

## Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de dessiccation

G. AUSSENAC

Station de Sylviculture et de Production, I.N.R.A.,  
Centre national de Recherches forestières,  
Champenoux, 54280 Seichamps

---

### Résumé

Les reboisements artificiels font souvent appel à des espèces dont la résistance à la sécheresse est encore mal connue ; c'est le cas des sapins et des pins noirs. Les plantations comparatives d'espèces ou de provenances permettent d'apporter des informations mais les résultats ne peuvent être obtenus qu'après plusieurs années. Pour essayer de préciser plus rapidement l'écophysiologie de quelques espèces de sapins et de sous-espèces de Pins noirs, leur comportement hydrique a été étudié à partir de rameaux coupés soumis à la dessiccation.

Les mesures effectuées ont permis d'analyser l'évolution de la transpiration et de l'état hydrique (turgescence relative, potentiel de sève). Les résultats obtenus mettent en évidence des différences de comportement entre espèces et sous-espèces vis-à-vis de la sécheresse. Parmi les sapins, *Abies alba* apparaît comme l'essence la moins résistante alors que par contre *Abies concolor* et *Abies cephalonica* sont mieux adaptés à des sécheresses fortes. Chez les Pins noirs on note une bonne adaptation à la sécheresse chez la sous-espèce *Clusiana* (provenances Cazorla et St-Guilhem) et une moins bonne adaptation chez la sous-espèce *Pallasiana* (provenance Crimée) et la sous-espèce *Laricio* (provenance Valdoniello).

Pour les espèces déjà utilisées en reboisement, il y a une bonne concordance entre ces résultats et les indications fournies par la pratique forestière. Pour les autres espèces et sous-espèces, les résultats obtenus ici permettent d'améliorer la connaissance de leur autoécologie et de préciser les conditions de leur utilisation en reboisement.

---

### 1. — Introduction

Les reboisements artificiels font souvent appel à des espèces dont le comportement écologique (par exemple la résistance à la sécheresse) est encore mal connu, c'est le cas des sapins et des pins noirs. En fait, l'utilisation de ces espèces a fait apparaître des différences notables de comportement liées à l'origine géographique des graines. Ces différences peuvent être étudiées à partir d'expérience de comparaisons d'espèces et de provenances. Mais les résultats de telles expérimentations ne peuvent être obtenus qu'après plusieurs années. Or, les résultats de plusieurs études (Larcher, 1960 ; Jarvis et Jarvis, 1963 ; Oppenheimer, 1962, 1963, 1968 ; Quraishi et Kramer, 1969 ; Heth et Kramer, 1975 ; Aussenac et Granier, 1978) ont montré que, en condition de sécheresse, le contrôle de l'état hydrique des arbres variait avec les espèces. Il était donc intéressant d'essayer de différencier dès maintenant le comportement écophysiolo-

TABLEAU 1

Comportement des espèces étudiées vis-à-vis de la sécheresse  
 D'après H. Perrin, 1963 ; J. Pourtet, 1964 et E. F. Debazac, 1964  
 Drought behaviour of the species investigated

Espèces	Résistance à la sécheresse	Observations
<i>Abies alba</i> L.	Peu résistant Demande une pluviosité élevée Demande une forte hygrométrie de l'air	Moyennes montagnes en Europe Centrale et Méridionale. Arbre pouvant atteindre 45 m de hauteur
<i>Abies cephalonica</i> Loud.	Résistant	Montagne de Grèce Arbre pouvant atteindre 30 m de hauteur Utilisé en reboisement en région méditerranéenne
<i>Abies cilicica</i> Carrière	Résistant	Sud de l'Asie Mineure Arbre pouvant atteindre 35 m de hauteur Longévité réduite Peu utilisé en reboisement
<i>Abies nordmanniana</i> Spach.	Résistant	Caucase Occidental et Nord-Est de l'Asie Mineure Arbre pouvant atteindre 50 m de hauteur Utilisé en reboisement à basse altitude et en région méditerranéenne
<i>Abies numidica</i> de Lannoy.	Résistant	Massif des Babors en Algérie Arbre pouvant atteindre 25 m de hauteur Non utilisé en reboisement
<i>Abies marocana</i> Trabut	Résistant	Montagne du Rif (Maroc) Arbre pouvant atteindre 25 m de hauteur Espèce mal connue
<i>Abies pinsapo</i> Boissier	Très résistant	Montagnes de l'Espagne Méridionale Arbre pouvant atteindre 25 m de hauteur Non utilisé en reboisement
<i>Abies grandis</i> Lindl.	Bonne croissance sur sols frais Accepte une pluviosité moyenne et des étés secs	Régions côtières du Nord-Ouest des U.S.A. et du Canada Arbre pouvant atteindre 80 m de hauteur Utilisé en reboisement
<i>Abies concolor</i> Lindl.	Comportement peu connu Bonne croissance en conditions sèches dans les basses montagnes méditerranéennes	Sud des Montagnes Rocheuses (U.S.A.) Arbre pouvant atteindre 45 m de haut
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Clusiana</i>	Accepte une sécheresse très marquée Peu exigeant pour l'hygrométrie de l'air	Afrique du Nord, Espagne et Sud-Est de la France Arbre pouvant atteindre 25 m de hauteur
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Laricio</i>	Accepte des conditions sèches Assez exigeant pour l'hygrométrie de l'air	Etage montagnard en Corse Arbre pouvant atteindre 50 m de hauteur Utilisé en reboisement
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>laricio</i> var. <i>Calabrica</i>	Résistant Plus xérophile que <i>P. nigra</i> ssp. <i>Laricio</i> (Corse)	Sicile et Calabre
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Nigricans</i>	Résistant à la sécheresse de l'air et du sol	Regroupe ici plusieurs sous-espèces et variétés : Autriche, Balkans, Crimée. Arbre pouvant atteindre 40 m de hauteur

gique d'espèces et de provenances et de comparer les résultats obtenus avec les données fournies par la pratique forestière.

L'étude a été entreprise à partir de quelques espèces de sapins et de sous-espèces de pins noirs. En fait, en ce qui concerne la résistance à la sécheresse, peu de données existent. Le tableau 1 résume les informations disponibles à partir des publications de divers auteurs (Perrin, 1963 ; Debazac, 1964 ; Pourtet, 1964).

## 2. — Matériel et méthodes

Les différentes espèces de sapins et de sous-espèces de pins noirs pris en compte dans cette étude sont plantées dans l'arboretum d'Amance (altitude 250 m), près de Nancy (tabl. 2).

Pour les sapins, nous avons pris en considération essentiellement : les sapins méditerranéens qui ont des aires morcelées et dont on connaît pour certains la résistance à

TABLEAU 2

*Origine des espèces étudiées à l'Arboretum d'Amance*  
*Origin of species studied in the Arboretum of Amance*

Espèces	Age (ans)	Origine
<i>Abies alba</i> Miller	15	Ecouves II (Orne), France. Altitude : 400 m
<i>Abies cephalonica</i> Loud.	40	Kontos (Grèce)
<i>Abies cilicica</i> Carrière	22	Kisildag (Turquie). Altitude : 1 500 m
<i>Abies concolor</i> (Gord. et Glend) Lindl.	17	Blodgett-Otero (U.S.A.)
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.	17	Les Barres (Loiret, France)
<i>Abies marocana</i> Trabut	22	Rif (Maroc)
<i>Abies nordmanniana</i> Spach.	22	Ambrolawsky (Georgie, U.R.S.S.)
<i>Abies numidica</i> de Lannoy	22	Babors (Algérie). Altitude : 1 950 m
<i>Abies pinsapo</i> Boissier	43	Sierra de Ronda (Espagne)
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Clusiana</i> Clem.	17	Navahondona (Cazorla, Espagne)
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Clusiana</i> Clem.	17	St-Guilhem (Hérault, France). Altitude : 400 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Laricio</i> Poiret	17	Valdoniello (Corse, France). Altitude : 1 100 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Laricio</i> Poiret var. <i>calabrica</i>	17	Trenta Costa (Calabre, Italie). Altitude : 1 050 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Nigricans</i> Host var. <i>austriaca</i>	17	Autriche. Altitude : 400 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Nigricans</i> Host. var. <i>dalmatica</i>	17	Ile de Brac (Croatie, Yougoslavie). Altitude : 400 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Nigricans</i> Host.	17	Kustendil (Bulgarie). Altitude : 1 100 m
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Pallasiana</i> Lamb.	17	Crimée (U.R.S.S.)
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>Pallasiana</i> Lamb.	17	Celiker (Turquie). Altitude : 1 000 m

la sécheresse, le sapin pectiné (*Abies alba*) très sensible à la sécheresse et deux sapins de l'ouest américain (*Abies grandis* et *Abies concolor*) dont le comportement est encore imparfaitement connu. Les pins noirs constituent une espèce collective et occupent autour de la méditerranée une aire morcelée assez comparable à celle des sapins méditerranéens. Les différentes formes géographiques (Debazac, 1971) correspondant à des conditions bioclimatiques différentes recouvrent des écotypes plus ou moins résistants à la sécheresse. Le tableau 2 donne les caractéristiques des espèces étudiées.

Les travaux de Larcher (1960) sur *Quercus pubescens* et *Quercus ilex* et de Quraishi et Kramer (1970) sur *Eucalyptus* ont montré qu'il était possible de mettre en évidence des différences dans le contrôle des pertes en eau de ces espèces en utilisant des rameaux coupés. Par la suite, les études sur l'évolution du potentiel hydrique des arbres nous ont montré que, en condition de sécheresse, des différences notables existaient entre les espèces (Aussenac, Granier, 1978). Il nous a donc paru intéressant d'essayer de mettre en évidence des différences de comportement hydriques (transpiration et potentiel hydrique) des espèces en utilisant des rameaux coupés, car il s'agit d'une méthode relativement facile à mettre en œuvre.

Des rameaux (15) de l'année âgés de 6 mois ont été prélevés en fin de nuit sur un arbre (arbre moyen représentatif du peuplement) des différentes espèces. On sait que, à ce moment-là, le potentiel hydrique des arbres correspond au potentiel de base (Ritchie et Hinckley, 1975).

Après prélèvement, les rameaux ont été totalement immergés dans l'eau et mis à saturer pendant 2 h 30 min. Au bout de ce temps, on a estimé que les rameaux avaient atteint la pleine turgescence. Les travaux de Castky (1965) montrent en effet que, au-delà de 2 h 30 min, l'augmentation de turgescence relative est faible chez des feuilles adultes.

A pleine turgescence, les rameaux ont été placés sur un support installé dans un local où les conditions étaient les suivantes : température  $30\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1$ , éclairage 6 500 lux, l'humidité relative a diminué lentement de 65 p. 100 au début de l'expérimentation à 45 p. 100 à la fin (au bout de 7 h).

La perte d'eau par transpiration a été ensuite déterminée par des pesées périodiques de cinq rameaux. Au début, les pesées ont été faites toutes les 15 min environ, ensuite avec la baisse de la transpiration, la fréquence des pesées a diminué. Le potentiel de sève a été mesuré périodiquement à l'aide d'une chambre à pression (Aussenac et Chassagne, 1971).

Le début et la fin de fermeture des stomates (fermeture hydroactive) ont été déterminés à partir de la représentation graphique du logarithme de la turgescence relative en fonction du temps. Cette représentation permet de déterminer le moment où la diminution de la turgescence relative n'est plus linéaire (début de la fermeture des stomates) et le moment où cette diminution redevient linéaire (fin de la fermeture des stomates, transpiration uniquement cuticulaire).

### 3. — Résultats

#### 3.1. — *Sapins*

La transpiration (fig. 1) diminue avec le temps. On peut distinguer trois phases : une phase de décroissance rapide, indice d'une absence de régulation stomatique, puis

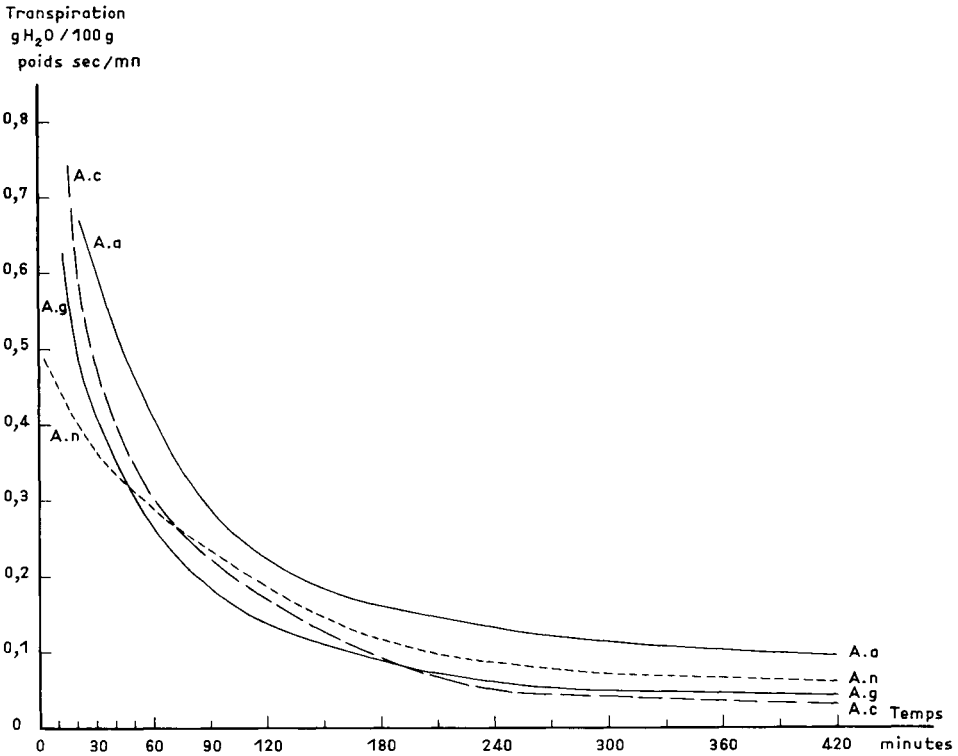


FIG. 1. — Exemple d'évolution de la transpiration avec le temps chez *Abies alba* (A. a.), *Abies nordmanniana* (A. n.), *Abies grandis* (A. g.) et *Abies cephalonica* (A. c.).

Variation of transpiration with time for *A. alba* (A. a.),  
*A. nordmanniana* (A. n.), *A. grandis* (A. g.) and *A. cephalonica* (A. c.).

une phase de freinage résultant de la fermeture des stomates et, enfin, une phase de transpiration faible lorsque les stomates sont « complètement » fermés, c'est ce que nous appelons la transpiration cuticulaire. Chez *Abies alba*, *Abies nordmanniana*, on note une diminution de cette dernière avec le temps. Chez les autres espèces étudiées, la transpiration cuticulaire est relativement constante avec le temps. Nous avons calculé la transpiration cuticulaire pour les différentes espèces (tabl. 3), cette phase n'est pas atteinte en même temps pour toutes les essences. Des différences significatives existent entre les espèces étudiées. En particulier, on remarque que *A. numidica*, *A. grandis* ont des transpirations cuticulaires faibles (0,04 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S./mn.) ; par contre, *A. alba* et *A. pinsapo* ont des transpirations cuticulaires beaucoup plus élevées (0,11 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S./mn.). De même, ce stade de la transpiration est atteint très rapidement (210 min) par *Abies numidica*, alors que *A. alba*, *A. pinsapo* ne l'atteignent que très tardivement (320 min). Il est intéressant de noter que *A. grandis* (270 min), *A. concolor* (270 min) et *A. nordmanniana* (260 min) ont une position intermédiaire.

Des différences importantes et significatives existent entre les transpirations cumulées depuis le début du dessèchement jusqu'au moment où on atteint la transpiration cuticulaire (tabl. 3). *A. numidica*, *A. cephalonica*, *A. cilicica* ont peu

TABLEAU 3

Potentiel de sève au moment du début et de la fin de la fermeture des stomates, temps mis pour atteindre la fin de la fermeture des stomates, turgescence relative, poids frais, transpiration cumulée et transpiration cuticulaire au moment de la fin de la fermeture des stomates

Sap pressure at the beginning ( $\psi_{S1}$ ) and the end ( $\psi_{S2}$ ) of stomatal closure ; time elapsed to reach the end of the stomatal closure ; relative water content ; fresh weight ; cumulated transpiration and cuticular transpiration at the end of stomatal closure

Espèces	$\psi_{S1}$ (bars) ( <sup>1</sup> )	$\psi_{S2}$ (bars) ( <sup>2</sup> )	Temps (min)	Turgescence relative (p. 100)	Poids frais (g/100 g P.S.)	Transpiration cumulée (g H <sub>2</sub> O/100 g P.S.)	Transpiration cuticulaire (g H <sub>2</sub> O/100 g P.S./mn.)
<i>Abies numidica</i> ....	— 12	— 24	210	80,0 ± 2,5	253,0 ± 6,7	41,8 ± 3,6	0,04 ± 0,02
<i>Abies cephalonica</i> ..	— 8	— 24	240	78,2 ± 0,8	246,4 ± 5,6	45,6 ± 3,5	0,05 ± 0,01
<i>Abies grandis</i> .....	— 11	— 25	270	79,6 ± 1,5	276,0 ± 9,0	50,2 ± 4,8	0,05 ± 0,02
<i>Abies cilicica</i> .....	— 8	— 26	240	77,4 ± 0,9	235,2 ± 3,4	46,0 ± 1,9	0,06 ± 0,01
<i>Abies concolor</i> ...	— 8	— 26	270	78,6 ± 2,9	290,2 ± 51,5	56,6 ± 10,6	0,08 ± 0,02
<i>Abies marocana</i> ...	— 14	— 27	240	78,2 ± 1,5	254,0 ± 9,6	48,4 ± 3,2	0,06 ± 0,01
<i>Abies pinsapo</i> .....	— 10	— 28	320	70,2 ± 1,1	248,0 ± 9,7	66,8 ± 1,9	0,11 ± 0,03
<i>Abies nordmanniana</i>	— 9	— 30	260	75,4 ± 1,7	235,8 ± 6,7	52,5 ± 2,6	0,08 ± 0,01
<i>Abies alba</i> .....	— 18	— 40	320	64,2 ± 3,0	205,6 ± 8,5	75,8 ± 7,4	0,11 ± 0,02

(<sup>1</sup>) Début de la fermeture des stomates.

(<sup>2</sup>) Fin de la fermeture des stomates.

transpiré respectivement, 41,8 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S., 45,6 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S. et 46,0 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S. ; par contre, *Abies alba* a transpiré beaucoup plus, 75,8 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S.

L'état hydrique des rameaux peut être apprécié par la turgescence relative, le poids frais et le potentiel de sève. On note que, au moment où la transpiration devient uniquement cuticulaire, le sapin pectiné présente une turgescence relative très faible (64,2 p. 100), alors que *A. grandis* et *A. numidica* ont des turgescences relatives beaucoup plus élevées (80,0 p. 100). On peut aussi remarquer que lorsque les arbres ont atteint ce stade, des différences notables existent entre les espèces. *A. concolor* et *A. grandis* présentent des teneurs en eau très élevées par rapport à *A. alba*.

La figure 2 représente l'évolution du potentiel de sève ( $\Psi_s$ ) en fonction du temps. Dans les conditions de l'expérience, il existe des différences notables selon les espèces (tabl. 3). Certaines présentent une diminution rapide du potentiel de sève, c'est le cas de *Abies alba*, *Abies marocana*, *Abies grandis*, *Abies numidica* ; par contre, *Abies cephalonica*, *Abies pinsapo* et *Abies concolor* ont un potentiel de sève qui baisse plus lentement. On peut noter que le potentiel de sève, pour certaines espèces, plafonne à des valeurs relativement élevées : *Abies numidica* — 24 bars, *Abies cephalonica* : — 24 bars, *Abies grandis* : — 25 bars. Au cours de la diminution, il existe un ralentissement important qui se situe entre — 22 et — 23 bars pour *Abies numidica*, *Abies cilicica* et *Abies marocana*, *Abies grandis*, *Abies concolor*. Chez les autres espèces, le phénomène est beaucoup moins net. La fin de la fermeture des stomates (début de la transpiration uniquement cuticulaire) est atteinte à des potentiels de sève très différents (tabl. 3). *Abies alba* se distingue alors nettement des autres espèces par un potentiel très bas (— 40 bars).

On peut noter un groupe constitué par *Abies cephalonica*, *Abies numidica* et *A. grandis* qui atteignent la transpiration uniquement cuticulaire pour des potentiels de -24 à -25 bars. *Abies nordmanniana* se situe dans une position intermédiaire.

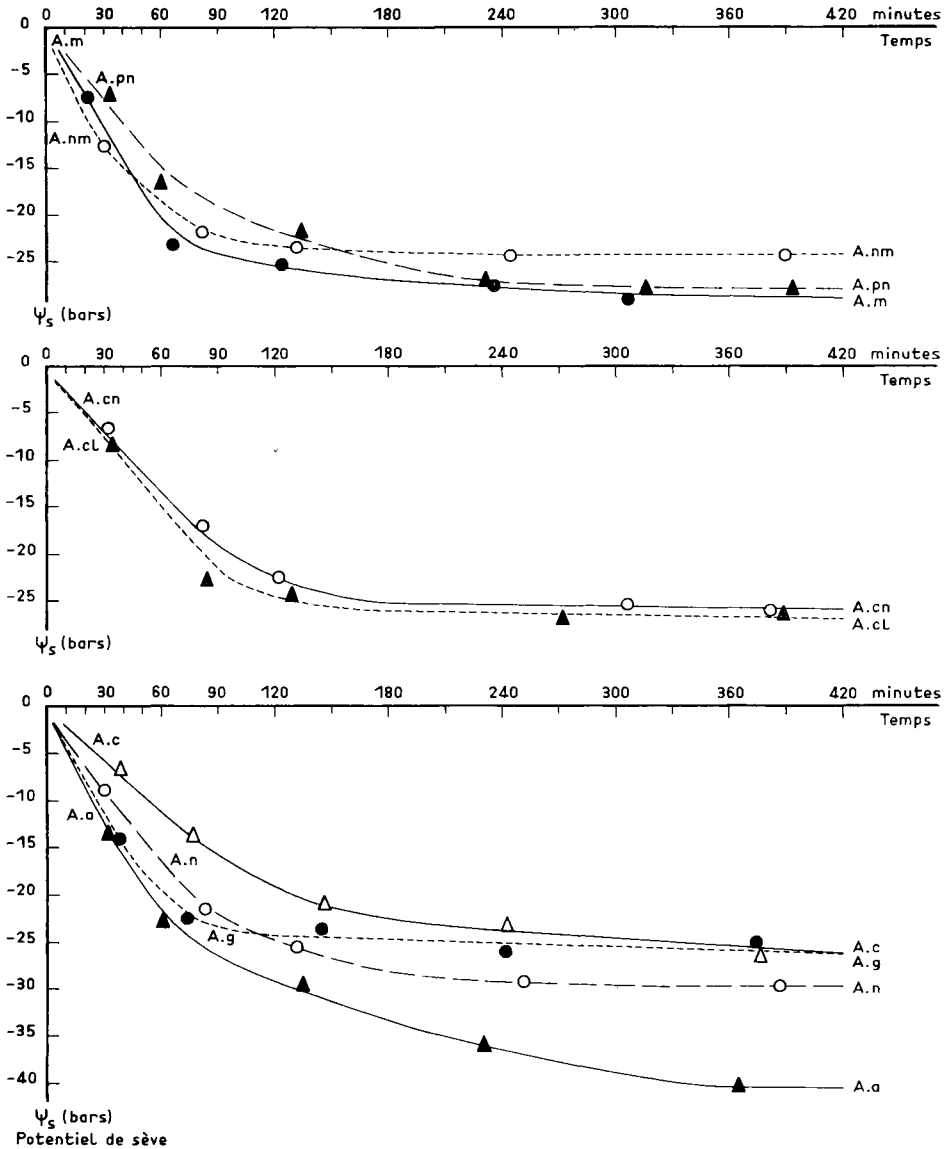


FIG. 2. — Evolution du potentiel de sève chez *Abies numidica* (A. nm), *Abies pinsapo* (A. pn.), *Abies marocana* (A. m.), *Abies concolor* (A. cn.), *Abies cilica* (A. cl.), *Abies cephalonica* (A. c.), *Abies grandis* (A. g.), *Abies nordmanniana* (A. n.) et *Abies alba* (A. a.).

Variation of the sap pressure in *A. numidica* (A. nm.), *A. pinsapo* (A. pn.), *A. marocana* (A. m.), *A. concolor* (A. ca.), *A. cilica* (A. cl.), *A. cephalonica* (A. c.), *A. grandis* (A. g.), *A. nordmanniana* (A. n.), and *A. alba* (A. a.).

## 3.2. — Les pins noirs

La transpiration cuticulaire chez les pins noirs étudiés est du même ordre de grandeur que chez les sapins (tabl. 4). On observe 0,02 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S./mn. chez *P. nigra* ssp. *Clusiana* (Cazorla) et 0,05 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S./mn. chez *P. nigra* ssp. *Pallasiana* (Crimée).

La fin de la fermeture des stomates est atteinte au bout de temps très différents (tabl. 4), 330 min chez la sous-espèce *clusiana* (St-Guilhem et Cazorla), contre 240 min chez les sous-espèces *pallasiana* (Turquie), *laricio* (Corse et Calabre).

TABLEAU 4

Potentiel de sève au moment du début et de la fin de la fermeture des stomates, temps mis pour atteindre la fin de la fermeture des stomates, turgescence relative, poids frais, transpiration cumulée et transpiration cuticulaire au moment de la fin de la fermeture des stomates

Sap pressure at the beginning ( $\psi_{s_1}$ ) and end ( $\psi_{s_2}$ ) of stomatal closure ; time elapsed to reach the end of stomatal closure ; relative water content ; fresh weight ; cumulated transpiration and cuticular transpiration at the end of stomatal closure

Espèces	$\psi_{s_1}$ (bars) ( <sup>1</sup> )	$\psi_{s_2}$ (bars) ( <sup>2</sup> )	Temps (min)	Turgescence relative (p. 100)	Poids frais (g/100 g (P.S.))	Transpiration cumulée (g H <sub>2</sub> O/100 g P.S.)	Transpiration cuticulaire (g H <sub>2</sub> O/100 g P.S./mn.)
<i>P. nigra</i> Croatie ..	— 10	— 18	280	77,6 ± 1,7	253,4 ± 2,5	45,8 ± 4,8	0,03 ± 0,02
<i>P. nigra</i> Cazorla ..	— 4	— 19	260	78,6 ± 0,6	289,8 ± 2,6	52,8 ± 2,2	0,02 ± 0,01
<i>P. nigra</i> Turquie ..	— 10	— 20	240	77,6 ± 1,3	269,0 ± 3,6	49,8 ± 3,7	0,05 ± 0,04
<i>P. nigra</i> St-Guilhem ..	— 4	— 21	330	76,4 ± 0,9	279,6 ± 10,1	58,2 ± 5,9	0,03 ± 0,01
<i>P. nigra</i> Autriche ..	— 14	— 23	250	73,6 ± 1,3	242,8 ± 9,2	53,4 ± 3,4	0,03 ± 0,01
<i>P. nigra</i> Trenta Costa ..	— 12	— 23	240	76,8 ± 0,8	280,0 ± 10,1	56,8 ± 4,8	0,04 ± 0,02
<i>P. nigra</i> Kustendil ..	— 9	— 24	300	74,8 ± 0,8	252,0 ± 2,5	53,2 ± 1,3	0,03 ± 0,01
<i>P. nigra</i> Valdoniello ..	— 14	— 24	240	75,0 ± 0,7	248,0 ± 5,7	52,8 ± 1,5	0,03 ± 0,02
<i>P. nigra</i> Crimée ...	— 8	— 27	240	70,4 ± 1,1	250,0 ± 2,6	65,6 ± 2,6	0,05 ± 0,02

(<sup>1</sup>) Début de fermeture des stomates.

(<sup>2</sup>) Fin de fermeture des stomates.

Les transpirations cumulées jusqu'au moment de la transpiration cuticulaire sont également différentes (tabl. 4). C'est la variété *dalmatica* (Croatie) qui a transpiré le moins (45,8 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S.) et la sous-espèce *pallasiana* (Crimée) qui a transpiré le plus (69,4 g H<sub>2</sub>O/100 g P.S.).

Au moment où la transpiration uniquement cuticulaire est atteinte, des différences de pourcentages de poids frais et de turgescence relative existent entre les sous-espèces et les variétés (tabl. 4). En particulier, on note que *Pinus nigra* ssp. *clusiana* (Cazorla) a le pourcentage de poids frais le plus élevé : 289,8 p. 100 contre 242,8 p. 100 à *Pinus nigra austriaca* (Autriche). Cazorla a par ailleurs une turgescence relative élevée : 78,4 p. 100, alors que Crimée et Autriche présentent des valeurs nettement plus faibles, respectivement 70,4 p. 100 et 73,6 p. 100.

La figure 3 représente l'évolution des potentiels de sève en fonction du temps. On remarque des comportements très différents. Certaines sous-espèces ou variétés présentent un déclin lent des potentiels de sève. C'est le cas de Cazorla et de St-Guilhem ;



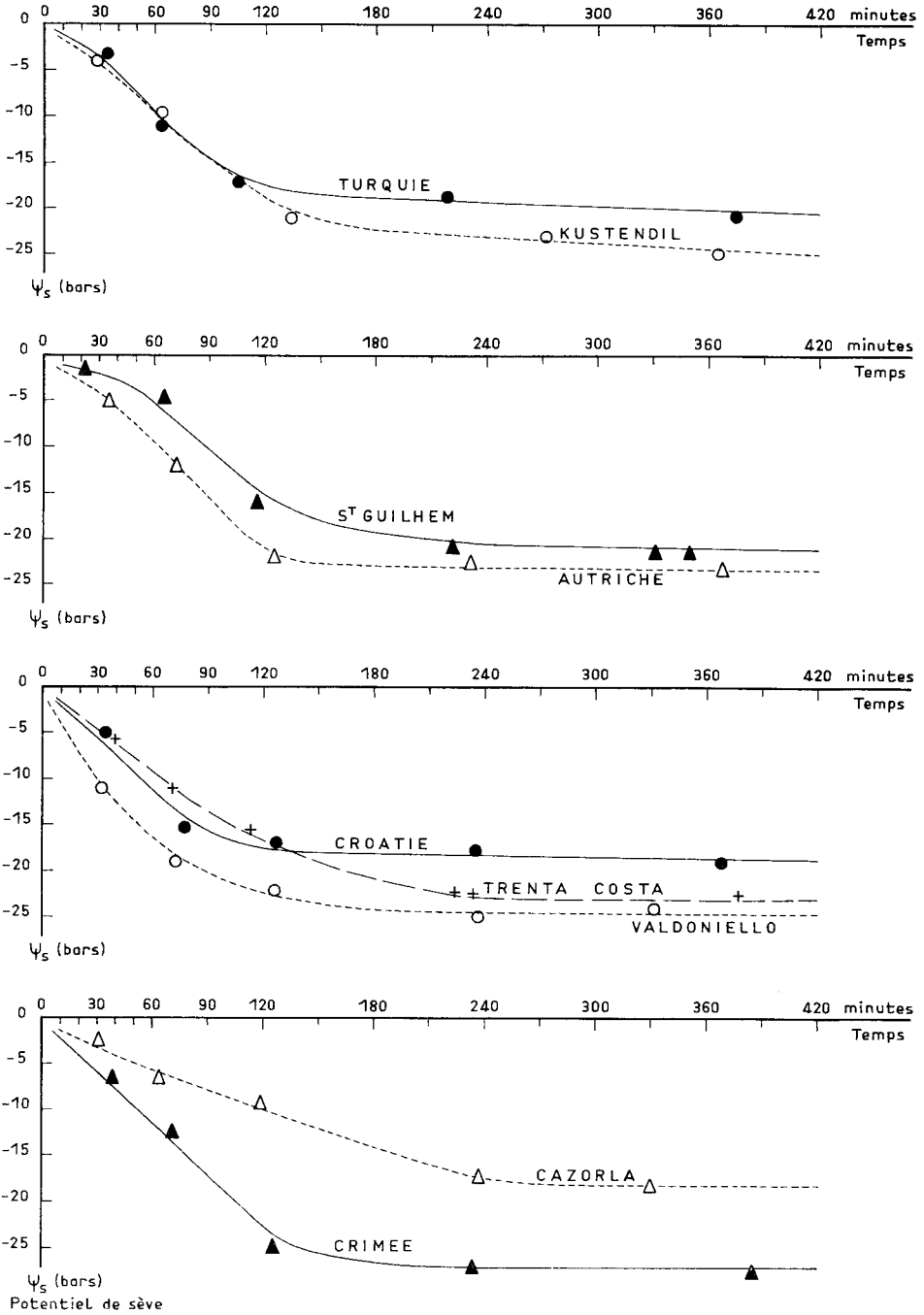


FIG. 3. — Evolution des potentiels de sève chez les Pins noirs.  
 Variation of the sap pressure in Austrian black pine.

d'autres au contraire, montrent une décroissance rapide : Valdoniello, Croatie, Turquie, Autriche. Avec le temps, on observe un fort ralentissement de la diminution des potentiels de sève.

La transpiration cuticulaire (fin de la fermeture des stomates) est atteinte pour des potentiels très différents (tabl. 4), Croatie et Cazorla ont des valeurs élevées : — 18 et — 19 bars, alors que Crimée se situe à une valeur nettement plus basse (— 27 bars). Valdoniello et Trenta Costà, les deux laricios, ont des valeurs intermédiaires : — 24 et — 23 bars.

#### 4. — Discussion et conclusion

Les résultats obtenus font apparaître chez les espèces étudiées des différences de comportement face à la dessiccation. Il est ainsi possible de les caractériser et d'essayer de les classer en fonction de leur résistance à la sécheresse. Au cours de l'expérimentation, l'humidité relative dans la chambre de mesure a diminué de 65 à 45 p. 100 en 7 h ; cette lente modification des conditions d'humidité de l'air peut apparaître quelque peu gênante pour l'interprétation des résultats obtenus ; en fait, compte tenu des temps mis pour atteindre la fin de fermeture des stomates, les espèces fermant très tardivement leurs stomates ont été influencées différemment. Si l'état hydrique de l'air était resté plus stable, ces espèces auraient fermé encore plus tardivement leurs stomates et on les aurait encore mieux distinguées des autres.

Chez les sapins, on note que *Abies alba* se distingue très nettement des autres par l'évolution des paramètres envisagés : transpiration, potentiel hydrique, turgescence relative et poids frais (en p. 100). Cette espèce se caractérise dans notre expérimentation par des pertes très rapides d'eau, conséquence d'une régulation stomatique tardive (début de la fermeture — 18 bars). Le potentiel hydrique des rameaux diminue très vite. La transpiration uniquement cuticulaire n'est atteinte que pour un potentiel très bas (— 40 bars). A ce moment-là, le poids frais et la turgescence relative sont très bas. La transpiration cuticulaire est aussi plus importante que chez les autres espèces. Ainsi, le sapin pectiné est dans notre expérimentation l'essence la moins résistante à la dessiccation. Incontestablement, il n'est pas adapté aux stations sèches.

*Abies nordmanniana* se distingue nettement des autres espèces du pourtour méditerranéen. Il se rapproche du sapin pectiné, mais avec un meilleur contrôle des pertes d'eau (début de la fermeture des stomates : — 9 bars). La transpiration uniquement cuticulaire est atteinte par des potentiels bas (— 30 bars). Pour le comportement à la sécheresse, on doit le considérer comme une espèce intermédiaire entre le sapin pectiné et les sapins méditerranéens.

*Abies marocana* montre un contrôle tardif de la transpiration (début de fermeture des stomates : — 14 bars), avec une fin de fermeture vers — 27 bars. La résistance à la dessiccation n'est pas très importante. Ce comportement peut surprendre, mais on ne doit pas oublier que cette espèce est originaire de Rif, qui est une zone à fortes précipitations.

*Abies pinsapo* est par certains aspects proche de *Abies alba*, alors que par d'autres il s'en distingue très nettement : en particulier le début de la fermeture des stomates intervient beaucoup plus tôt (— 10 bars) que chez le sapin pectiné ; mais par la suite, la régulation de la transpiration semble moins efficace car la fin de fermeture des sto-

mates intervient pour — 28 bars. A ce niveau, la teneur en eau des rameaux reste élevée (148 p. 100).

*Abies grandis* a une bonne résistance à la dessiccation. Le début de la fermeture des stomates se manifeste à — 11 bars et le blocage de la transpiration intervient à — 25 bars. Chez cette espèce, l'évolution du potentiel hydrique est voisine jusqu'à — 22 bars de celle constatée chez *Abies alba*. Mais alors que chez cette dernière le potentiel hydrique diminue fortement par la suite, chez *Abies grandis*, il y a un blocage à — 25 bars.

*Abies numidica* se caractérise par une bonne résistance à la dessiccation. Le blocage de la transpiration intervient à — 24 bars. Mais, la baisse du potentiel hydrique est très rapide jusqu'à — 22 bars, niveau où se produit un freinage important. Le début de la fermeture stomatique semble intervenir à — 12 bars. En ce qui concerne l'évolution de l'état hydrique des rameaux en phase de dessiccation, *Abies numidica* apparaît très voisin de *Abies grandis*.

*Abies cilicica* a un début de fermeture des stomates à — 8 bars, ce qui indique un contrôle précoce de la transpiration. La fin de fermeture se situe à — 26 bars. Cette espèce a donc une bonne résistance à la dessiccation.

*Abies concolor* montre un contrôle précoce de la transpiration (début de fermeture des stomates à — 8 bars) ; la fin de fermeture n'intervient qu'à — 26 bars. Cette espèce paraît mieux adaptée que *Abies grandis* à des stations à sécheresses fréquentes.

Chez *Abies cephalonica*, la baisse du potentiel hydrique est lente, résultat d'une régulation précoce de la transpiration : le début de fermeture des stomates se situe vers — 8 bars. La transpiration uniquement cuticulaire intervient à — 24 bars. Parmi les espèces de sapins étudiées, dans notre expérimentation, c'est celle qui est la mieux adaptée aux sécheresses fréquentes et fortes.

En ce qui concerne les potentiels hydriques atteints au moment de la transpiration uniquement cuticulaire, les valeurs obtenues pour *Abies grandis* sont très voisines de celles obtenues par Lopushinsky (1969). La turgescence relative à ce moment est aussi très voisine de celle obtenue par cet auteur (89,2 p. 100). Pour les autres espèces, il n'y a pas à notre connaissance de données bibliographiques.

Chez les pins noirs, nous avons pu aussi mettre en évidence des différences entre sous-espèces ou variétés. *Pinus nigra* ssp. *Pallasiana* (Crimée) a une transpiration très importante. Bien que le début de fermeture des stomates se produise à des potentiels forts (— 8 bars), le contrôle de la transpiration est réduit par la suite et le stade de blocage est atteint à — 27 bars. A ce niveau, la turgescence relative est faible. Cette sous-espèce n'est pas très résistante à la sécheresse.

Les laricios, *Pinus nigra* ssp. *Laricio* (Valdoniello) et *Pinus nigra* ssp. *Laricio* var. *Calabrica* (Trenta Costa), présentent des débuts de fermeture des stomates à des potentiels assez bas, respectivement — 14 et — 12 bars et la transpiration uniquement cuticulaire à — 24 et — 23 bars. Trenta Costa paraît avoir une résistance à la sécheresse plus importante que Valdoniello.

*Pinus nigra* ssp. *nigricans* (Autriche) montre un contrôle très tardif de la transpiration (— 14 bars), avec au moment (— 23 bars) où la transpiration uniquement cuticulaire est atteinte une teneur en eau des rameaux faible (142,8 p. 100). El Aouni (1976) note que la fermeture des stomates chez les pins noirs est d'autant plus précoce que les

aiguilles vieillissent. Sur le plan de la résistance à la dessiccation, cette sous-espèce paraît proche de *Valdoniello*.

*Pinus nigra* ssp. *nigricans* (Kustendil) est voisin de *P. nigra* ssp. *nigricans* (Autriche), mais avec un début de fermeture des stomates plus précoce (— 9 bars) et un meilleur état hydrique (teneur en eau 152 p. 100) au moment de la fin de fermeture des stomates.

*Pinus nigra* ssp. *pallasiana* (Turquie) se caractérise par un contrôle tardif, mais efficace, de la transpiration : début de fermeture des stomates : — 10 bars, transpiration uniquement cuticulaire à — 20 bars.

*Pinus nigra* ssp. *dalmatica* (Croatie) se distingue des autres sous-espèces par une transpiration totale et une transpiration cuticulaire faibles, par un contrôle tardif (— 10 bars) mais efficace (fin de fermeture des stomates : — 18 bars) des pertes d'eau. Cette sous-espèce peut résister à de très fortes sécheresses. Ce seuil de — 18 bars est très voisin de celui obtenu par Aussenac et Granier (1978) pour des pins noirs d'Autriche de provenance exacte inconnue. Ces résultats permettent de penser que les arbres étudiés par ces auteurs étaient probablement originaires de Croatie, car la provenance Autriche a des potentiels de fin de fermeture des stomates nettement plus bas.

Les deux provenances (St-Guilhem et Cazorla) de *Pinus nigra* ssp. *lusiana* apparaissent comme les plus résistantes à la sécheresse des espèces étudiées. Le contrôle de la transpiration s'exerce très tôt (— 4 bars) et la transpiration uniquement cuticulaire intervient à — 21 et — 19 bars. Cette régulation précoce et très progressive des pertes en eau permet de maintenir une teneur en eau élevée (179,6 p. 100 et 189,8 p. 100) dans le rameau.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Oppenheimer et Engelbert (1962) sur *Pinus radiata*, *Pinus pinea* et *Pinus halepensis*. Ces auteurs ont montré que chez cette dernière espèce très résistante à la sécheresse, la régulation de la transpiration est plus précoce et dure plus longtemps que chez les deux autres espèces.

Dans les conditions de l'expérimentation, on peut essayer de comparer les sapins et les pins noirs. On remarque chez ces derniers de moins grandes différences que chez les sapins. Dans l'ensemble, les sapins ont une fin de fermeture des stomates pour des potentiels égaux ou inférieurs à — 24 bars, alors que chez les pins noirs, certaines sous-espèces se situent à des valeurs supérieures à — 20 bars. Dans l'ensemble, les pins noirs apparaissent ici plus résistants à la sécheresse que les sapins. Puritch (1973) a étudié plusieurs espèces de sapins américains (*Abies amabilis*, *Abies balsamea*, *Abies grandis* et *Abies lasiocarpa*). Il montre que la réduction de transpiration est la moins forte chez *A. grandis* et il trouve comme nous que la phase de transpiration uniquement cuticulaire se situe vers — 24 bars, alors que chez *A. balsamea* la réduction de transpiration est très rapide et la phase de transpiration uniquement cuticulaire intervient dès — 12,5 bars (valeur voisine de celle trouvée par Pereira et Kozlowski 1976). L'évolution de la transpiration et de la photosynthèse est voisine, bien que, avec la sécheresse, la transpiration soit plus fortement affectée que l'assimilation photosynthétique. L'efficacité photosynthétique du sapin de Vancouver est ainsi plus grande que celle du sapin baumier. Il apparaît alors qu'une régulation et un blocage de la transpiration à des potentiels élevés permettent à l'arbre de résister à la sécheresse, mais se traduisent aussi par une mauvaise efficacité photosynthétique.

Le tableau 5 résume les résultats obtenus et leur interprétation écologique. Les arbres sont classés par ordre croissant de résistance à la sécheresse. Dans quelques

TABLEAU 5

Classement des espèces étudiées en fonction de leur résistance à la sécheresse  
 Classification of the studied species with respect to their drought resistance

Espèces	Début contrôle transpiration ( <sup>1</sup> )	Blocage transpiration ( <sup>1</sup> )	Résistance dessiccation ( <sup>2</sup> )	Interprétation écologique
<i>Abies alba</i> .....	— 18	— 40	0	Adapté aux stations bien alimentées en eau, craint la sécheresse
<i>Abies nordmanniana</i> ..	— 9	— 30	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>Abies marocana</i> .....	— 14	— 27	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>Abies pinsapo</i> .....	— 10	— 28	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>Abies grandis</i> .....	— 11	— 25	2	Adapté à des stations bien alimentées en eau, mais résiste à la sécheresse
<i>Abies numidica</i> .....	— 12	— 24	2	Adapté à des stations bien alimentées en eau, mais résiste à la sécheresse
<i>Abies cilicica</i> .....	— 8	— 26	3	Adapté à la sécheresse
<i>Abies concolor</i> .....	— 8	— 26	3	Adapté à la sécheresse
<i>Abies cephalonica</i> ....	— 8	— 24	3	Adapté aux sécheresses fréquentes et fortes
<i>P. nigra</i> Crimée ....	— 8	— 27	1	Adapté à des conditions limitées de sécheresse
<i>P. nigra</i> Valdoniello ..	— 14	— 24	1	Adapté à des stations bien alimentées en eau, mais résiste à la sécheresse
<i>P. nigra</i> Autriche .....	— 14	— 23	1	Résiste à la sécheresse
<i>P. nigra</i> Trenta Costa	— 12	— 23	1	Résiste à la sécheresse
<i>P. nigra</i> Kustendil ....	— 9	— 24	2	Résiste à la sécheresse
<i>P. nigra</i> Turquie.....	— 10	— 20	2	Résiste aux sécheresses fortes
<i>P. nigra</i> Croatie .....	— 10	— 18	2	Résiste aux sécheresses fortes
<i>P. nigra</i> St-Guilhem ...	— 4	— 21	3	Adapté aux sécheresses fréquentes et fortes
<i>P. nigra</i> Cazorla ....	— 4	— 19	3	Adapté aux sécheresses fréquentes et fortes

(<sup>1</sup>) En bars.

(<sup>2</sup>) Classes de résistance à la dessiccation — 0 : non résistant, 1 : assez résistant, 2 : résistant, 3 : très résistant.

cas, il est cependant difficile de distinguer entre espèces ou sous-espèces. La comparaison avec le tableau 1 montre que si notre expérimentation permet de confirmer le comportement à la sécheresse des espèces connues par la pratique forestière, elle permet aussi de distinguer, selon les mêmes critères, le comportement des autres espèces ou sous-espèces.

Ces études pourront être affinées en prenant en compte d'autres caractéristiques de l'arbre, en particulier le fonctionnement et le développement de l'appareil racinaire.

Reçu pour publication en octobre 1979.

### Summary

#### *Water status of detached shoots of some species of abies and pinus nigra during desiccation*

The forestation often utilizes species of which the drought resistance is yet bad known, it is the case of the firs and Austrian black pines. The comparison among species or provenances brings some information but the results are only obtained after some years. In order to determine more rapidly the ecophysiology of some fir and Austrian black pine species, their water behaviour has been studied with excised shoots subjected to a desiccation. The measurements have allowed to analyse the evolution of the transpiration and the water status (relative water content and sap pressure).

The results allow to put in evidence drought behaviour differences between species and subspecies. Among the firs, *Abies alba* appears as the less resistant species and at the other hand *Abies concolor* and *Abies cephalonica* are better adapted to severe and frequent droughts.

Among the Austrian black pines a good adaptation to drought is noticed for the subspecies : *clusiana* (Cazorla and St-Guilhem provenances) and a less satisfactory adaptation for the subspecies, *pallasiana* (Crimée provenance) and the subspecies Laricio (Valdoniello provenance).

For the species already utilized for the replanting, there is a good agreement with the indications of the silviculture. For the other species the results obtained here allow to improve the knowledge of their autoecology and to specify the conditions of their utilization in replanting.

### Références bibliographiques

- EL AOUNI M. H., 1976. Action du déficit hydrique interne sur les mouvements stomatiques, la transpiration et la photosynthèse nette d'aiguilles excisées de Pin noir d'Autriche (*P. nigra* Arn.). Evolution avec l'âge foliaire. *Photosynthetica*, **10** (4), 403-410.
- AUSSENAC G., CHASSAGNE L., 1974. Rapport préliminaire sur la mesure du potentiel de sève dans le rameau et les feuilles. *Publication interne, Station de Sylviculture et de Production*, Nancy, 8 p.
- AUSSENAC G., GRANIER A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. Forest.*, **35** (1), 19-32.
- CATSKY J., 1965. Leaf disk method for determining water saturation deficit. In : Eckardt F. E. (ed.) : *Methodology of Plant Ecophysiology* (Arid Zones Res. 25), p. 353-360, UNESCO, Paris.
- DEBAZAC E. F., 1964. Manuel des conifères. *Ecole Nationale des Eaux et Forêts*, Ed. Nancy, 172 p.
- DEBAZAC E. F., 1971. Contribution à la connaissance de la répartition et de l'écologie de *Pinus nigra* Arn. dans le Sud-Est de l'Europe. *Ann. Sci. Forest.*, **28**, 91-129.
- HETH D., KRAMER P. J., 1975. Drought tolerance of Pine seedlings under various climatic conditions. *Forest Science*, **21** (1), 72-82.
- JARVIS P. J., JARVIS R. S., 1963. The water relations of tree seedlings. IV. Some aspects of the tissue water relations and drought resistance. *Physiol. Plant.*, **16**, 501-515.
- LARCHER W., 1960. Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* during dessiccation under standard conditions. *Bull. Res. Council of Israël*, **8 D** (3-4), 213-224.
- LOPUSHINSKY W., 1969. Stomatal closure in conifer seedlings in response to leaf moisture stress. *Bot. Gaz.*, **130** (4), 258-263.
- OPPENHEIMER H. R., 1962. L'adaptation à la sécheresse. Le xérophytisme. Recherches sur la zone aride. XV. Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride. U. N. E. S. C. O., 115-153.

- OPPENHEIMER H. R., SHOMER-ILAN A., 1963. A contribution to the knowledge of drought of resistance Mediterranean pines trees. *Mitt. Flor. Soz. Arb. Gemein*, **10**, 42-55.
- OPPENHEIMER H. R., ENGELBERG N., 1965. Mesure du degré d'ouverture des stomates des conifères. Méthodes anciennes et modernes. *Colloque International de Méthodologie de l'écophysiologie*. Montpellier, 1962, 317-323.
- PEREIRA J. S., KOZLOWSKI T. T., 1976. Diurnal and seasonal changes in water balance of *Abies balsamea* and *Pinus resinosa*. *Oecol. Plant.*, **11** (4), 397-412.
- PURITCH G. S., 1973. Effect of water stress on photosynthesis, respiration, and transpiration of four *Abies* species. *Can. J. For. Res.*, **3** (2), 293-298.
- QURAIISHI M. A., KRAMER P. J., 1970. Water stress in three species of *Eucalyptus*. *Forest Sciences*, **16** (1), 74-78.
- RITCHIE G. A., HINCKLEY J. M., 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological research* (A. Mac Fayden Ed.), vol. 9, 165-254. Academy Press London.
-