistance à la dessiccation	Interprétation écologique
	Début de contrôle de la transpiration	Blocage de la transpiration			
<i>Abies alba</i>	-1,8	-4,0	80,0	0	Adapté aux stations bien alimentées en eau, craint la sécheresse
<i>A. nordmanniana</i>	-0,9	-3,0	78,2	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>A. marocana</i>	-1,4	-2,7	79,6	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>A. pinsapo</i>	-1,0	-2,8	77,4	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>A. grandis</i>	-1,1	-2,5	78,6	2	Adapté aux stations bien alimentées en eau, mais résiste à la sécheresse
<i>A. numidica</i>	-1,2	-2,4	78,2	2	Adapté aux stations bien alimentées en eau, mais résiste à la sécheresse
<i>A. cilicica</i>	-0,8	-2,6	70,2	3	Adapté à la sécheresse
<i>A. concolor</i>	-0,8	-2,6	75,4	3	Adapté à la sécheresse
<i>A. cephalonica</i>	-0,8	-2,4	64,2	3	Adapté aux sécheresses fréquentes et fortes

Tab. III : Classement de quelques espèces de sapins d'après leur résistance à la dessiccation (d'après Aussenac, 1980)

Espèces	Potentiel de base (MPa)
<i>Abies alba</i>	-1.8
<i>Abies bornmülleriana</i>	-2.0
<i>Abies concolor</i>	-2.0
<i>Abies nordmanniana</i>	-2.0
<i>Abies cephalonica</i>	-2.5
( <i>Picea abies</i> )	-2.5
<i>Cedrus deodara</i>	-3.0
( <i>Pseudotsuga menziesii</i> )	-3.5
<i>Quercus pubescens</i>	-4.0
<i>Quercus cerris</i>	-4.0
<i>Quercus ilex</i>	-4.5
<i>Cedrus brevifolia</i>	-5.0
<i>Cedrus atlantica</i>	-5.5
<i>Cedrus libani</i>	-5.5

**Tab. IV : Potentiel hydrique de base et arrêt de l'activité photosynthétique de quelques espèces forestières méditerranéennes**

espèce qui évite la déshydratation de ses tissus et qui de ce fait aura un contrôle stomatique relativement précoce.

## Tolérance à la dessiccation

La tolérance à la dessiccation a été étudiée sur différentes espèces de sapins (AUSSENAC, 1980) en laissant dessécher à l'air libre des rameaux de sapins et en mesurant régulièrement leur potentiel hydrique et leur poids. Ceci permet de déterminer les potentiels hydriques correspondant au début du contrôle stomatique de la transpiration et à la fermeture complète des stomates (Cf. Tab. III). *Abies alba* contrôle très tardivement sa transpiration (-1.8 MPa) et ferme encore plus tardivement ses stomates; c'est une espèce adaptée aux stations bien alimentées en eau et craignant la sécheresse. A l'opposé, *A. cilicica*, *A. concolor* et *A. cephalonica* contrôlent très tôt leur transpiration, dès -0.8 MPa et ont leurs stomates fermés vers -2.5 MPa. Ce sont des espèces bien adaptées à la sécheresse mais qui tolèrent cependant une forte déshydratation de leurs tissus foliaires (voir les valeurs de teneur en eau relative au moment du blocage de la transpira-

Espèces	Efficacité de la régulation des pertes d'eau	Capacité à maintenir un taux élevé de photosynthèse	Economie de l'eau
<i>Abies alba</i>	0	0	0
<i>Pseudotsuga macrocarpa</i>	0	1-2	0-1
<i>Abies nordmanniana</i>	1-2	0	1
<i>Abies cephalonica</i>	2	0-1	1-2
<i>Cedrus atlantica</i>	1	2-3	1-2
<i>Abies numidica</i>	2	0	3
<i>Abies marocana</i>	1-2	1-2	3
<i>Pinus pinea</i>	3	3	3

Classement des espèces de 0 à 3 par ordre croissant de réponse, d'après :

- l'efficacité de la régulation des pertes d'eau : composante de la capacité à éviter la déshydratation des tissus
- la capacité à maintenir un taux élevé d'assimilation photosynthétique : reflet de la tolérance de la plante vis-à-vis de la sécheresse
- l'économie de l'eau : optimisation des relations entre transpiration et assimilation nette de CO<sub>2</sub>

**Tab. V : Comparaison de la réponse à la sécheresse atmosphérique de différentes espèces forestières méditerranéennes (d'après Grieu et al., 1988)**

tion). Les autres sapins ont une situation intermédiaire mais sont globalement plus proches des sapins méditerranéens proprement-dits que du sapin pectiné.

## Activité photosynthétique et sécheresse édaphique

L'étude de l'activité photosynthétique au cours de sécheresses édaphiques expérimentales ou naturelles permet de déterminer les potentiels hydriques de base qui correspondent à l'arrêt de l'assimilation du gaz carbonique (Cf. Tab. IV). Le seuil de l'activité photosynthétique est de -1.8 MPa pour *Abies alba* et varie de -2.0 à -2.5 MPa pour *A. bornmülleriana*, *A. concolor*, *A. nordmanniana* et *A. cephalonica*. Les autres espèces méditerranéennes citées dans ce tableau montrent que les chênes et les cèdres arrêtent leur activité photosynthétique pour des potentiels de base beaucoup plus négatifs, de l'ordre de -4 à -5.5 MPa. Ces résultats sont conformes au comportement de type "évitement" des sapins méditerranéens face à la sécheresse alors que les chênes et les cèdres ont une stratégie de "tolérance" vis-à-vis de la sécheresse.

## Réponse à la sécheresse atmosphérique

Le climat méditerranéen est aussi caractérisé par une sécheresse atmosphérique se traduisant par un déficit de saturation de l'air très important, notamment en cas de fortes températures ou de vents très violents. Le tableau V synthétise la réponse à la sécheresse atmosphérique de différentes espèces de sapins méditerranéens et de quelques autres espèces adaptées au climat méditerranéen en prenant en compte : (i) l'efficacité de la régulation des pertes en eau qui est une composante de la capacité à éviter la déshydratation des tissus foliaires, (ii) la capacité à maintenir un taux élevé d'assimilation photosynthétique qui indique le niveau de tolérance vis-à-vis de la sécheresse, (iii) l'économie de l'eau qui indique le degré d'optimisation des relations entre la transpiration et la photosynthèse. L'espèce la moins adaptée à la sécheresse atmosphérique est *A. alba* qui contrôle très mal ses pertes en eau, qui arrête précocement son activité photosynthétique et qui "gaspille" l'eau dont elle dispose. A l'opposé une espèce telle que le pin parasol (*Pinus pinea*) est parfait-

tement adaptée à la sécheresse atmosphérique. Les sapins méditerranéens sont adaptés à des degrés divers en fonction de l'écologie de leur aire d'origine. C'est ainsi que *A. numidica* et *A. marocana*, originaires d'Afrique du Nord optimisent parfaitement leur consommation d'eau tandis que *A. cephalonica* et *A. nordmanniana* originaires de Grèce et du nord de la Turquie optimisent moins leur consommation d'eau.

## Synthèse des connaissances

Les sapins méditerranéens sont des conifères qui produisent un bois de qualité, à l'image de *A. alba* et peuvent donc servir de diversification aux côtés du cèdre de l'Atlas et remplacer avantageusement le pin noir d'Autriche dans de nombreuses situations. Les peuplements de sapins méditerranéens constituent des formations végétales stables qui protègent les sols et qui sont très résistantes aux incendies. Nous n'avons que peu d'informations sur leur régénération naturelle mais dans les aires d'origine elle est en général abondante ce qui permet d'appliquer une sylviculture de type jardiné. Dans les quelques introductions anciennes dans le sud de la France, la régénération naturelle est en général présente. Le sapin pectiné, dans ses peuplements les plus méridionaux, a une régénération en général très dynamique et il a même tendance à coloniser le sous-bois des chênaies pubescentes et des hêtraies dans des sites où il ne peut prospérer à l'état pur.

Les sapins méditerranéens sont, nous l'avons vu, globalement résistants à la sécheresse. Il existe en fait une large variété d'espèces et de provenances qui sont adaptées à un large éventail écologique. Des limitations à leur extension sont dues à leur relative sensibilité aux gelées printanières et aussi à des difficultés de reprise en plantation associées à une croissance juvénile en général très faible.

Le sapin de Céphalonie qui est l'espèce la mieux connue et la plus utilisable dans la région méditerranéenne est bien adaptée à la sécheresse

mais est aussi très sensible aux gelées printanières. Sa bonne adaptation à la sécheresse permet de l'utiliser à relativement basse altitude, disons à la limite entre chêne vert et chêne pubescent donc dans l'étage méso-méditerranéen. Cependant sa sensibilité aux gelées printanières fera souvent préférer des altitudes supérieures où le débourrement sera plus tardif et le risque de gelées réduit. On connaît beaucoup moins le comportement du sapin de Cilicie en plantation car il n'a été que très peu introduit même dans les plantations comparatives de l'INRA. Cependant on peut noter beaucoup d'analogies entre *A. cephalonica* et *A. cilicica* du point de vue de leur bonne résistance à la sécheresse et la précocité de leur débourrement. On peut donc penser qu'ils ont des places très voisines dans le sud de la France. Les potentialités de *A. cilicica* mériteraient d'être davantage étudiées.

Le sapin de Nordmann, surtout ses provenances les plus méditerranéennes, a davantage sa place dans l'étage méditerranéen montagnard ou même dans l'étage oro-méditerranéen où il pourra côtoyer les peuplements les plus méridionaux de sapin pectiné. C'est en effet une espèce encore bien adaptée à la sécheresse, mieux que *A. alba* en général, mais qui a cependant des exigences hydriques beaucoup plus fortes que *A. cephalonica*. C'est aussi une espèce à débourrement tardif, ce qui la met à l'abri des gelées tardives.

Les autres espèces de sapins sont beaucoup moins connues pour leur comportement dans le sud de la France. Les informations sur les conditions écologiques de leurs aires d'origine et sur leur comportement écophysologique permettent de les situer entre les 2 cas analysés ci-dessus. Des espèces telles que *A. pinsapo*, *A. marocana* et *A. numidica*, qui sont bien adaptées à la sécheresse sont à rapprocher du sapin de Céphalonie. Ce sont des espèces moins précoces que *A. cephalonica* et *A. cilicica* et elles devraient avoir moins de problèmes de gelées printanières. Les autres espèces telles que *A. borisii-regis*, *A. bornmülleriana* et *A. equitrojani* ont un comportement plus proche du sapin de Nordmann bien qu'elles soient a priori un peu plus

résistantes à la sécheresse. Pour toutes ces espèces, les informations sur l'écologie et l'écophysologie sont encore insuffisantes et des expérimentations supplémentaires s'avèrent indispensables, concurremment d'ailleurs à l'installation de plantations expérimentales nouvelles.

M.D.

## Bibliographie

- AUSSENAC G. 1970 - Gelées tardives et jeunes peuplements forestiers. Revue forestière française, XXII (4), 463-469.
- AUSSENAC G. 1980 - Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de dessiccation. Ann. Sci. Forest., 37 (3), 201-215.
- DEBAZAC E. F. 1964 - Manuel des conifères. ENGREF, Nancy, 172p.
- DEBAZAC E. F. 1967 - Nouvelles observations sur le débourrement et la croissance en longueur de quelques espèces de sapins. Revue forestière française, XIX (3), 183-190.
- DUCREY M. 1970 - Conditions climatiques et introduction du sapin pectiné (*Abies pectinata* D. C.) dans l'Arrière-Côte bourguignonne. Revue forestière française, XXII (6), 616-627.
- DUCREY M. 1988 - Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. Revue forestière française, XL (5), 359-370.
- FADY B. 1990 - Variabilité génétique du sapin de Grèce. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille III, 116p.
- GRIEU P., Aussenac G., Bouachrine J., Guehl J.M. 1988 - Optimisation des relations entre photosynthèse et transpiration chez quelques conifères méditerranéens soumis à une sécheresse édaphique. in : di Castri et al (Eds), Time scales and water stress - Proc. 5th Int. Conf. on Mediterranean Ecosystems, I.U.B.S., Paris, 599-607.
- QUÉZEL P. 1979 - La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. Forêt méditerranéenne, 1 (1) 7-18.
- VALLAURI D. 1992 - Analyse de l'influence des composantes climatiques sur la croissance caulinaire juvénile de quelques espèces de reboisement en région méditerranéenne française. Mémoire de DEA, Université Aix-Marseille III, 39p + annexes.

## Résumé

Les sapins méditerranéens sont originaires des montagnes du pourtour méditerranéen à bioclimats sub-humide, humide et même per-humide. Ils colonisent particulièrement les étages de végétation du méso-méditerranéen, du supra-méditerranéen et du méditerranéen montagnard. Ils sont de ce fait utilisables pour les reboisements dans les régions méditerranéennes de moyenne altitude. C'est le cas, pour la France méditerranéenne, des zones comprises entre 400 et 800 m d'altitude, d'avantage parfois selon les espèces et les conditions locales de milieu.

Introduits dans le Sud de la France, les sapins méditerranéens montrent une certaine sensibilité aux basses températures hivernales et aux gelées printanières. Il existe une grande variabilité dans le débourrement végétatif entre espèces et à un degré moindre entre les provenances de la même espèce. Les espèces et provenances les plus tardives sont plus à même d'échapper aux gelées printanières.

Bien que considérés généralement comme résistants à la sécheresse, les sapins méditerranéens montrent une large gamme de réactions au stress hydrique estival. En particulier leurs fonctions physiologiques majeures : photosynthèse et transpiration sont affectées différemment par les stress hydriques qu'ils soient d'origine édaphique (dessèchement du sol) ou atmosphérique (faible humidité de l'air). A un niveau plus général, l'accroissement en épaisseur et en hauteur des sapins est affecté par la température ainsi que par la quantité et par la répartition des précipitations au cours de l'année, facteurs qui agissent sur les déterminants physiologiques de la croissance.

L'objectif de cet exposé est de faire un bilan des connaissances dans ce domaine en utilisant les acquis de la littérature scientifique ainsi que les résultats des travaux de l'Unité de Recherches forestières méditerranéennes de l'INRA à Avignon. L'accent sera mis sur l'application de ces résultats au choix des espèces et des techniques de reboisement.

## Summary

**Eco - physiological aspects to the response and adaptation by Mediterranean firs to extremes of climate : springfrosts and summer drought**

Mediterranean firs originated in the mountains around the Mediterranean where the bioclimatic conditions are sub-humid, humid and even perhumid. In particular, they have colonised the meso-, supra- and mountainous Mediterranean vegetation zones. Consequently, they are suitable for afforesting mid-altitude Mediterranean areas. In the south of France, the relevant zones are between 400 - 800m., extendable sometimes according to species and local conditions.

The Mediterranean firs introduced into the south of France appear slightly sensitive to low winter temperatures and spring frosts. Bud break occurs at widely different periods, depending on a given species and, to a lesser degree, on its provenances. Species and provenances with the latest bud break are best suited to frost-prone sites.

While Mediterranean firs are generally held to be drought-resistant, they do show variations in their response to summer water shortage. The effect on their main physiological functions, photosynthesis and transpiration, differs according to whether the lack is edaphic (in the soil) or atmospheric (low level of humidity). More generally, increment in diameter and in height is affected by temperature as well as by rainfall distribution year-round, both factors having an effect on a fir's physiological growth regulators.

The purpose of this article is to give a rundown on the present state of knowledge in the field, referring to the scientific literature along with the results of the research of the INRA (French national agricultural research body) Mediterranean Forests Research Unit at Avignon. Emphasis is given to applying the results when choosing species and regeneration techniques.

## Riassunto

**Aspetti ecofisiologici della riposta e dell'adattamento degli abeti mediterranei agli estremi climatici : geli primaverili e siccità estiva**

Gli abeti mediterranei sono originari delle montagne dei dintorni mediterranei dai bioclima sub-umido, umido e anche per-umido. Colonizzano particolarmente i stadi di vegetazione del meso-mediterraneo, del sopra-mediterraneo e del mediterraneo montano. Sono utilizzabili di questo fatto per i rimboschimenti nelle regioni mediterranee di media altitudine. È il caso, per la Francia mediterranea, delle zone comprese tra 400 e 800 m di altitudine, qualche volta più alto secondo le specie e le condizioni locali dell'ambiente.

Introdotti nel sud della Francia, gli abeti mediterranei mostrano una certa sensibilità alle basse temperature d'inverno e ai geli primaverili. Esiste una grande variabilità nel germogliare vegetativo tra specie e in grado minore tra le provenienze della stessa specie. Le specie e provenienze più tardive sono più in grado di scapare ai geli primaverili.

Benche considerati generalmente come resistenti alla siccità, gli abeti mediterranei mostrano una gamma larga di reazioni allo stress idrico estivo. Segnalatamente le loro funzioni fisiologiche maggiori : fotosintesi e traspirazione sono colpite in modo diverso dagli stress idrici che siano di origine edafica (essicamento del suolo) o atmosferico (debole umidità dell'aria). A un livello più generale, la crescita in spessore e altezza degli abeti è colpita dalla quantità e dalla ripartizione delle precipitazioni nel corso dell'anno, fattori che agiscono sui determinanti fisiologici della crescita.

L'obbiettivo di questo esposto è di fare un bilancio delle conoscenze in questo campo utilizzando le esperienze della letteratura scientifica e anche i risultati dei lavori dell'unità di ricerche forestali mediterranee dell'INRA a Avignone. L'accento sarà messo sull'applicazione di questi risultati alla scelta delle specie e delle tecniche di rimboschimento.