

Relations hydriques et croissance de plants soumis à un déficit hydrique édaphique graduel

Cas du cèdre de l'Atlas, du pin maritime de montagne et du cyprès de l'Atlas

par Abdenbi ZINE EL ABIDINE, Mohamed BOUDERRAH,
Ahmed MOUSTAHSEN et Mohammed S. LAMHAMED

***Les perspectives du changement
climatique au Maghreb prévoient
des impacts très négatifs
sur les écosystèmes forestiers.
Quel sera l'avenir du cèdre
de l'Atlas dans cette région ?
Cet article présente les résultats
d'un essai de recherche sur des
espèces forestières autochtones
plus résistantes à la sécheresse
et capables de s'adapter
à ce nouveau contexte climatique.***

Introduction

Les perspectives du changement du climat prévoient une réduction des précipitations, une augmentation de la température et de la fréquence des événements extrêmes combinés avec le changement des rythmes saisonniers (DAVI, 2015). Les prévisions pour le Maghreb indiquent que les diminutions des précipitations peuvent atteindre jusqu'à 50% alors que l'augmentation des températures peut dépasser 5°C en 2100 (ROUSET et ARRUS, 2006). Les analyses des tendances actuelles du climat, pour le Maroc, montrent un réchauffement global moyen de 1°C et une baisse significative des précipitations variant entre 3 à 30% selon les régions. A la fin de ce siècle, on prévoit une augmentation de la température moyenne estivale de 2 à 6 °C et une régression moyenne des précipitations de 20% (ANONYME, 2014). Les disponibilités hydriques des sols peuvent en outre diminuer sous l'effet de l'augmentation des phénomènes d'évapotranspiration. Ces nouveaux aléas auront des impacts négatifs sur les écosystèmes forestiers marocains (BENZIANE *et al.*, 2010), l'évolution du comportement et des interactions entre espèces et la multiplication des facteurs de risque tels que les incendies et les stress biotiques (DEMARTEAU *et al.*, 2007 ; ALLEN *et al.*, 2010). Les impacts vont toucher plus fortement les espèces forestières



Photo 1 :
Dépérissement du cèdre
de l'Atlas au Moyen Atlas
au Maroc (Région de
Michlifène).
Photo M.S. Lamhamedi.

qui sont plus exigeantes sur le plan hydrique (ZINE EL ABIDINE, 2003 ; RHANEM, 2011 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013).

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.), essence noble de l'Afrique du Nord, est, en raison de son tempérament écophysologique (AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; FINKELSTEIN, 1981 ; AUSSENAC et VALETTE, 1982 ; AUSSENAC et FINKELSTEIN, 1983 ; AUSSENAC, 1984 ; DUCREY, 1994 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013) vulnérable aux perspectives du changement du climat (DEMARTEAU *et al.*, 2007), notamment chez les populations marginales qui montrent déjà un dépérissement avancé (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). En effet, cette (Cf. Photo 1) espèce est sensible au stress hydrique et à l'augmentation de température (LADJAL *et al.*, 2000) et vulnérable au phénomène de la cavitation (FROUX *et al.*, 2002). Cette vulnérabilité pose un sérieux problème quant à l'avenir de la cédraie nord-africaine dont la plus grande part se trouve au Maroc (M'HIRIT, 1994 ; BENABID, 2000). La recherche d'espèces forestières autochtones plus résistantes à la sécheresse, capables de s'adapter à ce nouveau contexte climatique, serait une alternative pour remplacer le cèdre de l'Atlas là où les conditions écologiques seraient de plus en plus défavorables à l'installation de la régénération naturelle et à la réussite des reboisements. Parmi les espèces forestières résineuses qui pourraient être utilisées dans les sites défavorables au cèdre dans son aire de distribution naturelle d'origine figurent, en raison de leur écologie, le pin maritime de montagne (*Pinus pinaster* var. *maghrebiana*) et le cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica*) (BENABID, 2000). Le pin

maritime de montagne qui se développe à la limite inférieure des cédraies paraît plus résistant à la sécheresse (NGUYEN et LAMANT, 1989 ; GUEHL *et al.*, 1995 ; LOUSTAU *et al.*, 1995). De même, le cyprès de l'Atlas, endémique du Haut-Atlas, est reconnu aussi comme une espèce xérophile à large amplitude écologique (DESTREMEAU, 1974 ; BELLEFONTAINE, 1979 ; BENABID, 2000). Dans ce travail, l'accent a été mis sur la sélection d'espèces autochtones au lieu des provenances ou variétés de cèdre résistantes à la sécheresse.

Cependant, jusqu'à présent, à notre connaissance, la comparaison des réponses écophysologiques des trois espèces sous les mêmes conditions de sécheresse édaphique n'a pas été documentée. En effet, les approches écophysologiques visent la compréhension et la caractérisation des essences exposées aux conditions de déficit hydrique édaphique (DUCREY, 1988 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 1997 ; NGUYEN *et al.*, 2002 ; CORCUERA *et al.*, 2011 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Ces approches qui se basent, entre autres, sur l'analyse des relations hydriques des plantes et de leur croissance, en milieu naturel et/ou sous conditions de sécheresse contrôlées, permettent de mieux cerner le comportement des espèces végétales face au déficit hydrique édaphique et de déterminer notamment leurs seuils de résistance, de sensibilité et de fonctionnement physiologiques critiques (DUCREY, 1988 ; BREDI *et al.*, 2006 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). L'objectif de ce travail consiste à déterminer les relations hydriques et la croissance de jeunes plants de cèdre de l'Atlas, de pin maritime de montagne, ainsi que de cyprès de l'Atlas soumis à un déficit hydrique édaphique d'intensité variable. Les résultats obtenus permettraient d'éclairer le gestionnaire et les techniciens de terrain pour le choix d'une approche d'adaptation au changement du climat, notamment à l'aide de la migration assistée par l'espèce qui serait plus adaptée aux perspectives du changement du climat (SÁENZ-ROMERO *et al.*, 2016).

Matériel et méthodes

Matériel végétal et traitement d'assèchement édaphique

L'étude a été menée à la pépinière de l'Ecole nationale forestière d'ingénieurs au Maroc (ENFI), sur 240 plants âgés d'une année de cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*

M., de pin maritime de montagne (*Pinus pinaster* ssp *hamiltoni* var. *maghrebiana* H. del Villar) et de cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen) produits dans les pépinières forestières. Les plants ont été soumis à un régime d'arrosage permettant de leur faire subir un assèchement édaphique d'intensité graduelle, de 10, 20 et 30 jours, comparé aux plants témoins ayant été arrosés fréquemment pour maintenir la teneur en eau du substrat de culture proche de l'humidité équivalente (estimateur de l'humidité à la capacité au champ). L'évaluation de l'effet de l'assèchement édaphique sur le comportement des plants des trois essences a été entreprise à l'aide de variables physiologiques et morphologiques. La description détaillée de la méthodologie figure dans l'annexe 1 (cf. pp. 338-339).

Résultats et discussion

Assèchement édaphique

La teneur en eau relative (TER) du substrat de culture et la teneur en eau relative disponible (TERD) pour les plants ont diminué significativement ($p < 0,0001$) avec l'augmentation de la durée d'assèchement, mais la réduction des teneurs en eau du substrat a été beaucoup plus prononcée au cours du premier cycle que le second. Les températures de l'air durant le premier cycle ont été généralement plus élevées que durant le second cycle d'assèchement. L'assèchement du substrat a été aussi légèrement affecté significativement ($p < 0,01$) par l'espèce lorsque l'humidité édaphique est très favorable (témoin) ou très faible après un assèchement de 30 jours. La teneur en eau relative disponible (TEDR) pour les plants a été significativement très réduite après un assèchement de 30 jours pour atteindre des valeurs de 13,87% et 15,23% respectivement à la fin du premier et du deuxième cycle. L'humidité équivalente, la teneur en eau disponible (TED) et l'humidité au point de flétrissement temporaire (Hft) estimées ont été de l'ordre de 24,34 % ; 21,25 % ; 3,09% (Cf. Tab. I). Le taux de réduction des disponibilités hydriques par rapport au témoin a atteint, à la fin de l'expérimentation, plus de 90% avec l'assèchement de 30 jours. Les valeurs de la TEDR atteintes, après assèchement, montrent que les plants des trois espèces ont été soumis à un déficit hydrique sévère notamment après un arrêt d'arrosage de 30 jours.

Cycle	Teneur en eau (%)	Traitements d'assèchement			
		T	A10	A20	A30
1	TER	24,18 ± 2,34 a	9,19 ± 2,10 b	4,66 ± 1,13 c	2,95 ± 0,44 d
	TEDR	113,76 ± 11,00 a	43,24 ± 9,89 b	21,91 ± 5,31 c	13,87 ± 2,09 d
2	TER	22,88 ± 2,84 a	11,53 ± 2,70 b	10,03 ± 1,88 b	3,24 ± 0,50 c
	TEDR	107,68 ± 13,34 a	54,24 ± 12,69 b	47,21 ± 8,87 b	15,23 ± 2,35 c

Horizontalement, les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes à un seuil de 5% selon le test de Student-Newman-Keuls.

Effet de l'assèchement édaphique sur le comportement des plants

La réduction de la teneur en eau du substrat de culture a affecté négativement le statut hydrique (Cf. Tab. II et III) des plants du cèdre de l'Atlas, du pin maritime de montagne et du cyprès de l'Atlas et leur croissance (Cf. Tab. V) et a permis de définir les seuils de leur de résistance face à une contrainte hydrique sévère notamment après 30 jours d'assèchement (Cf. Tab. VI). L'analyse détaillée de résultats figure dans l'annexe 2.

Effet de l'assèchement sur le statut hydrique des plants

La diminution des disponibilités hydriques du substrat de culture a affecté significativement et négativement le statut hydrique des plants des trois espèces, mais d'une manière plus accentuée celui des plants de cèdre de l'Atlas et du cyprès de l'Atlas (Cf. Tab. II et III). Ainsi, le potentiel hydrique de base qui indique l'état d'équilibre entre le statut hydrique des plants et la teneur en eau du sol (AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; ZINE EL ABIDINE *et al.* 2013) a atteint, à la fin du premier cycle d'assèchement, et après 30 jours d'assèchement des valeurs plus négatives de

Tab. I :

Teneur en eau relative (TER) et teneur en eau disponible relative (TEDR) du substrat de culture, toutes espèces confondues, selon la durée et le cycle d'assèchement : T : témoin, A10 : assèchement pendant 10 jours, A20 : assèchement pendant 20 jours, A30 : assèchement pendant 30 jours. Chaque valeur munie de son écart type est la moyenne de 9 observations.

Tab. II :

Synthèse de l'analyse de variance relative à l'évaluation de l'effet des différentes sources de variation sur les variables dépendantes décrivant le statut hydrique (ψ_b , ψ_m , $\Delta\psi_w$) des plants de cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne et cyprès de l'Atlas, soumis à quatre régimes d'assèchement édaphique.

Source de variation	ψ_b	ψ_m	$\Delta\psi_w$
Cycle	0,001	0,011	0,009
Traitement	0,000	0,000	0,005
Espèce	0,000	0,000	0,000
Cycle * Traitement	0,002	0,000	0,000
Cycle * Espèce	0,001	0,032	0,211
Traitement * Espèce	0,000	0,000	0,018
Cycle * Traitement * Espèce	0,004	0,001	0,011

ψ_b : Potentiel hydrique de base mesuré avant le lever du soleil ;

ψ_m : Potentiel hydrique de midi mesuré à mi-journée ;

$\Delta\psi_w$: Amplitude journalière du potentiel hydrique ($b - m$)

Tab. III :
Potentiel hydrique (bar)
de base (ψ_b), de midi
(ψ_m) et l'amplitude jour-
nalière du potentiel
hydrique ($\Delta\psi_w$) des
plants de cèdre de l'Atlas
(CAT), du pin maritime de
montagne (PM) et du
cypres de l'Atlas (CYA)
soumis aux différents
régimes d'arrosage (R) :
témoin (T),
10 jours (A10),
20 jours (A20)
et après 30 jours (A30).
Chaque valeur, munie
de son écart type,
est la moyenne
de 3 observations.

R	Espèce	ψ_b (bar)		ψ_m (bar)		$\Delta\psi_w$ (bar)	
		C1	C2	C1	C2	C1	C2
T	CAT	5,83 ± 0,26	5,83 ± 0,29	12,42 ± 2,50	13,5 ± 1,80	6,58 ± 3,45	7,67 ± 0,02
	PM	3,08 ± 0,38	3,92 ± 0,14	3,50 ± 0,50	4,83 ± 1,61	0,75 ± 0,25	1,58 ± 0,63
	CYA	5,33 ± 0,58	5,83 ± 0,76	9,08 ± 1,01	10,33 ± 0,76	3,75 ± 1,56	4,5 ± 1,32
A10	CAT	6,67 ± 1,26	5,33 ± 1,53	15,42 ± 2,01	13,92 ± 2,79	8,75 ± 2,82	8,58 ± 2,18
	PM	3,33 ± 0,58	3,50 ± 0,50	4,00 ± 0,87	4,42 ± 1,38	0,67 ± 0,76	0,92 ± 0,95
	CYA	5,42 ± 0,52	5,08 ± 0,14	10,5 ± 1,73	14,00 ± 0,66	5,08 ± 1,42	8,92 ± 0,80
A20	CAT	9,67 ± 5,92	5,92 ± 0,95	21,42 ± 2,01	17,33 ± 2,25	11,75 ± 4,16	11,42 ± 1,46
	PM	2,75 ± 0,66	3,67 ± 0,76	4,17 ± 1,76	3,67 ± 1,26	1,42 ± 1,18	1,33 ± 1,15
	CYA	14,08 ± 5,34	6,42 ± 0,63	± 27,5 ± 0,66	14,33 ± 1,38	13,42 ± 5,71	7,92 ± 1,53
A30	CAT	24,67 ± 5,13	19,00 ± 9,34	28,00 ± 1,00	27,83 ± 3,40	3,33 ± 4,16	8,83 ± 6,43
	PM	4,08 ± 0,14	5,83 ± 0,76	4,83 ± 0,29	4,58 ± 1,66	0,75 ± 0,43	2,25 ± 0,66
	CYA	52,33 ± 3,25	31,25 ± 9,40	53,83 ± 5,97	49,5 ± 4,09	2,83 ± 1,04	18,25 ± 7,58

-24,67 et -52,33 bars, respectivement chez les plants de cèdre de l'Atlas et de cypres de l'Atlas. Le potentiel hydrique de midi, qui traduit l'effet de l'état hydrique du sol et celui de la demande évapotranspiratoire de l'air, a été de -28 et -53,83 bars. Au contraire, le potentiel hydrique de base et de midi des plants de pin maritime de montagne a été nettement moins négatif et n'a pas dépassé -6 bars sous toutes les conditions d'assèchement édaphique. L'amplitude journalière du potentiel hydrique a été plus élevée au cours du deuxième cycle d'assèchement caractérisé par des conditions météorologiques plus douces que le premier cycle, notamment après 20 et 30 jours d'assèchement (Cf. Tab. III). Une amplitude supérieure traduit des échanges gazeux plus dynamiques (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Cette augmentation beaucoup plus marquée chez les plants de cypres de l'Atlas, par rapport au premier cycle, est liée à l'augmentation du potentiel hydrique de base (moins négatif) et semble aussi être le résultat d'une acclimatation à la fin du deuxième cycle d'assèchement (TURNER, 1986) qui paraît plus visible chez les plants de cypres de l'Atlas. Le potentiel hydrique critique¹ (Cf. Annexe 1) des trois espèces a été de -6,50 ; -29 et -55,5 bars respectivement chez les plants de pin maritime de montagne, de cèdre de l'Atlas et de cypres de l'Atlas. Le potentiel hydrique critique ψ_c du cypres de l'Atlas a été plus négatif que celui du cèdre de l'Atlas, celui du pin maritime étant le moins négatif. Un ψ_c plus négatif montre que l'espèce est plus tolérante au stress hydrique (DUCREY, 1988).

Les valeurs de l'amplitude journalière du potentiel hydrique et celles du potentiel

hydrique de base critique enregistrées chez les trois espèces montrent clairement que le mécanisme de comportement vis-à-vis de la sécheresse édaphique (DUCREY, 1988 ; ZINE EL ABIDINE, 2003) est différent entre les trois espèces et par rapport à d'autres essences forestières (Cf. Tab. IV). Le pin maritime de montagne, en présentant des valeurs moins négatives du potentiel hydrique et des niveaux plus faibles de l'amplitude journalière du potentiel hydrique et un potentiel hydrique critique moins négatif, montre une capacité à maintenir l'eau dans les tissus en limitant au maximum les pertes par transpiration, et de ce fait paraît plus conservateur sur le plan hydrique que les deux autres essences. Ce comportement montre que cette espèce fait partie des espèces isohydriques (Cf. Tab. IV) qui évitent les pertes d'eau par transpiration en fermant les stomates d'une manière prématurée (DUCREY, 1988 ; McDOWELL *et al.*, 2008), et maintien l'eau aussi par ajustement osmotique (TURNER, 1986 ; NGUYEN et LAMANT, 1989). Au contraire le cèdre de l'Atlas et le cypres de l'Atlas adoptent un mécanisme de tolérance au stress hydrique (AUSSENAC et VALETTE, 1982 ; AUSSENAC, 1984 ; DUCREY, 1988 ; DUCREY, 1994 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013) beaucoup plus prononcé chez la deuxième espèce qui atteint un potentiel hydrique critique très négatif (-55,5 bars) proche de celui atteint par *Buxus sempervirens* (Cf. Tab. IV). Les valeurs du potentiel hydrique critique atteintes par le cèdre de l'Atlas et le cypres de l'Atlas, permettent de considérer ces deux espèces parmi les essences ayant un comportement anisohydriques (Cf. Tab. IV) qui contrôlent moins efficacement, par les stomates, les pertes en eau par transpiration

1 - Le potentiel hydrique critique (ψ_c) correspond au potentiel hydrique de base lorsque l'amplitude journalière du potentiel hydrique est très faible indiquant des échanges gazeux très réduites à nulles.

Espèces	ψ_c (bar)	Régions	Références
Espèces isohydriques			
<i>Pinus pinaster</i> var. <i>maghrebiana</i>	-06,5	Moyen Atlas (Maroc)	Présente étude
<i>Pinus nigra</i>	-15,5	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Pinus silvestris</i>	-16,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Pinus nigra</i> ssp <i>nigricans</i>	-16,5	La Gardiole (France)	Braesco (1980)
<i>Pinus uncinata</i>	-16,5	Ventoux (France)	Aussenac et Valette (1982)
<i>Pinus nigra</i> ssp <i>laricio</i>	-17,0	La Gardiole (France)	Braesco (1980)
<i>Pinus pinaster</i>	-17,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Abies alba</i>	-18,0	Le Treps	Ducrey 1998)
<i>Picea abies</i>	-20,0	Amance (France)	Aussenac et al.(1978)
<i>Abies cephalonica</i>	-21,0	Le Treps	Ducrey (1998)
<i>Abies concolor</i>	-21,0	Le Treps	Ducrey (1998)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-21,0	Amance (France)	Aussenac et al.(1978)
Espèces anisohydriques			
<i>Cedrus atlantica</i>	-28,0	Les Blaconnes (France)	Braesco 1980)
<i>Cedrus atlantica</i>	-29,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Cedrus atlantica</i>	-29,0	Moyen Atlas tabulaire (Maroc)	Zine El Abidine et al.(2013)
<i>Cedrus atlantica</i>	-29,0	Moyen Atlas (Maroc)	Présente étude
<i>Quercus pubescens</i>	-30,0	La Gardiole (France)	Braesco (1980)
<i>Cedrus atlantica</i>	-30,5	La Gardiole (France)	Braesco (1980)
<i>Pinus halepensis</i>	-32,0	Ventoux (France)	Aussenac (1985)
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	-32,0	Bandia (Sénégal)	Sall et al.(1991)
<i>Quercus pubescens</i>	-33,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Quercus ilex</i>	-34,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Acer opalifolium</i>	-34,0	Ventoux (France)	Aussenac et al.(1982)
<i>Cedrus atlantica</i>	-36,0	Moyen Atlas (Maroc)	Aadel(2006)
<i>Cedrus atlantica</i>	-38,0	Moyen Atlas (Maroc)	Aadel(2006)
<i>Cedrus atlantica</i>	-39,0	Moyen Atlas (Maroc)	Aadel(2006)
<i>Quercus suber</i>	-41,5	Maâmora (Maroc)	El Habachi (2012)
<i>Buxus sempervirens</i>	-42,0	Ventoux (France)	Aussenac et Valette (1982)
<i>Cupressus atlantica</i>	-55,5	Haut Atlas (Maroc)	Présente étude

Tab. IV :
Potentiel hydrique
de base critique (ψ_c)
de quelques espèces
forestières
méditerranéennes.

(McDOWELL *et al.*, 2008). Bien que ce comportement rend ces espèces plus vulnérables sous des conditions de sécheresse édaphique prolongée (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013), il leur permet au contraire de poursuivre les échanges gazeux et de continuer notamment l'absorption de CO₂. Cette aptitude leur permet de maintenir la synthèse des assimilats qui sont utiles pour la croissance des plantes et surtout pour leur survie sous des conditions de stress (KOZLOWSKI, 1992). Mais, si la sécheresse est sévère et prolongée, ces espèces sont généralement plus sujettes au dépérissement (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013), causé notamment par l'affaiblissement physiologique prolongé et aussi par le phénomène de l'embolie des trachéides (FROUX *et al.*, 2002 ; McDOWELL *et al.*, 2008). Chez le cèdre de l'Atlas ainsi que chez le cyprès sempervirent, FROUX *et al.* (2002) ont démontré qu'une perte de 50% de conductivité hydraulique des trachéides se produit lorsque le potentiel hydrique atteint des valeurs de -38 et -48 bars respectivement chez les deux espèces.

En se basant sur les valeurs des paramètres du potentiel hydrique critique, la vulnérabilité au déficit hydrique édaphique (sécheresse) varie selon les essences. Elle pourrait être considérée élevée chez le pin maritime de montagne, moyenne chez le cèdre et faible chez le cyprès de l'Atlas (DUCREY, 1988). Mais sous des conditions de sécheresse prolongée, le cèdre de l'Atlas et le cyprès de l'Atlas, espèces anisohydriques paraissent plus vulnérables que le pin maritime qui se distingue par un comportement hydrique conservateur assez particulier. Les caractéristiques de ces comportements méritent d'être approfondies par des évaluations sous des conditions d'assèchement plus longues et notamment sur le terrain, en considérant différents paramètres physiologiques et morphologiques qui permettront de mieux analyser la résistance de ces espèces face au déficit hydrique édaphique. En effet, de nombreux traits morphologiques, d'allocation de biomasse et de comportement physiologique ont été décrits chez diverses espèces comme des mécanismes potentiels qui confè-

rent à la plante une résistance à la sécheresse (TURNER, 1986 ; LUDLOW 1989 ; ZHANG et MARSHALL, 1994 ; LIMOUSIN, 2009), comme par exemple, un investissement plus important au profit des racines et plus faible au profit des feuilles peut donner à la plante la possibilité d'absorber plus d'eau et de réduire la perte en eau par transpiration (LUDLOW, 1989 ; FERNANDEZ *et al.*, 1999). Ainsi, il a été montré chez des espèces de *Pinus*, sous des conditions de sécheresse, une amélioration du développement du système racinaire (NGUYEN et LAMANT, 1989) et une réduction de la surface foliaire pour des populations provenant de sites secs (FERNANDEZ *et al.*, 1999). Cette dernière adaptation a été aussi observée chez les arbres de chêne vert soumis à une exclusion partielle des précipitations pendant cinq années (LIMOUSIN, 2009).

Effet du déficit hydrique édaphique sur la croissance des plants

L'effet du déficit hydrique édaphique sur le statut hydrique des plants des trois essences (cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne, cyprès de l'Atlas), s'est traduit par une réduction significative de la croissance, variable selon l'intensité d'assèchement et selon l'espèce (Cf. Tab. V). Chez le cèdre de l'Atlas, la croissance radiale a été progressi-

vement réduite avec le prolongement du stress hydrique pour atteindre 63,46% de réduction sous le traitement d'assèchement de 30 jours. Chez le cyprès de l'Atlas, au contraire, la croissance radiale n'a pas été perturbée alors que la croissance en hauteur a été réduite significativement de 75,25%. Chez les plants de pin maritime de montagne, les plus sensibles et dont le statut hydrique a été moins affecté que celui des autres espèces, la croissance en diamètre au niveau du collet a diminué par rapport au témoin à des niveaux allant de 33 à 48,4% indépendamment de la durée d'assèchement appliquée. En revanche, la réduction significative de la croissance en hauteur au niveau plus bas (64,95%) a été enregistrée dès l'application d'un assèchement de 20 jours sans être amplifiée par le prolongement du stress hydrique à 30 jours.

La masse sèche de la partie aérienne des trois essences a été plus affectée après 30 jours d'assèchement. La réduction par rapport à celle des plants témoins a été de 33,76 ; 58,32 et 51,61% respectivement chez le cèdre de l'Atlas, le pin maritime et le cyprès de l'Atlas. Au contraire, les masses sèches des parties racinaires ainsi que le rapport des parties aériennes aux parties racinaires ont été statistiquement insensibles au déficit hydrique édaphique appliqué. L'absence d'un effet significatif évident de l'assèchement édaphique sur la masse sèche

Tab. V :

Accroissements en hauteur (AH), en diamètre au collet (ADC), en masse sèche de la partie aérienne (AMSA), en masse sèche de la partie racinaire (AMSR) et rapport des accroissements en masse sèche des parties aériennes aux parties racinaires (MSA/MSR) des plants de cèdre de l'Atlas, de pin maritime de montagne et de cyprès de l'Atlas soumis, durant deux cycles de 30 jours chacun, aux différents régimes d'arrosage : témoin (T), chaque 10 jours (A10), chaque 20 jours (A20) et après 30 jours (A30). Chaque valeur, munie de son écart type, est la moyenne de 6 observations.

Paramètre	Espèce	Traitement d'assèchement			
		Témoin	A10	A20	A30
AH (cm)	Cèdre de l'Atlas	4,29 ± 1,16 ab	5,03 ± 2,00 ab	4,63 ± 1,43 ab	3,27 ± 1,07 abc
	Pin maritime	3,85 ± 0,97 ab	3,23 ± 0,69 abc	2,79 ± 0,43 bc	1,91 ± 0,72 c
	Cyprès de l'Atlas	6,19 ± 3,42 a	4,51 ± 1,13 ab	3,07 ± 1,24 bc	1,94 ± 0,67 c
ADC (mm)	Cèdre de l'Atlas	1,87 ± 0,32 bc	1,40 ± 0,63 bcde	1,20 ± 0,14 cdef	0,71 ± 0,19 f
	Pin maritime	2,58 ± 0,37 a	1,68 ± 0,37 bc	1,58 ± 0,43 bcd	0,82 ± 0,40 ef
	Cyprès de l'Atlas	1,90 ± 0,40 b	1,54 ± 0,41 bcd	1,01 ± 0,38 def	0,82 ± 0,43 ef
AMSA (g)	Cèdre de l'Atlas	4,71 ± 1,16 abcd	4,34 ± 1,11 bcd	4,30 ± 0,92 bcd	3,12 ± 0,52 cd
	Pin maritime	7,63 ± 1,76 a	5,88 ± 1,45 abc	5,17 ± 0,99 abcd	3,18 ± 1,23 cd
	Cyprès de l'Atlas	6,46 ± 2,51 ab	7,32 ± 1,35 ab	6,61 ± 2,71 ab	3,15 ± 2,17 c
AMSR (g)	Cèdre de l'Atlas	1,87 ± 1,05 ab	1,83 ± 1,12 ab	1,97 ± 0,49 ab	1,13 ± 0,34 ab
	Pin maritime	3,79 ± 3,21 a	3,06 ± 2,04 ab	3,39 ± 2,28 ab	1,52 ± 0,72 ab
	Cyprès de l'Atlas	0,89 ± 0,62 b	1,78 ± 0,84 ab	1,83 ± 1,02 ab	1,00 ± 1,20 b
MSA/MSR	Cèdre de l'Atlas	3,49 ± 2,63 a	2,90 ± 1,27 a	2,24 ± 0,48 a	2,90 ± 0,68 a
	Pin maritime	2,86 ± 1,52 b	3,69 ± 3,16 b	2,72 ± 2,98 b	2,51 ± 1,17 b
	Cyprès de l'Atlas	12,13 ± 3,30 c	5,61 ± 4,32 c	4,20 ± 1,37 c	12,62 ± 2,07 c

NB : AMSA, AMSR et MSA/MSR ont été déterminés uniquement à la fin du deuxième cycle d'assèchement (destruction finale). L'effet du régime hydrique est analysé horizontalement et celui de l'espèce, verticalement. Des lettres similaires indiquent que la différence n'est pas statistiquement significative au seuil de 5%.

des racines des plants des trois espèces pourrait être expliquée par la courte durée de l'application de l'assèchement, qui a été de 30 jours au maximum en deux cycles, et par la méthode de détermination de l'accroissement de la masse sèche des racines et de la partie aérienne dont l'état initial a été estimé à l'aide d'un modèle de régression (Cf. Tab. a, annexe 1).

Les résultats obtenus quant à l'effet négatif du dessèchement édaphique sur la croissance des essences étudiées sont similaires à ceux observés par CHAMBEL *et al.* (2007) sur des plants de quatre espèces de pin y compris le pin maritime (Cf. Tab. V). Leur croissance (hauteur, diamètre au collet, masse sèche des tiges, masse sèche des feuilles et masse sèche des racines) a été significativement réduite suite à la diminution de la teneur en eau du substrat (estimateur de la capacité au champ) de 70%. Des résultats allant dans le même sens ont été enregistrés aussi chez des feuillus. Ainsi, la croissance en hauteur de jeunes semis d'*Eucalyptus camaldulensis* a été réduite progressivement avec l'intensité du stress hydrique appliqué (SALL *et al.* 1991). Chez de jeunes semis de chêne-liège, un assèchement édaphique de 45 jours a réduit fortement la croissance de la partie aérienne, sans modifier d'une manière intense la masse sèche des racines ; ainsi le rapport parties aériennes aux parties racinaires a évolué proportionnellement en faveur de la croissance racinaire (EL-HABACHI, 2012). L'insensibilité du développement racinaire face au stress hydrique, qui a été observée dans le présent travail, a été également retrouvée chez différentes provenances du pin maritime (HARFOUCHE, 2003), et des plants de *Quercus suber*, *Quercus faginea* et *Quercus coccifera* soumis au déficit hydrique édaphique (KSONTINI *et al.*, 1998). Ce type de réaction est considéré comme une réponse adaptative des espèces méditerranéennes à la contrainte hydrique (NGUYEN *et al.* 1989 ; THOMAS et GAUSLING, 2000).

Sous des conditions hydriques favorables (témoin), le cyprès de l'Atlas paraît plus performant que les deux autres essences avec une augmentation de l'accroissement en hauteur de 6,19 cm contre 4,29 et 3,85 cm respectivement chez le cèdre de l'Atlas et le pin maritime de montagne. Contrairement aux deux autres espèces, le cyprès de l'Atlas ne semble pas être gêné par un excès d'eau temporaire. Dans son aire naturelle, le cyprès de l'Atlas est localisé au niveau de la vallée de Oued N'fis dans un bioclimat semi aride à

subhumide (BENABID, 2000). Mais malgré le climat local déficitaire sur le plan hydrique, les disponibilités hydriques peuvent être favorables au niveau de cette vallée en raison des apports hydriques pendant l'hiver et l'automne à partir des zones amonts pluvieuses du bassin versant de N'fis, situé sur les versants Ouest du Haut-Atlas qui est plus humide. En outre, la présence d'une nappe phréatique proche, au niveau de cette vallée, permettrait de compenser les pertes d'eau par transpiration due au climat aride de cette zone. Ces hypothèses méritent toutefois d'être vérifiées par un travail sur le terrain.

Relation entre le statut hydrique des plants et leur croissance

La combinaison des données des accroissements en diamètre au collet, en masse sèche racinaire, en hauteur et en masse sèche aérienne avec ceux des potentiels hydriques de base et leur analyse à l'aide des approches des courbes limites (WEBB, 1972 ; CHAMBERS *et al.*, 1985) a permis de dégager quelques informations sur la relation croissance-statut hydrique des plants de cèdre de l'Atlas, de pin maritime de montagne et de cyprès de l'Atlas et de mieux apprécier l'effet de l'assèchement hydrique édaphique sur la croissance des espèces étudiées (Cf. Tab. VI). Les plants de pin maritime de montagne apparaissent plus sensibles à l'assèchement édaphique que les deux autres espèces. La réduction des valeurs des paramètres qui expriment la croissance (hauteur des tiges, diamètre au collet, masse sèche des racines et des parties aériennes) a été initiée à un niveau du potentiel hydrique de base nettement moins négatif (-4 bars) chez les plants de pin maritime que chez ceux des deux autres espèces (-9 à -10 bars). Mais lorsque la sécheresse est plus accentuée (30 jours), le seuil d'arrêt de la croissance est très variable entre les trois espèces, variant de -6,8 ; -36 ; -59,5 bars respectivement chez les plants de pin maritime, de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas. La croissance des plants de pin maritime paraît plus vulnérable au stress hydrique. La sensibilité du pin maritime au déficit hydrique édaphique a été signalée aussi par GUYON et KREMER (1982). La fermeture précoce des stomates chez le pin maritime lui permet d'éviter le stress hydrique, mais elle affecte négativement la synthèse des assimilats dont une partie est

allouée à la croissance (KOZLOWSKI, 1992). Chez le cèdre de l'Atlas, les potentiels hydriques de base enregistrés ont été intermédiaires entre ceux du cyprès de l'Atlas et du pin maritime. L'accroissement en diamètre au collet et en hauteur commence à diminuer à partir d'un potentiel hydrique de base de -7 bars. Ce seuil diffère légèrement de celui trouvé par AUSSENAC et FINKELSTEIN (1983), qui ont constaté que l'accroissement en hauteur commence à diminuer à partir d'un potentiel hydrique de base de -12 bars. Les seuils d'arrêt des paramètres qui expriment l'accroissement sont moins négatifs que ceux observés chez le cyprès de l'Atlas. Ils ne dépassent que légèrement -35 bars. FINKELSTEIN (1981) a montré, sur des provenances de cèdre de l'Atlas, que la réduction de l'assimilation nette est observée à partir des potentiels de base de -10 à -15 bars, ce qui est nettement supérieur aux niveaux du potentiel hydrique de base critique qui a été estimé au minimum à -30 bars (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). KAUSHAL et AUSSENAC (1989) et ZINE EL ABIDINE *et al.* (2013) signalent qu'à des potentiels hydriques de base de -30 bars, le cèdre récupère facilement, mais à des niveaux de -45 bars la récupération devient impossible. La croissance des plants de cyprès de l'Atlas résiste mieux à l'assèchement du substrat de culture que celle des plants de cèdre de l'Atlas. L'arrêt de l'accroissement a été atteint à des potentiels hydriques de base plus négatifs que -45 bars (Cf. Tab. VI). Cette essence paraît aussi mieux résister à la sécheresse que le chêne-

liège. En effet, l'application d'un assèchement édaphique continu de 45 jours, à des plants de trois provenances de chêne-liège marocaines, a provoqué des mortalités importantes, à un potentiel hydrique de base de -40 bars, parmi les plants dont la partie aérienne a été plus développée que la partie racinaire (BOUNAKHLA, 2015).

L'estimation des niveaux du potentiel hydrique de base auxquels s'annulent la croissance, montre que ceux obtenus pour les plants de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas sont assez négatifs et montrent que ces espèces ont résisté à la sécheresse édaphique pendant 30 jours en deux cycles (60 jours). Mais quelle serait la portée de cette résistance sous des conditions de sécheresse de longue durée et si elle se répète dans le temps ? La littérature scientifique, de plus en plus abondante dans ce domaine, (ZINE EL ABIDINE, 2003 ; MCDOWELL *et al.*, 2008 ; ADAMS *et al.*, 2010 ; ALLEN *et al.*, 2010 ; RHANEM, 2011 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013) montre que les sécheresses qui durent plus longtemps et qui deviennent récurrentes affaiblissent physiologiquement les arbres, les rendent plus sensibles aux attaques parasitaires, induisent le dépérissement des arbres et les conduisent inévitablement vers la mortalité.

Conclusion

Le cèdre de l'Atlas au Maroc, est actuellement exposé à l'interaction de nombreux stress environnementaux, dont la récurrence élevée des sécheresses responsables du dépérissement de la cédraie (RHANEM, 2011 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Ces difficultés seront amplifiées selon les prédictions du changement du climat (QUÉZEL, 1999 ; BENZIANE *et al.*, 2010) auquel le cèdre est vulnérable (DEMARTEAU *et al.*, 2007 ; ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Nos principaux résultats montrent que l'application d'une sécheresse édaphique graduelle a affecté significativement les paramètres d'évaluation des relations hydriques et de la croissance des plants de cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne et cyprès de l'Atlas, mais l'effet a varié significativement selon les espèces et la durée d'assèchement édaphique et son intensité. L'estimation des seuils du potentiel hydrique de base marquant le début de la réduction et l'arrêt de la croissance des plants, a montré que ces seuils sont varia-

Tab. VI :

Valeurs maximales de l'accroissement des paramètres de croissance des plants des trois espèces pendant la période de l'expérimentation et seuils du potentiel hydrique de base marquant le début de la réduction de l'accroissement et son arrêt sous l'effet de l'assèchement édaphique.

Paramètre	Espèce	Valeur maximale de l'accroissement du paramètre	Potentiel hydrique de base (bar)	
			Seuil de début de réduction de l'accroissement	Seuil d'annulation de l'accroissement
Hauteur de la tige (cm)	Cèdre de l'Atlas	06,63	-07,0	-36,0
	Pin maritime	04,55	-04,0	-07,1
	Cyprès de l'Atlas	07,85	-09,0	-58,0
Diamètre au collet (mm)	Cèdre de l'Atlas	02,20	-07,0	-32,5
	Pin maritime	02,73	-04,0	-07,0
	Cyprès de l'Atlas	02,29	-10,5	-59,5
Masse sèche de la partie aérienne (g)	Cèdre de l'Atlas	06,45	-08,0	-36,0
	Pin maritime	10,15	-03,0	-07,5
	Cyprès de l'Atlas	05,25	-10,0	-55,5
Masse sèche de la partie racinaire (g)	Cèdre de l'Atlas	03,89	-08,0	-33,0
	Pin maritime	10,00	-03,5	-06,8
	Cyprès de l'Atlas	03,35	-07,0	-45,0

bles selon les essences. Ainsi, le pin maritime a montré une grande sensibilité à la sécheresse édaphique par rapport au cèdre de l'Atlas et au cyprès de l'Atlas. Cette dernière espèce paraît plus tolérante à l'assèchement édaphique et maintient son accroissement jusqu'à des potentiels hydriques de base très négatifs correspondant à un niveau de déficit hydrique édaphique très avancé. Le pin maritime paraît plus conservateur en termes de perte d'eau par des mécanismes de contrôle stomatique relativement rapides. Mais la fermeture précoce des stomates entraîne aussi l'arrêt de l'assimilation du carbone. De ce fait, la croissance des plants de pin maritime a été plus réduite en comparaison à celle des deux autres espèces même pour des durées d'assèchement moins sévères. Ce comportement permet de classer cette espèce parmi les espèces qui évitent la dessiccation. Cette stratégie d'évitement peut lui assurer la survie sous des conditions de sécheresse plus longue.

Le cèdre de l'Atlas, et en particulier le cyprès de l'Atlas, ont montré un contrôle stomatique peu efficient aux dépenses de l'eau par transpiration jusqu'à des niveaux plus faibles du potentiel hydrique de base, jusqu'à -52,33 bars chez les plants de cyprès de l'Atlas, ce qui leur permet de maintenir des stomates ouverts plus longtemps, et de ce fait continuer leurs processus physiologiques fonctionnels (échanges gazeux, assimilation, etc.). Ces deux espèces continuent leur croissance même à des niveaux de potentiel hydrique de base plus négatifs. Mais ce type de comportement montre que ces deux essences sont plus vulnérables à des sécheresses récurrentes, extrêmes et qui peuvent durer plus longtemps.

Le comportement du cèdre de l'Atlas se situe entre les deux espèces qui réagissent de manière opposée au déficit hydrique édaphique. Le pin maritime de montagne évite le stress hydrique alors que le cyprès le tolère plus que le cèdre de l'Atlas.

Dans les conditions naturelles, le pin maritime de montagne se développe convenablement au niveau de l'étage mésoméditerranéen, le cyprès de l'Atlas au niveau des étages de végétation thermoméditerranéen et mésoméditerranéen. Ces deux étages sont plus xérophiles et plus doux que les étages occupés par le cèdre de l'Atlas, qui sont plus humide et froid, à savoir le supraméditerranéen et le montagnard méditerranéen (BENABID, 2000). Dans le cadre des perspectives du changement climatique, le pin mari-

time de montagne peut, naturellement, étendre son aire de répartition au dépend du cèdre de l'Atlas, au niveau des zones de contact entre les deux espèces, dans le Rif et le Moyen Atlas (QUÉZEL, 1999 ; BENABID, 2000) notamment au niveau des zones où les conditions écologiques ne seront plus optimales pour le cèdre de l'Atlas (ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Par ailleurs, le cyprès de l'Atlas, espèce endémique qui est naturellement localisée dans la vallée de N'Fis au pied du Haut-Atlas tolère mieux la sécheresse que le cèdre de l'Atlas, mais n'existe pas au Moyen-Atlas et dans le Rif (BENABID, 2000). Cette espèce peut être testée, par migration assistée (SÁENZ-ROMERO *et al.*, 2016) au niveau des cédraies sèches, notamment au Moyen-Atlas, pour remplacer le cèdre dans les sites qui ne lui permettraient plus de continuer son développement naturel au niveau des zones marginales de son aire de répartition. Cette approche pourrait être aussi adoptée pour le pin maritime de montagne au niveau de certaines zones de contact entre le chêne vert et le cèdre où le pin maritime de montagne n'existe pas.

Avec les scénarios de changements climatiques prévus en 2020, les limites altitudinales actuelles du cèdre de l'Atlas pourraient être modifiées (1°C/ 150 m). Donc, les reboisements à base de pin maritime de montagne et de cyprès de l'Atlas pourraient être réalisés dans les sites de limites altitudinales inférieures. Le cèdre pourrait migrer naturellement, en l'absence de pâturage, ou d'une manière assistée (SÁENZ-ROMERO *et al.*, 2016) vers des altitudes supérieures où les conditions deviendraient favorables à son installation et à son extension. En effet, l'examen de données fossiles semble confirmer que les cédraies marocaines ont répondu aux changements climatiques passés par des migrations en altitude plutôt que par des extinctions importantes des populations (CHEDDADI, 2015).

Ces recommandations nécessitent cependant l'installation de reboisements pilotes dans différentes situations pour évaluer le comportement de ces essences forestières sous des conditions naturelles.

Abdenbi ZINE EL ABIDINE
Enseignant-chercheur
Ecole Nationale Forestière
d'Ingénieurs BP 511
Bd Moulay Youssef
Tabriquet, Salé
MAROC
Tél. : 2012662773594,
Mél : zineenfi@hotmail.com
Auteur correspondant

Mohamed BOUDERRAH
Enseignant-chercheur
Ecole Nationale Forestière
d'Ingénieurs BP 511
Bd Moulay Youssef
Tabriquet, Salé
MAROC
Mél : mboudenfi@gmail.com

Ahmed MOUSTAHSSEN
Ingénieur
Direction Provinciale des Eaux et Forêt,
Ouazzane
MAROC
Mél : manredahmed@gmail.com

Mohammed S. LAMHAMED
Chercheur émérite
Direction de la recherche forestière,
ministère des Forêts,
de la Faune et des Parcs
2700, rue Einstein,
Québec
QUÉBEC, Canada
G1P 3W8
Mél : mohammed.lamhamedi@mffp.gouv.qc.ca

Références bibliographiques

- Anonyme, 2014. Politique du changement climatique au Maroc. Ministère délégué auprès du Ministre de l'Energie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, chargé de l'Environnement 35p.
- Aadel, T., 2006. Essai d'analyse écophysologique du dépérissement du *Cedrus atlantica* Manetti par l'étude des relations hydriques des jeunes plants du cèdre soumis à une sécheresse édaphique. Mémoire de 3^{ème} cycle de l'ENFI, 137 p + Annexes.
- Adams, H.D., Macalady, A.K., Breshears, D.D., Allen, C.D., Stephenson, N.L., Saleska, S.R., Huxman, T.E. & McDowell, N.G., 2010. Climate-induced tree mortality: *Earth system consequences*. *EOS*, 91, pp. 53-54.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, F.M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. & Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, pp. 660-684.
- Archaux F., Wolters V., 2006. Impact of summer drought on forest biodiversity: what do we know, *Ann. For. Sci.* 63, pp. 643-650.
- Aussenac G., et Granier A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Annales des Sciences forestières*, vol. 35, n° 1, pp. 19-32.
- Aussenac G., et Valette J. C., 1982. Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica*, *Quercus ilex*, *Quercus pubescens* et de divers pins dans le Ventoux. *Annales des Sciences forestières*, vol. 39, n° 1, pp. 41-62.
- Aussenac G., Guehl J.M., 1994. Dépérissement et accidents climatiques. *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, pp. 458-470.
- Aussenac, G., & Finkelstein, D., 1983. Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du Cèdre. *Ann. Sci. For.* 40 : 11 p.
- Aussenac, G., 1984. Le Cèdre, essai d'interprétation bioclimatique et écophysologique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 131,(2/3/4), pp. 385-398.
- Aussenac G., 2000. Interactions between forests stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.*, 57, pp. 287-301.
- Bellefontaine R. 1979. Vigueur de croissance du cyprès de l'Alas (*Cupressus atlantica*) dans son aire naturelle et dans son aire d'introduction au Maroc. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 19, pp. 235-272.
- Benabid A., 2000. Flore et Ecosystème du Maroc, Evaluation et préservation de la biodiversité. Editions. Ibis Press, Paris. P. 51, pp. 214 - 322.
- Benzyane M., Aafi A., Sbay H., EL Antry S., Yassine M., Ilmen R., Ghailoule D., 2010. Les écosystèmes naturels marocains et les changements climatiques. Charia Omar Ibn Khatab, B.P. 763 Agdal, Rabat, Maroc. 88p.
- Braesco A., 1980. Potentiels de sève et réaction à la sécheresse des Cèdres, Pins et Chênes en Provence calcaire. Avignon : INRA-Station de Sylviculture méditerranéenne. 29 p.
- Breda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, pp. 625-644.
- Breda, N., Granier, A., & Dreyer, E., 2004. Physiologie des arbres : Les effets de la sécheresse et de la canicule. *Forêt de France*, 474, pp. 23-24.
- Bounakhla A., 2015. Production des plants de chêne-liège (*Quercus suber* L.) dans les pépinières forestières au Maroc : qualité et perspectives d'amélioration. Mémoire de troisième cycle de l'ENFI, 149 p.
- Chambel M. R., Climent J., Al a R., 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes, *Ann. For. Sci.* 64, pp. 87-97.
- Chambers J.L., Hinckley, T.M., Cox G.S., Metcalf C.L., Aslin R.G., 1985. Boundary-line analysis and models of leaf conductance for four oak-hickory forest species. *Forest Sciences*, 31(2), pp. 437-450.
- Cheddadi, R. 2015. Impact des changements climatiques passés sur la fragmentation des cédras et sapinières au Maroc et au Liban. Compétences de recherche de Montpellier et du Languedoc-Roussillon dans l'étude des impacts et adaptations au changement climatique. 1p. <http://www.agropolis.fr/changement-climatique/exemple.php?id=198>
- Corcuera, L., H. Cochard, E. Gil-Pelegrín and E. Notivol., 2011. Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P50) under severe drought. *Trees* 35, pp. 1033-1042.
- Davi H. 2015. Impact des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers de la région méditerranéenne. *Innovations Agronomiques* 47 (2015), 1-16
- Demarteau M., Francois L., Cheddadi R., et Roche E., 2007. Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs Responses of *Cedrus atlantica* when faced with past and future climatic changes. *Geo-Eco-Trop*, 31, pp. 105 - 146
- Ducrey M., 1988. Réaction à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *R.F.F.*, 11(5), pp. 359-370.
- Ducrey M., 1998. Le fonctionnement écophysologique d'un taillis de chêne vert: comparaison entre taillis fermé et taillis éclairci. Groupe chènes, réunion de Bordeaux, 21-22-23 Avril 1998.
- Ducrey, M., 1994. Adaptation du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) au climat méditerranéen : aspects écophysologiques de sa réaction à la sécheresse. *Annales de la Recherche Forestière du Maroc*. 27, pp. 140-152.
- El Habachi M., 2012. Normes de qualité des plants de chêne-liège produits au Maroc et en Andalousie et comportement des jeunes semis de la « Maâmora » sous la contrainte hydrique édaphique. Mémoire de 3^{ème} cycle. ENFI, Salé, 100 p+ annexes.
- Finkelstein, 1981. Influences des conditions d'alimentation hydrique sur le débourrement et la croissance de jeunes plants de cèdres (*Cedrus atlantica* Manetti) cultivés en serre. *Ann. Sei. forest.* 38 (4), pp. 109-126.
- Froux F., Ducrey M. et Dreyer E., 2005. Vulnérabilité to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean

- conifers: consequences for stomatal regulation of water loss. *Trees* 19, pp. 137-144.
- Granier, A. and D. Loustau. 1994. Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. *Agric. For. Meteorol.* 71, pp. 61-81.
- Guehl J.M., Aussenac G., Photosynthesis decrease and tomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill in response to water vapor pressure difference. 83, pp. 316-322.
- Guehl J.M., Fort C., Ferh A., 1995. Differential responses of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculated oak plants, *New Phytol.* 191, pp. 149-157.
- Harfouche A., 2003. Retrospective early test for adult vigor of *Pinus pinaster* families grown under two water regimes. Implications for early selection, *Ann. For. Sci.* 60, pp. 539-547.
- Kozlowski T.T., 1992. Carbohydrates sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, 58(2), pp: 107-222.
- Ksontini M., Louguet P., Laffray D., Rajeb M. N., 1998. Comparaison des effets de la contrainte hydrique sur la croissance, la conductance stomatique et la photosynthèse de jeunes plants de chenes méditerranéens (*Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*) en tunisie. *Ann. Sci. For.* 55, pp. 477-495.
- Ladjal M., Epron D. and Ducrey M., 2000. Effects of drought preconditioning on thermotolerance of photosystem II and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings. *Tree Physiology* 20, pp. 1235-1241.
- Ladjal M., Huc R. and Ducrey M., 2005. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree physiology* 25, pp. 1109-1117.
- Limousin J.M., 2009. Vulnérabilité du chêne vert (*Q. ilex* L.) à une augmentation de la sécheresse : Quels ajustement fonctionnels ? Thèse de Doctorat, SUPAGRO de Montpellier, 250P.
- Lo Gullo M.A. et Salleo S., 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.* 108, pp. 267-27ft
- Loustau D., Crepeau S., Santore M., Guye M., Saur E., 1995. Growth and water relations of three geographically separate origins of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) under saline conditions, *Tree Physiol.* 15, pp. 569-576.
- Ludlow M., 1989. Stratégies of response to water stress. In Carleir *et al.*, 1992., Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L) dans une formation montagnarde mesoxérophile. *Ann Sci For* 49, pp. 207-223.
- M'hirit O., 1994. Le cèdre de l'Atlas : Présentation générale et état des connaissances à travers le réseau Silva Méditerranéenne : « le cèdre ». Actes du Séminaire International sur le Cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc) 7-11 juin 1993. *Ann. Rech. For.* 27(1) : 4-49.
- McDowell, N., Oockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williamson, D.G. & Yepez, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought. *New Phytologist*, 178, pp. 719-739.
- Newton RJ, Funkhouser EA, Fong F, Tauer CG., 1991. Molecular and physiological genetics of drought tolerance in forest species. *For Ecol Manag*, 43, pp. 225-50.
- Nguyen A., Lamant A., 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water-stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances, *Tree Physiol.* 5, pp. 123-133.
- Nguyen-Queyrens A., Costa P., Loustau D., Plomion C., 2002. Osmotic adjustment in *Pinus pinaster* cuttings in response to a soil drying cycle. *Ann For Sci* 59, pp. 795-799
- Quezel P. 1999. Biodiversité végétale des forêts méditerranéennes, son évolution éventuelle d'ici à trente ans. *Forêt Méditerranéenne*, XX(1), pp : 3-8.
- Rhanem M., 2011. Aridification du climat régional et remontée de la limite inférieure du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) aux confins de la plaine de Midelt (Maroc). *Physio-Géo-Géographie Physique et Environnement*, 2011, vol. 5, pp. 143-165.
- Rousset N. et Arrus R., 2006. L'agriculture du Maghreb au défi du changement climatique : quelles stratégies d'adaptation face à la raréfaction des ressources hydriques ? Communication à WATMED 3, 3^{ème} conférence internationale sur les Ressources en Eau dans le Bassin Méditerranéen, Tripoli (Liban), 1 -3 novembre 2006. Laboratoire d'Economie de la Production et de l'Intégration Internationale Groupe Energie et Politiques de l'Environnement (EPE) FRE 2664 CNRS-UPM. 8p.
- Sall P.N., Aussenac G., Dreyer E., Granier A., 1991. Limitation par la sécheresse de la croissance d'eucalyptus *Camaldulensis* Dehn. En climat Sahélo-soudanien au Sénégal, *Rev. For. Fr.* XLIII. 4.
- Sáenz-Romero C., Lindig-Cisneros R.A., Joyce D.G., Beaulieu J., Bradley J.C., Jaquish B.C. 2016. Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, Vol. XXII (3), septiembre-diciembre, 2016.
- Thomas F.M., Gausling T., 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought, *Ann. For. Sci.* 57, pp. 325-333.
- Turner NC., 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust J Plant Physiol*, 13, pp. 175-90.
- Webb, R.A., 1972. Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. hort. Sci.* 47, pp. 309-319.
- Zhang, J., Marshall, J.D., 1994. Population differences in water-use efficiency of wellwatered and water-stressed western larch seedlings. *Can. J. For. Res.* 24, pp. 92-99
- Zine El Abidine A., Lamhamedi M. S. Taoufik A., 2013. Relations hydriques des arbres sains et dépérissants de *Cedrus atlantica* M. au Moyen Atlas Tabulaire au Maroc, *Geo-Eco-Trop.* 37, 2, pp. 157-176
- Zine El Abidine A., Bernier P.Y. et Plamondon A.P. 1997. Ecophysiologie de l'épinette noire (*Picea mariana*) en relation avec sa tolérance au stress hydrique. *Ann. Rech. For. Au Maroc* ; 30, pp : 145-166.
- Zine EL Abidine, A., 2003. Le dépérissement des forêts au Maroc : analyse et stratégies de lutte. *Sécheresse* ; 14 (4), pp. 18-209.

Annexe 1

Description détaillée de la méthodologie relative à l'évaluation de l'effet de l'assèchement édaphique graduel sur le comportement des plants de cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne et cyprès de l'Atlas

Après la réception des plants des trois espèces (cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne et cyprès de l'Atlas), 25 plants par espèce ont été échantillonnés au hasard pour procéder à une caractérisation initiale par la mesure de la hauteur de la tige (cm), le diamètre au collet (mm), la longueur des racines (cm), la masse sèche de la partie aérienne (g), la masse sèche de la partie racinaire (g) et le rapport entre les deux dernières variables. Ces données ont servi aussi à déterminer des modèles de corrélation, à l'aide des équations de régression, entre la masse sèche des parties aérienne (Msa) et racinaire (Msr) en fonction du diamètre au collet (DC) et de la hauteur de la tige (HT). Les corrélations ont été déterminées à l'aide du logiciel libre « R version 3.0.2 » (Tab. a). Les modèles ayant présenté un coefficient de détermination très hautement significatif ont servi à estimer la masse sèche initiale des semis plantés. Ces estimations ont été utilisées pour déterminer, à la fin de l'expérimentation, l'effet du traitement d'assèchement sur les masses sèches des trois espèces étudiées.

Tab. a :

Equations de régression estimant la masse sèche des parties aériennes (Msa) et des racines (Msr) à l'aide d'un échantillon de 25 plants par espèce. DC= Diamètre au collet, HT = Hauteur de la tige.

Espèce	Partie	Equation de régression	R2
Cèdre de l'Atlas	Partie aérienne	Msa= 0,13481 DC + 0,03963 HT	0,98
	Racines	Msr= 0,363368 DC	0,99
Pin maritime de montagne	Partie aérienne	Msa= 0,09923 HT	0,98
	Racines	Msr= 0,44849 DC	0,95
Cyprès de l'Atlas	Partie aérienne	Msa= 0,083479HT	0,96
	Racines	Msr= 0,3894 DC	0,95

Traitement d'assèchement édaphique

Tous les plants ont été repotés dans des sachets en polyéthylène noir de 3,5 litres de volume, contenant un mélange de deux substrats (un terreau et un terreau de charbonnière) prélevés dans la forêt de la Maâmora. Tous les sachets ont été remplis d'une manière similaire. Les plants ont été ensuite installés dans la pépinière de l'Ecole nationale forestière d'ingénieurs, sous une ombrière laissant passer environ 70% de lumière solaire. Le substrat de culture, caractérisé au laboratoire de l'INRA de Rabat, a une texture limono-sableuse (94%), avec un faible taux d'argile et de matière organique et une absence totale de calcaire. Après la reprise de croissance, un mois après repotage, les plants ont été soumis à une sécheresse édaphique selon un régime d'arrosage d'intensité graduelle de 10 (A10), 20 (A20) et 30 (A30) jours sur deux cycles de 30 jours chacun, appliquée à partir du 19 mai 2014 jusqu'au 23 juillet 2014. Mais, le nombre de périodes d'assèchement (cycles) appliquées a varié selon la durée du traitement d'assèchement. Il a été de 2, 3 et 6 respectivement pour les traitements A30, A20 et A10. Le traitement d'assèchement a été appliqué un jour après l'arrosage à saturation du substrat de culture. Durant la période de l'expérimentation, les températures minimum et maximum ont oscillé respectivement entre 7,8 à 22,1°C et 21 à 31,2°C. Les précipitations ne sont survenues qu'à deux dates (21 mai 2014 et le 1^{er} juillet 2014) et n'ont pas dépassé 3 mm. Les températures ont été plus élevées durant le premier cycle que le second. Le traitement d'assèchement a été répété trois fois selon un dispositif expérimental « split-plot » à deux facteurs de classification (régime d'arrosage, espèce). Le facteur espèce (sous parcelle) a été varié à l'intérieur du traitement (régime d'arrosage) (grande parcelle) pour permettre une meilleure précision dans l'analyse de l'effet « espèce ». Ceci s'est traduit par 36 unités expérimentales au total. Chaque unité expérimentale est constituée de 20 plants par espèce, soit un total de 720 plants pour tout le dispositif expérimental.

Evaluation de l'effet du déficit hydrique édaphique

L'évaluation de l'intensité du déficit hydrique édaphique, au cours de l'expérimentation, a été entreprise, chaque 10 jours, à l'aide de la détermination de la teneur en eau disponible relative (TEDR) selon la formule suivante : $TEDR (\%) = TER (\%) / TED (\%)$

Avec :

- Teneur en eau relative : $TER (\%) = (Masse\ fraîche - Masse\ sèche) / Masse\ sèche$
- Teneur en eau disponible : $TED (\%) = He (\%) - Hft (\%)$
- Humidité équivalente (teneur en eau maximale) : $He (\%) = (Masse\ à\ saturation - Masse\ sèche) / Masse\ sèche$
- Humidité au point de flétrissement temporaire : $Hft (\%) = (Mff - Masse\ sèche) / Masse\ sèche$
- (Mff : Masse fraîche lorsque les plants ont présenté des signes d'assèchement avancé sans mortalité)

La teneur en eau relative du substrat de culture a été déterminée par double pesée (par gravimétrie) avant et après étuvage à 60°C pendant 48h à l'aide d'une balance de précision (0,001).

L'effet du traitement d'assèchement sur les plants des trois espèces a été évalué à l'aide de la mesure du potentiel hydrique décrivant leur statut hydrique à l'aide de la chambre à pression, selon la méthode décrite par ZINE EL ABIDINE *et al.* (2013). Ces mesures ont été effectuées tous les 10 jours durant l'expérimentation. A chaque jour d'échantillonnage, le potentiel hydrique des plants a été mesuré à l'aube (avant le lever

du soleil) et à midi (milieu de la journée) pour déterminer respectivement le potentiel hydrique de base (ψ_b) et le potentiel de midi (ψ_m). Le potentiel hydrique de base (ou pré-aube) sert d'indicateur de l'état d'équilibre hydrique entre les plants et l'humidité du sol, alors que le potentiel hydrique de midi indique l'état d'équilibre hydrique entre les plants, le sol et la demande évapotranspiratoire de l'air (ZINE EL ABIDINE *et al.* 2013). Les deux paramètres ont permis de déterminer l'amplitude journalière du potentiel hydrique (AJPH) ($\Delta\psi_w = \psi_b - \psi_m$). L'AJPH traduit, indirectement, la dynamique des échanges gazeux des plantes dont en particulier la transpiration. Sa valeur est grande lorsque les échanges sont plus intenses, mais elle diminue lorsque la demande évapotranspiratoire de l'air est faible et/ou le déficit hydrique du sol est accentué. La relation entre le potentiel hydrique de base et l'AJPH a permis d'estimer aussi le potentiel hydrique critique (ψ_c) qui indique le niveau du stress hydrique à partir duquel la vie de la plante est menacée (AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; ZINE EL ABIDINE *et al.* 2013). Le potentiel hydrique critique correspond au potentiel hydrique de base le plus négatif qui est corrélé à une AJPH très faible, voire nulle. AUSSENAC et GRANIER (1978) suggèrent que la plante est stressée lorsque l'AJPH atteint le niveau de 4 bars. Le stress hydrique est sévère, lorsque l'AJPH est nul ($\psi_b - \psi_m$).

L'accroissement total en hauteur et en diamètre a été estimé par rapport aux valeurs initiales mesurées avant l'application des traitements d'assèchement. L'accroissement de la masse sèche des parties aériennes et racinaires a été déterminé par la différence entre les valeurs obtenues à la fin de l'expérimentation et les valeurs initiales estimées à l'aide des modèles de régression déterminés (Tab. a). Ces mesures ont porté sur deux plants par espèce et par unité expérimentale choisis avant la mise en application du traitement d'assèchement.

Analyse des données

Les données obtenues durant la période de mesures ont été analysées selon les procédures de l'analyse de la variance et la comparaison multiple des moyennes en utilisant les logiciels R.3.0.3 et SPSS 20. Les moyennes ont été comparées selon la méthode Student-Newman-Keuls (S.N.K). Les différences dues aux effets contrôlés (cycle, traitement d'assèchement, espèce) ont été considérées significatives à un seuil de probabilité inférieur ou égale à 0,05. La détermination des relations entre les variables de croissance (accroissements en diamètre au collet, en hauteur de la partie aérienne, des masses sèches des parties aériennes et racinaires) et le statut hydrique des plants exprimé par le potentiel hydrique ont été estimées à l'aide des courbes limites (WEBB, 1972 ; CHAMBERS *et al.*, 1985).

Annexe 2

Analyse des résultats de l'effet de l'assèchement édaphique sur le comportement des plants de cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne et cyprès de l'Atlas soumis à différents régimes d'irrigation (témoin, A10, A20 et A30)

Effet de l'assèchement édaphique sur le statut hydrique des plants

Les régimes d'assèchement édaphique appliqués ont affecté d'une manière très hautement significative ($p < 0,0001$) le statut hydrique des plants du cèdre de l'Atlas, du pin maritime de montagne et du cyprès de l'Atlas exprimé par le potentiel hydrique de base (pré-aube) (ψ_b), de midi (ψ_m) et par l'amplitude journalière du potentiel hydrique ($\Delta\psi_w$). Les interactions double et triple entre les sources de variation (cycle d'assèchement, traitement et espèce) sont aussi significatives (Tab. II). Cependant, l'effet négatif de l'assèchement édaphique a été plus marqué sur les plants de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas après 20 et 30 jours d'assèchement, contrairement au cas des plants de pin maritime de montagne dont le statut hydrique n'a été que très peu affecté par l'assèchement édaphique, leur potentiel hydrique n'ayant jamais dépassé - 6 bars (Tab. III).

Le potentiel hydrique de base (ψ_b) des plants, qui traduit l'état d'équilibre entre le statut hydrique des plants et celui du substrat de culture, a varié significativement ($p < 0,001$) avec l'assèchement du substrat de culture pour atteindre des valeurs plus négatives notamment après un assèchement de 30 jours (Tab. III). Mais cette réduction est variable selon les espèces ; ainsi chez le pin maritime de montagne, le ψ_b n'a pas été très affecté par le déficit hydrique du substrat dans les deux cycles d'assèchement en enregistrant des valeurs supérieures à - 6 bars. Cependant chez les plants des deux autres espèces, la diminution la plus forte du ψ_b a été observée dans les deux cycles après l'assèchement de 30 jours. Le ψ_b a été de - 24,67 ; - 19,00 bars pour le cèdre de l'Atlas et - 52,33 ; - 31,25 bar pour le cyprès de l'Atlas respectivement à la fin du premier et du deuxième cycle d'assèchement. Le ψ_b des plants de cèdre a chuté, par rapport à celui du témoin, de - 18,84 et de - 13, 17 bars, celui des plants du cyprès de l'Atlas de - 7,00 et - 25,42 bars respectivement après le premier et le deuxième cycle. Le statut hydrique des plants de cyprès de l'Atlas a été plus affecté que celui des plants du cèdre de l'Atlas (Tab. III).

L'évolution du potentiel hydrique de midi (ψ_m), qui intègre l'effet de l'état hydrique du substrat et la demande évapotranspiratoire de l'air sur le statut hydrique des plants, a suivi la même tendance que celle du potentiel de base (Tab. III). Sous des conditions d'assèchement édaphique modérées (A10 et A20), le ψ_m a baissé jusqu'à - 21,42 et - 27, 50 bars et à - 17,33 et - 14,33 bar respectivement chez les plants de cèdre et du cyprès au cours du premier cycle et du deuxième cycle. Mais après 30 jours d'assèchement, ou la TERD a fortement baissé, le ψ_m des plants du cèdre de l'Atlas et du cyprès de l'Atlas a atteint des valeurs significativement plus négatives avec - 28,00 et - 27,83 bars et - 53,83 et - 49,50 bars respectivement pour le premier et le deuxième cycle d'assèchement. La réduction du ψ_m par rapport à celui des plants témoins a été de - 15,58 et - 14,33 bars pour le cèdre de l'Atlas et de - 44,75 et - 39,17 bars pour le cyprès de l'Atlas. Le ψ_m des plants de pin maritime

n'a pas dépassé - 6 bars sous tous les traitements d'assèchement édaphique. A l'instar du potentiel hydrique de base, le ψ_m des plants de cyprès de l'Atlas a été plus négatif que celui du cèdre de l'Atlas au niveau des traitements A20 et A30 pendant le premier cycle et au niveau du traitement A30 à la fin du second cycle. Les valeurs du ψ_m ont atteint, après 30 jours d'assèchement, des niveaux proches du ψ_b . Cette tendance montre que le statut hydrique des plants de cyprès de l'Atlas a été plus déficitaire que celui des deux autres essences (Tab. III).

L'amplitude journalière du potentiel hydrique ($\Delta\psi_w$), qui traduit la dynamique journalière de transpiration des plants, a varié aussi d'une manière très hautement significative ($p < 0,001$) au cours des deux cycles d'assèchement, en fonction du régime d'arrosage et de l'espèce (Tab. II et III). Sous des conditions hydriques optimales, l' $\Delta\psi_w$ a varié de 0,75 à 7,67 bars respectivement chez les plants de pin maritime et de cèdre de l'Atlas. Celui des plants de cyprès de l'Atlas a atteint une valeur intermédiaire. Après un arrêt d'arrosage de 20 jours, l'amplitude journalière la plus élevée et a atteint 11,75 et 13,42 bars respectivement chez les plants de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas. Mais après 30 jours d'assèchement, et à la fin le premier cycle, l' $\Delta\psi_w$ a significativement baissé notamment chez les plants de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas, où elle a enregistré 3,33 et 2,83 bars. Cependant à la fin du deuxième cycle, l' $\Delta\psi_w$ a augmenté pour atteindre 8,83 et 18,25 bars respectivement chez les plants de cèdre et de cyprès de l'Atlas. Chez les plants de cyprès de l'Atlas, l' $\Delta\psi_w$ a été généralement plus élevée que celle des plants de cèdre de l'Atlas ; au contraire, celle des plants de pin maritime a été la plus faible. Les plus faibles amplitudes journalières obtenues, chez les plants de pin maritime de montagne, statistiquement similaires quel que soit le traitement, sont dues au fait que le potentiel hydrique de midi n'a pas sensiblement varié à l'échelle de la journée et n'a pas été modifié par le déficit hydrique édaphique (Tab. III). Contrairement aux deux autres espèces, le statut hydrique des plants de pin maritime de montagne n'a pas changé significativement au cours des jours de mesure.

L'estimation du potentiel hydrique critique (ψ_c), qui correspond au potentiel hydrique de base le plus négatif associé à une amplitude journalière du potentiel hydrique ($\Delta\psi_w$) très faible ou même nulle ($\psi_b = \psi_m$), a révélé que ce paramètre a été de - 6,50 ; - 29 et -55,5 bars respectivement chez les plants de pin maritime de montagne, de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas. Le ψ_c du cyprès de l'Atlas a été plus négatif que celui du cèdre de l'Atlas, alors que celui du pin maritime est le moins négatif.

Effet du déficit hydrique édaphique sur la croissance des plants

Le régime d'assèchement des plants a affecté significativement ($p < 0,001$) la croissance des trois espèces étudiées, mais l'effet a varié selon l'intensité de l'assèchement et l'espèce (Tab. IV). Ainsi, l'accroissement en hauteur des plants témoins, toute espèce confondue, a varié entre 1,94 et 6,19 cm. Les arrêts d'arrosages, même après un mois de croissance, n'ont pas perturbé significativement le développement des plants du cèdre de l'Atlas. En revanche ceux des autres espèces ont réagi différemment aux arrêts d'arrosages. A la fin de l'expérimentation (après deux cycles d'assèchement), la réduction de l'accroissement en hauteur des plants de pin maritime et de cyprès de l'Atlas a été d'autant plus significative que la durée du traitement d'assèchement est longue. L'accroissement en hauteur des plants de cyprès de l'Atlas a été plus affecté par l'assèchement édaphique que ceux des deux autres espèces. La réduction de croissance en hauteur des plants a été de 75,25% contre 60,82 et 11,15% respectivement chez les plants de pin maritime de montagne et de cèdre de l'Atlas. Sous des conditions hydriques très favorables (témoin), le cyprès de l'Atlas paraît plus performant que les deux autres essences avec une augmentation de l'accroissement en hauteur de 6,19 cm contre 4,29 et 3,85 cm respectivement chez le cèdre de l'Atlas et le pin maritime de montagne (Tab. IV).

A l'instar de la croissance en hauteur, les accroissements du diamètre au collet ont été eux aussi significativement influencés par le traitement d'assèchement édaphique ($p < 0,01$). Mais, l'effet a varié significativement selon l'espèce et la durée d'assèchement. Pour le témoin, l'accroissement en diamètre au collet, durant les deux mois de l'expérimentation, a varié, pour toute espèce confondue, entre 0,97 et 2,58 mm. Au terme de l'expérimentation, c'est la durée d'assèchement la plus longue qui a provoqué la diminution la plus forte estimée à 56,84% ; 62,03% et 68,22% respectivement chez les plants de cyprès de l'Atlas, de cèdre de l'Atlas et de pin maritime de montagne. La comparaison de l'effet de l'assèchement édaphique sur la croissance en hauteur et en diamètre au collet pour les trois espèces montre que la réduction de l'accroissement en hauteur, après un assèchement accentué, a été relativement plus forte que celle du diamètre au collet chez les plants de cyprès de l'Atlas. Le contraire est observé chez le cèdre de l'Atlas et le pin maritime (Tab. IV).

Effet du déficit hydrique édaphique sur la masse sèche des plants

L'assèchement édaphique a affecté négativement l'accroissement en masse sèche des parties racinaires et aériennes des plants des trois espèces d'une manière significative ($p < 0,05$). Mais, l'effet a varié selon la durée d'assèchement et selon les espèces (Tab. IV). L'accroissement estimé en masse sèche des parties aériennes des plants témoins a varié, pour toute espèce confondue, entre 4 et 8 g. L'assèchement édaphique a provoqué une réduction de la masse sèche variant entre 0,74 et 4,45 g. La réduction significative la plus sévère, par rapport au témoin, a été constatée après des arrêts d'arrosage de 30 jours. Les taux de réduction enregistrés sont 33,76 ; 58,32 et 51,61% respectivement chez le cèdre de l'Atlas, le pin maritime et le cyprès de l'Atlas. La réaction aux arrêts d'arrosage de 10 et de 20 jours diffère significativement selon l'espèce ($p < 0,05$). Chez le cèdre de l'Atlas, les réductions obtenues sont moins élevées que celle du pin maritime, soit une réduction respectivement de 7,86 et 8,70% contre 22,94 et 32,24% pour les plants de pin maritime qui paraît plus sensible à la contrainte hydrique moyennement sévère que le cèdre de l'Atlas. Chez le cyprès de l'Atlas, contrairement aux hauteurs et aux diamètres au collet qui ont diminué sous l'effet de la sécheresse édaphique, les masses sèches n'ont pas été significativement modifiées par rapport au témoin (Tab. IV).

L'accroissement en masse sèche des racines chez les plants témoins a varié entre 0,89 g et 3,79 g respectivement chez le cyprès de l'Atlas et le pin maritime (Tab. IV). Chez les plants traités, l'accroissement a varié entre 1 et 3,39 g, mais les différences entre l'effet des traitements et les espèces sont très peu significatives. La croissance de la partie racinaire a été légèrement affectée par la sécheresse édaphique chez les trois espèces (Tab. IV).

Le rapport entre la biomasse aérienne et racinaire n'a pas été significativement modifié sous l'effet du traitement d'assèchement. Mais, au niveau de chaque traitement, il a varié significativement ($p < 0,01$) entre les trois espèces (Tab. IV). Chez les plants témoins, le rapport a été de 12,13 ; 3,49 et 2,86 respectivement chez les plants de cyprès de l'Atlas, de cèdre de l'Atlas et de pin maritime, ce qui montre que la partie aérienne des plants de cyprès de l'Atlas a été significativement plus développée ($p < 0,01$) que celle des racines. Cette situation est demeurée la même après traitement d'assèchement édaphique de 30 jours. Le rapport a été supérieur à 2,24 pour toutes les espèces et sous les différents traitements d'assèchement (Tab. IV).

Relations entre les paramètres de croissance et le statut hydrique des plants

La diminution de la teneur en eau du substrat de culture a provoqué une réduction significative ($p < 0,05$) de la croissance des plants des trois espèces, variable selon les régimes d'assèchement et leur intensité. Sous des conditions hydriques édaphiques optimales (témoins), la croissance des plants des trois espèces exprimée par différentes variables a été maximale, mais la réduction progressive des disponibilités hydriques édaphiques (Tab. I) a entraîné une réduction de la croissance des plants des trois espèces selon l'intensité de l'assèchement édaphique. Ainsi, l'estimation des seuils indiquant l'initiation de la réduction de la croissance et son arrêt, à l'aide des courbes limites entre les paramètres de croissance mesurés et les valeurs du potentiel hydrique de base, montre que les seuils varient selon la variable mesurée et selon les espèces (Tab. VI). Cependant le seuil marquant le début de réduction de la croissance est moins variable entre les paramètres de croissance et entre les espèces, il varie entre - 3,0 et - 10,5 bars. Au contraire, celui qui indique l'arrêt de croissance varie entre - 7 bar et - 59,5 bars. En général, le seuil en potentiel hydrique de base qui correspond à l'arrêt de la croissance des plants est nettement moins négatif chez les plants de pin maritime de montagne, suivi par celui des plants de cèdre de l'Atlas, celui des plants de cyprès de l'Atlas étant le plus négatif. Les niveaux du potentiel hydrique de base les plus négatifs indiquant l'arrêt de la croissance sont - 7,5 ; - 36,0 ; - 59,5 bars respectivement pour les plants de pin maritime de montagne, de cèdre de l'Atlas et de cyprès de l'Atlas (Tab. VI).



Photo 2 :
Vue du dispositif expérimental utilisé pour l'évaluation du comportement des plants de cèdre de l'Atlas (CA), de pin maritime de montagne (PM) et de cyprès de l'Atlas (CY) au déficit hydrique édaphique.
Photo A. Moustahssen.

Résumé

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.) paraît être plus vulnérable à la sécheresse qui deviendrait plus accentuée selon les prédictions du changement climatique. La sélection d'espèces forestières autochtones plus résistantes à la sécheresse figure parmi les alternatives d'atténuation au changement climatique. Le pin maritime de montagne (*Pinus pinaster* sub. *hamiltoni* var. *moghrebiana* H. del Villar) et le cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen), espèces autochtones, semblent, en raison de leur écologie, plus résistantes à la sécheresse et pourraient être plantées dans les sites où les conditions deviendraient défavorables aussi bien à l'installation de la régénération naturelle du cèdre que de celle des plants reboisés. L'objectif de cet article consiste à analyser les relations hydriques et la croissance des plants des trois espèces sous des conditions de sécheresse édaphique d'intensité graduelle de 10, 20 et 30 jours en deux cycles de 30 jours chacun.

L'assèchement édaphique a réduit significativement la teneur en eau du substrat de culture et a affecté négativement et significativement plusieurs variables écophysologiques des plants des trois espèces, mais l'effet a varié significativement selon l'espèce, la durée du traitement et le cycle d'assèchement. Le potentiel hydrique de base a atteint après 30 jours d'assèchement des valeurs très négatives surtout au premier cycle d'assèchement, - 25 bars et - 52 bars respectivement pour le cèdre et le cyprès de l'Atlas, mais celui du pin maritime de montagne n'a guère dépassé - 6 bars. Le potentiel hydrique critique estimé est de l'ordre de - 55,5 bars ; - 29 bars et - 6,5 bars respectivement chez les plants de cyprès de l'Atlas, de cèdre de l'Atlas et de pin maritime de montagne.

La croissance des trois espèces a été réduite significativement de 20 à 70 %, selon la variable mesurée, l'intensité de l'assèchement et l'espèce. Les plants de pin maritime de montagne ont été plus sensibles au déficit hydrique édaphique que ceux des autres espèces. Leur croissance s'est arrêtée, selon les paramètres, à des potentiels hydriques de base de l'ordre de - 6,8 à - 7,5 bars, alors que celle du cèdre de l'Atlas et du cyprès de l'Atlas, a continué à des niveaux plus négatifs respectivement jusqu'à - 32,5 à - 36 bars et de - 45 à - 59,5 bars.

Le comportement du cèdre de l'Atlas face à la sécheresse édaphique paraît intermédiaire entre celui du pin maritime de montagne qui présente un comportement d'évitement des pertes en eau, et celui du cyprès de l'Atlas qui paraît plus tolérant et qui maintient la transpiration à des niveaux plus négatifs du potentiel hydrique. L'installation d'essais de plantation dans les sites défavorables au cèdre dans son aire de distribution naturelle s'avère nécessaire pour favoriser à moyen et à long terme la migration assistée des espèces tolérantes à la sécheresse.

Mots clés : cèdre de l'Atlas, pin maritime de montagne, cyprès de l'Atlas, changement climatique, vulnérabilité à la sécheresse.

Summary

Water relations and growth of Atlas cedar, maritime mountain pine and Atlas cyprus seedlings subjected to gradual edaphic water deficit

Abstract: Atlas cedar (*Cedrus atlantica* M.) appears more vulnerable to drought than would become more accentuated according to the predictions of climate change. Selection of more drought resistant indigenous forest species is one of the alternatives for mitigating climate change. Mountain maritime pine (*Pinus pinaster* sub. *hamiltoni* var. *moghrebiana* H. del Villar) and Atlas cypress (*Cupressus atlantica* Gaussen) species, due to their ecology, are more resistant to drought and could be planted in sites where conditions would become unfavorable both for the installation of cedar natural regeneration and for reforested plants. Main objective of this work is to compare ecophysiological behavior of seedlings for this tree species, under gradual soil drought conditions, of 10, 20 and 30 drought days on two 30 day cycles.

Edaphic drying reduced significantly growing substrate water content and affected negatively and significantly several seedlings ecophysiological variables of the three species, but the effect varied significantly by species, duration of treatment and drying cycle. Atlas cedar and Atlas cypress plants predawn water potential has reached negative values of -24 and -52 bar respectively after 30 days of drying, but for maritime pine plants their value didn't exceeded -6 bar. Critical water potential estimated is about -55,5 bar; -29 bar and -6,5 bar respectively of Atlas cypress, Atlas cedar and maritime Pine seedlings.

Growth of the three species was significantly reduced by 20 to 70 % depending variable measured, drying intensity and species. Mountain pine seedlings were more sensitive to water deficit than other species. Their growth was stopped at predawn water potentials of -6,8 to -7,5 bar. While that of the Atlas cedar and Atlas cypress seedlings, growth continued to more predawn water negative levels respectively up to -32,5 -36 bar and -45 -59,5 bar.

Atlas cedar behavior face to edaphic drought seems to be intermediate between that of maritime mountain pine which has an avoidance behavior of water losses and that of Atlas cypress which seems more tolerant and maintains transpiration to more negative water potential level. Field trials are needed at sites unfavorable natural Atlas cedar sites to promote assisted migration of drought-tolerant species in the medium and long term.

Keywords: Atlas cedar, mountain maritime pine, Atlas cyprus, edaphic water deficit, drought vulnerability.

Summary

Water-related growth of seedlings of Atlas cedar, mountain maritime pine and Atlas cyprus subjected to gradual edaphic water deficit

Atlas cedar (*Cedrus atlantica* M.) appears more vulnerable to drought conditions that will worsen according to climate change predictions. Choosing more drought-resistant indigenous forest species is one of the alternatives for mitigating climate change: thanks to their ecology, mountain maritime pine (*Pinus pinaster* sub. *hamiltoni* var. *maghrebiana* H. del Villar) and Atlas cypress (*Cupressus atlantica* Gaussen) both native species, are more resistant to drought and could be planted on sites where conditions are likely to become unfavorable for both the inception of cedar natural regeneration and for replanted seedlings. The main purpose of this article is to compare the eco-physiological behavior and growth of seedlings of the three tree species in gradually-worsening soil drought conditions i.e. 10, 20 and 30 drought days over two 30-day cycles.

Edaphic drying significantly reduced the water content of the plants' substrate and had a significant negative effect on several eco-physiological variables of the seedlings of the three species; however, the impact varied significantly depending on the species, duration of treatment and drying cycle. Base (pre-dawn) water potential dropped to negative values for Atlas cedar and Atlas cypress plants, respectively to -24 and -52 bars after 30 days of drying, especially during the first drying-out period, though for maritime pine plants the value barely fell below some -6 bars. The estimated critical water potential for Atlas cypress, Atlas cedar and maritime pine seedlings was about -55.5, -29 and -6.5 bars respectively.

Growth of the three species was significantly reduced by 20% to 70 % depending on which variable was measured, drying intensity and species. Mountain pine seedlings were more sensitive to groundwater deficit than other species: their growth stopped at base (pre-dawn) water potentials of -6.8 to -7.5 bars whereas that of the Atlas cedar and Atlas cypress seedlings continued at more negative levels, respectively at -32.5 to -36 bars and -45 to -59.5 bars.

Atlas cedar behavior faced with edaphic drought seems to have been intermediate between that of maritime mountain pine, which displayed avoidance behavior in relation to water loss, and that of Atlas cypress which seems more tolerant and maintains transpiration at more negative water potential levels. Field trials of drought-tolerant species are needed within the natural area of distribution of the Atlas cedar but at sites unfavorable to it, in order to promote the assisted migration of drought-tolerant species over the medium and long term.

Keywords: Atlas cedar, mountain maritime pine, Atlas cyprus, edaphic water deficit, drought vulnerability.