



Physio-Géo

Géographie physique et environnement

Volume 15 | 2020

Varia 2020

Choix des essences de reboisement pour la forêt de la Maâmora (Maroc) sur la base de la tolérance des plants juvéniles à la sécheresse

Choice of reforestation species for the Maâmora forest (Morocco) according to the drought tolerance of juvenile seedlings

Abdenbi Zine El Abidine, Mohamed Bouderrah, Mohammed Sghir Lamhamedi, Fouad Mounir, Vanessa Has-Marleang Saint Jean et Quentin Ponette



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/physio-geo/11251>

ISBN : 978-2-8218-0427-2

ISSN : 1958-573X

Éditeur

Claude Martin

Édition imprimée

Pagination : 133-160

Référence électronique

Abdenbi Zine El Abidine, Mohamed Bouderrah, Mohammed Sghir Lamhamedi, Fouad Mounir, Vanessa Has-Marleang Saint Jean et Quentin Ponette, « Choix des essences de reboisement pour la forêt de la Maâmora (Maroc) sur la base de la tolérance des plants juvéniles à la sécheresse », *Physio-Géo* [En ligne], Volume 15 | 2020, mis en ligne le 04 juin 2020, consulté le 04 juin 2020. URL : <http://journals.openedition.org/physio-geo/11251>



Les contenus de *Physio-Géo - Géographie Physique et Environnement* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

CHOIX DES ESSENCES DE REBOISEMENT POUR LA FORÊT DE LA MAÂMORA (MAROC) SUR LA BASE DE LA TOLÉRANCE DES PLANTS JUVÉNILES À LA SÉCHERESSE

Abdenbi ZINE EL ABIDINE ⁽¹⁾, **Mohamed BOUDERRAH** ⁽¹⁾,
Mohammed Sghir LAMHAMED ⁽²⁾, **Fouad MOUNIR** ⁽¹⁾,
Vanessa Has-Marleang SAINT JEAN ⁽³⁾ et **Quentin PONETTE** ⁽⁴⁾

- (1) : École Nationale Forestière d'Ingénieurs, BP 511, boulevard Moulay Youssef ; Tabriquet, SALÉ, MAROC.
Courriels : zineenfi@gmail.com ; mboudenfi@gmail.com ; mounirf@hotmail.com
- (2) : Centre d'étude de la Forêt, Université Laval, 2325 rue de l'Université, QUÉBEC, QC G1V 0A6, CANADA.
Courriel : mohammed-sghir.lamhamedi.1@ulaval.ca
- (3) : Ministère de l'Environnement de la République de Haïti, 4 rue Émile Nau Delmas, 33 PORT-AU-PRINCE, HAÏTI. Courriel : vanessa.saintjean@yahoo.com
- (4) : Université catholique de Louvain (UCLouvain), Croix du Sud, 2 – boîte L7.05.09, CP 1348, LOUVAIN-LA-NEUVE, BELGIQUE. Courriel : quentin.ponette@uclouvain.be

RÉSUMÉ : Les plans d'aménagement de la forêt de la Maâmora au Maroc ont favorisé l'extension des plantations d'espèces exotiques aux dépens du Chêne-liège (*Quercus suber*), espèce climacique. Les sécheresses récurrentes et la perspective des changements climatiques imposent de revoir le choix des essences pour les reboisements dans cette forêt. L'objectif de ce travail consiste à évaluer les relations hydriques et la croissance des plants du Gommier rouge (*Eucalyptus camaldulensis*), du Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*), du Chêne-liège (*Quercus suber*) et du Pin maritime des Landes (*Pinus pinaster* ssp. *atlantica*), soumis à un déficit hydrique édaphique continu. Celui-ci a négativement et significativement affecté le statut hydrique des plants et leur croissance, mais l'effet a varié significativement selon les espèces et la durée d'assèchement. Le statut hydrique et la croissance des plants du Gommier rouge ont été plus affectés négativement par l'assèchement que ceux des autres espèces. La perte de croissance des plants du Gommier rouge a été de 22 à 65 % selon les paramètres d'évaluation. Le reboisement dans la forêt de la Maâmora devra favoriser le Chêne-liège, le Pin maritime des Landes et éviter le Gommier rouge. Par ailleurs, le Thuya de Berbérie mériterait d'être introduit dans les biotopes les moins favorables au Chêne-liège.

MOTS CLÉS : sécheresse, changement climatique, reboisement, Maâmora, Maroc.

ABSTRACT : Choice of reforestation species for the Maâmora forest (Morocco) according to the drought tolerance of juvenile seedlings

Management plans for Maâmora forest in Morocco favored exotic species plantations extension at the expense of cork oak (*Quercus suber*), a climax species. Recurrent drought and the prospect of climate change make it necessary to re-assess the choice of tree species for reforestation in this forest. The objective of this work is to evaluate water relations and growth of *Eucalyptus camaldulensis*, *Tetraclinis articulata*, *Quercus suber* and *Pinus pinaster* ssp. *atlantica* seedlings, which are subject to continuous soil water deficit. This affected negatively and significantly seedlings water status and their growth, but the effect varied significantly depending on species and drought duration. Water status and growth of *Eucalyptus camaldulensis* seedlings were more negatively affected by drying than those of other species. Growth loss of *Eucalyptus camaldulensis* seedlings was 22 to 65 % depending on the target parameters. Reforestation in Maâmora forest should favor *Quercus suber*, *Pinus pinaster* ssp. *atlantica*, and avoid *Eucalyptus camaldulensis*. *Tetraclinis articulata* should be introduced in least favorable biotopes for *Quercus suber*.

KEY WORDS : drought, climate change, reforestation, Maâmora, Morocco.

I - INTRODUCTION

La forêt de la Maâmora est située sur la façade atlantique du Maroc, dans le Nord-Ouest du pays, immédiatement au nord de Rabat, au niveau des villes de Salé et de Kénitra. Elle s'étend sur une largeur de 40 km, du nord au sud, et sur une longueur de 70 km, d'ouest en est (HCEFLCD, 2011 – Fig. 1).

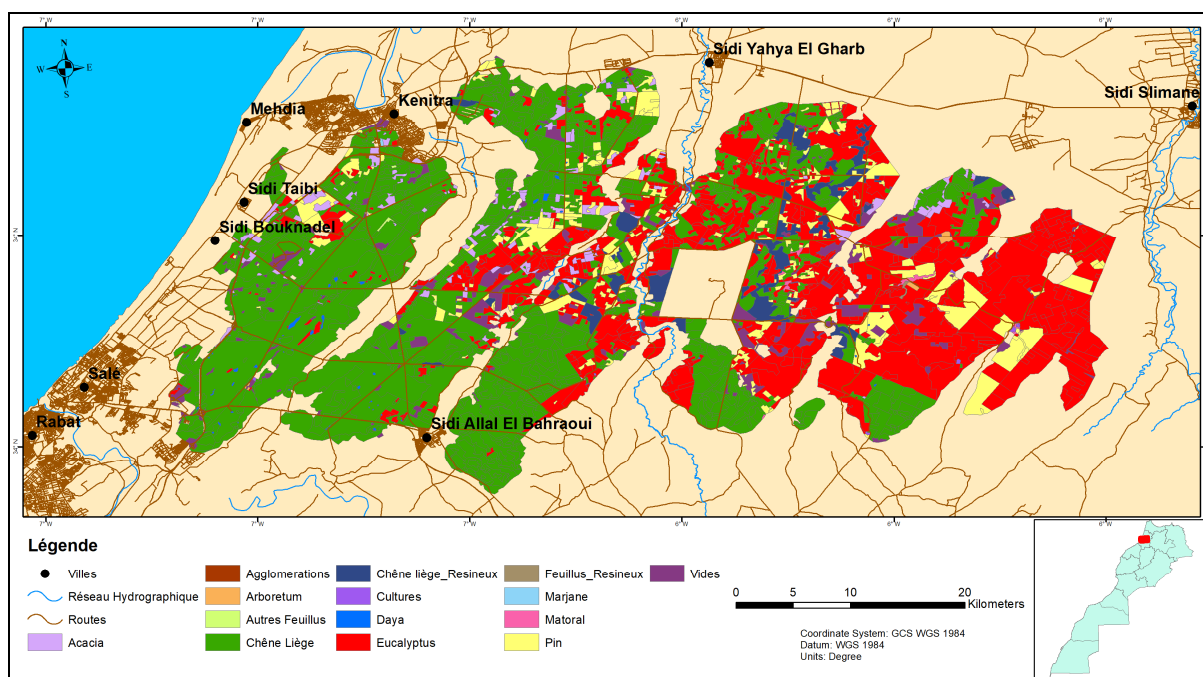


Figure 1 - Situation géographique et carte de la forêt de la Maâmora.

[réalisation : F. MOUNIR, 2020]

Les peuplements du Chêne-liège sont en vert, les reboisements en Eucalyptus en rouge.

Les autres espèces plantées (Pins et Acacias) sont de moindre importance.

Cette forêt est portée par un sol siliceux formé sur une couche de sables dont l'épaisseur dépasse localement 2,5 m et qui repose sur des argiles, épaisses parfois d'une vingtaine de mètres, venant au-dessus de calcaires lapiazés (A. LAOUNA *et al.*, 1997 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Le climat est de type méditerranéen atlantique, à nuance subhumide chaude près de la mer ou semi-aride tempérée à l'est. Le Q2 d'EMBERGER, qui atteint 89,5 à Kénitra, descend à 47,6 à Sidi Slimane, dans la partie orientale du massif forestier. L'hygrométrie de l'air est élevée, alors que les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 450 et 600 mm. Les températures (minimales et maximales relevées journalièrement) oscillent entre 2°C et 38°C. La sécheresse estivale dure souvent plus de deux mois (A. AAFI, 2007 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).

Constituée jadis de peuplements naturels purs de Chêne-liège (*Quercus suber* L.), cette forêt présente toujours un cortège floristique spécifique, notamment dans les parties les mieux conservées (A. AAFI, 2007). Au début du XX^{ème} siècle, avec une superficie de 133 000 ha, elle était la plus vaste subéraie de plaine au monde (A. BENABID, 2000 ; A. AAFI, 2007 ; HCEFLCD, 2011). Mais elle a subi de nombreuses et sévères perturbations au cours des

dernières décennies, sous la pression des populations qui vivent à l'intérieur et aux abords de la forêt, et du fait des aménagements forestiers (A.C. CAPEL, 2016 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).

Les impacts des populations locales résultent principalement du ramassage des glands (doux et donc très recherchés pour la consommation humaine), du prélèvement de bois de feu et du surpâturage (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016 ; HCEFLCD, 2015 ; A. EL MOKADDEM, 2016). Le cheptel (principalement ovin et bovin) était estimé à 383178 têtes en 2012 (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Selon les travaux récents (*ibidem*), les impacts, sur la forêt de la Maâmora, de la pression pastorale (Photos 1) et des prélèvements en bois de feu sont quatre fois supérieurs à ce que la forêt devrait raisonnablement produire. Une exploitation respectueuse du milieu couvrirait seulement 59,0 % des besoins fourragers du cheptel (HCEFLCD, 2015) et 30 % de ceux en bois de feu (estimés à 229548 stères – B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Cette surexploitation amplifie la vulnérabilité des écosystèmes forestiers de la Maâmora et accélère leur dégradation (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).



Photos 1 - Évolution des subéraies dans la forêt de la Maâmora.

[clichés : Abdenbi ZINE EL ABIDINE]

À gauche, pâturage excessif détruisant le sous-bois, sauf le Palmier nain (*Chamaerops humilis*) très peu palatable, et empêchant la régénération naturelle du Chêne-liège. À droite, peuplement âgé de Chêne-liège sans régénération naturelle et sans sous-bois ligneux.

La forêt de la Maâmora a fait l'objet de nombreux plans d'aménagement depuis le début du XX^{ème} siècle. Pour des raisons économiques, ils ont favorisé l'introduction d'essences exotiques à croissance rapide, qui ont été plantées dans les clairières et dans les secteurs où les peuplements de Chêne-liège dégradés présentaient une faible densité (HCEFLCD, 2011 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2011 ; M. BELHOUARI, 2013 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Ainsi le Chêne-liège céda-t-il de plus en plus sa place au profit d'espèces à croissance rapide, dont principalement le Gommier rouge (*Eucalyptus camaldulensis* Dehn), le Pin maritime des Landes (*Pinus pinaster* ssp. *Atlantica* H. del Villar), le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), le Pin pignon (*Pinus pinea* L.) et l'Acacia à tanin (*Acacia mearnsii* De Wild.) (Photos 1 et 2). Après un siècle de cette politique d'aménagement et de gestion, le chêne-liège ne couvre plus que 60000 ha, soit environ 50 % de la surface qu'il occupait initialement (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).

Cependant, après 1990, à la suite d'années de sécheresse et d'attaques massives des eucalyptus par un insecte xylophage redoutable (*Phoracanta semipunctata* F.), les gestionnaires



Photos 2 - Reboisements à base d'espèces exotiques dans la forêt de la Mâamora.

[clichés : Abdenbi ZINE EL ABIDINE]

De gauche à droite : Gommier rouge, Pin maritime des Landes, Pin d'Alep et Acacia à tanin.

forestiers ont pris davantage conscience de la valeur écologique, écosystémique, environnementale et socioéconomique du Chêne-liège, dont le liège génère des recettes importantes au profit des communes locales (B. BELGHAZI *et al.*, 2011 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016 ; A. EL MOKADDEM, 2016). La gestion de la subéraie de la Mâamora s'est alors de plus en plus orientée vers la réhabilitation du Chêne-liège, en réalisant des reboisements soit par des plants de cette essence, produits en pépinière, soit par le semis de glands, même sur des terrains qui étaient occupés jusque-là par des reboisements d'Eucalyptus au terme de leurs rotations (H. EL HACHIMI, 2010 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2011 ; A.C. CAPEL, 2016 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).

Certes, les plantations de Chêne-liège sont moins étendues que celles d'Eucalyptus et de Pins, mais leur importance a pris de l'ampleur au fil des années (H. EL HACHIMI, 2010 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2011 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Le bilan des reboisements à base de Chêne-liège réalisés de 1990 à 2018 est estimé à 27327 ha (HCEFLCD, 2018). Cependant les taux de réussite à deux ans des plantations de Chêne-liège n'ont pas dépassé 60 à 70 % dans les meilleurs des cas (H. EL HACHIMI, 2010 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2011). Les échecs, assez fréquents, sont dus aux sécheresses, à la présence antérieure d'eucalyptus, aux délits de pâturage, ainsi qu'à la production de plants de qualité insuffisante en pépinière et à la non-maîtrise de leur mise en terre (M. LAMHAMED *et al.*, 2000 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2011 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016 ; A. ZINE EL ABIDINE *et al.* 2016-a ; M. BOUDERRAH *et al.*, 2017) (Photo 3). En raison de ces contraintes, des taux de réussite de 60 % quatre années après plantation sont considérés comme acceptables (B. BELGHAZI *et al.*, 2011). À cet égard, on notera que les plantations du Gommier rouge et du Pin maritime, mais aussi du Pin pignon, du Pin d'Alep et de l'Acacia à tanin, ne rencontrent pas de telles difficultés, sauf cas de reboisements très tardifs au cours d'années particulièrement sèches.

Les Eucalyptus, les Pins et les Acacias sont encore intégrés aux programmes de reboisement, afin de contribuer à couvrir les besoins du pays en produits ligneux. En 2011, 42672 ha ont été reboisés en Eucalyptus, 9851 ha en Pins et 2816 ha en Acacias (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). En 2014, les peuplements de Chêne-liège occupaient 46,9 % de la superficie totale, contre 32,5 % pour les peuplements d'Eucalyptus (principalement de Gommier rouge), 7,6 % pour les Pins (toutes espèces confondues), 7,4 % pour les nouveaux



Photos 3 - Reboisements de Chêne-liège dans la forêt de la Mâamora.

[clichés : Abdenbi ZINE EL ABIDINE]

À gauche, reboisement partiellement réussi. À droite, reboisement dépérissant.

reboisements de Chêne-liège et 2,75 % pour les Acacias (*ibidem*). Le reste, moins de 1 %, correspondait aux surfaces non boisées.

Par ailleurs, un débat d'ordre écologique et environnemental est actuellement engagé, en relation avec les perspectives des changements climatiques. L'objectif est de trouver des solutions pour en atténuer l'impact sur la forêt de la Maâmora, en adaptant celle-ci à un contexte qui devrait être plus aride et sec que le climat actuel (M. BENZYANE *et al.*, 2010 ; B. BELGHAZI et M. MOUNIR, 2016). Les projections climatiques pour le Maroc prévoient une réduction des précipitations, une augmentation des températures et la multiplication des vagues de chaleur et des sécheresses exceptionnelles (A. MOKSSIT, 2012 ; M. TAABNI et M.D. EL JIHAD, 2012 ; MEMEE, 2014). À l'horizon 2050, il est prévu une augmentation de la température de 1 à 2,5°C et une diminution des précipitations de 15 % environ, mais qui pourrait dépasser 40 % selon certains scénarios (M.N. WOILLEZ, 2019). Dans le cas de la forêt de la Maâmora, la vulnérabilité aux changements du climat est croissante de l'ouest (plus humide) vers l'est (plus aride) (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016).

La sécheresse figure parmi les facteurs qui affectent négativement aussi bien la survie que la croissance des plants de reboisement ou de régénération naturelle au stade juvénile, et même celles des arbres matures (A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; C.D. ALLEN *et al.*, 2010 ; S. GROSSNICKLE, 2018). De plus, associée au réchauffement du climat, elle favorise les attaques parasitaires, les incendies et le dépérissement des arbres (A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; C.D. ALLEN *et al.*, 2010 ; A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2013). Les répercussions de ces changements climatiques sont devenues une réalité au Maroc, où les années humides font figure d'exception depuis la décennie 1990 (L. STOUR et A. AGOUMI, 2008 ; F. DRIOUECH, 2010 ; N. MOKHTARI *et al.*, 2014).

Les perspectives liées aux changements climatiques soulèvent des doutes quant à l'avenir de la forêt de la Maâmora et appellent une réflexion sur les stratégies d'aménagement à adopter pour en assurer la durabilité (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Les gestionnaires s'interrogent sur le choix des essences de reboisement pour faire face à l'intensification des stress environnementaux sévères, notamment ceux liés au déficit des précipitations et à l'augmentation de l'évapotranspiration (A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Les plants de Chêne-liège et ceux des autres essences plantées dans la Maâmora, comme le Pin maritime des Landes et les Eucalyptus, peuvent-ils résister à la récurrence

d'épisodes de sécheresse ? Faut-il s'orienter vers le maintien et la réhabilitation du Chêne-liège, espèce autochtone multi-usages jusqu'ici adaptée aux conditions écologiques locales, ou faut-il considérer d'autres essences, autochtones ou exotiques qui seraient plus résistantes à la sécheresse ? La seconde proposition relève de la migration assistée, qui consiste à introduire, dans des sites devenus moins favorables à des espèces autochtones, des essences forestières plus adaptées au nouveau contexte climatique (L. BENOMAR *et al.*, 2016). Mais avant d'en arriver là, il convient de faire le point sur l'adaptation à la sécheresse des espèces natives et exotiques actuellement présentes dans la forêt de la Maâmora et sur leur vulnérabilité face aux changements annoncés du climat (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 1997 ; A. ZINE EL ABIDINE, 2003). À cet égard, nos connaissances restent très limitées quant à leur tolérance à la sécheresse au stade juvénile, stade déterminant dans le processus de développement des essences forestières (S. GROSSNICKLE, 2018).

L'évaluation du comportement écophysiological et de la croissance des essences forestières en réponse à la sécheresse, sous des conditions naturelles et expérimentales, contribuerait à mieux cerner la vulnérabilité et la capacité d'adaptation des jeunes plants face à cet aléa climatique, notamment en phases de plantation et de croissance juvénile (M. DUCREY, 1988 ; A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 1997 ; A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-b). De ces études expérimentales, on peut attendre de nouvelles connaissances pour guider le choix des aménagistes et des gestionnaires en matière d'espèces à prioriser, domaine qui nous intéresse ici, mais aussi des avancées sur les techniques de plantation et d'entretien des reboisements.

Le présent travail a pour objectifs :

- 1/ de comparer les valeurs de paramètres représentatifs du statut hydrique (potentiel hydrique et teneur en eau) et de la croissance des plantes, mesurées, sous arrosage et dans des conditions expérimentales de déficit hydrique édaphique continu, sur des plants juvéniles de trois des principales essences entrant dans les programmes de reboisement de la forêt de la Maâmora (Chêne-liège, Pin maritime des landes, Gommier rouge), ainsi que du Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters).
- 2/ de proposer des recommandations en matière de choix d'essences à privilégier spécifiquement pour le reboisement de la forêt de la Maâmora.

Le Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters), bien qu'il ne soit pas actuellement utilisé pour les reboisements dans la forêt de la Maâmora, est intégré dans ce travail du fait qu'il s'agit d'une essence forestière autochtone à usages multiples bien adaptée aux bioclimats arides et semi-arides tempérés à chauds soumis aux influences océaniques. En outre, cette essence n'a pas de besoins spécifiques sur le plan édaphique et elle est plus thermophile que le Chêne-liège. Enfin, son aire biogéographique naturelle est proche de la forêt de la Maâmora (B. BENABID et F. FENNANE, 1994 ; A. BENABID, 2000). Ainsi l'introduction de cette espèce forestière dans certains espaces de la forêt de la Maâmora pourrait-elle être envisagée dans le cadre d'une migration assistée latitudinale, donc d'une stratégie proactive d'adaptation au changement climatique (L. BENOMAR *et al.*, 2016).

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) Matériel végétal

L'expérimentation a été conduite sur des plants d'une année appartenant à quatre espèces : Gommier rouge (*Eucalyptus camaldulensis*), Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*), Chêne-liège (*Quercus suber*) et Pin maritime des Landes (*Pinus pinaster* ssp. *atlantica*). Les

plants des deux premières espèces ont été produits respectivement dans les pépinières Dayet Zerzour et Benslimane. Ceux des deux autres ont été produits à la pépinière de Dar Salem. Les pépinières de Dayet Zerzour et Dar Salem se trouvent à proximité de Sidi Yahia (34°18'33" Nord, 6°18'41" Ouest), à l'est de Kénitra, et celle de Benslimane près de la ville du même nom (33°36'44" Nord, 7°07'16" Ouest), au nord-ouest de Casablanca (voir Fig. 1). Les plants, initialement destinés à des reboisements, ont été produits dans des conteneurs rigides de 500 cm³ renfermant un substrat de culture constitué de 75 % de compost organique commercial et 25 % de terreau forestier provenant de la forêt de la Maâmora.

Deux-cent soixante plants par espèce, tous âgés d'une année, ont été échantillonnés, de façon aléatoire, en vue de l'expérimentation. Leurs caractéristiques morphologiques sont présentées dans le tableau I.

Tableau I - Caractéristiques morphologiques moyennes des plants des différentes espèces au moment de leur rempotement, sur la base de trente échantillons choisis aléatoirement par espèce.

Espèce	Hauteur de la tige (cm)	Diamètre au collet (mm)	Masse sèche de la partie aérienne (g)	Masse sèche des racines (g)
GR	48,09 ± 5,95	4,12 ± 1,55	3,05 ± 1,87	0,93 ± 0,85
TB	43,88 ± 4,88	4,14 ± 1,37	5,89 ± 2,97	1,81 ± 1,40
CL	25,97 ± 5,00	4,66 ± 1,05	2,48 ± 0,70	7,23 ± 2,93 *
PM	23,61 ± 3,22	2,93 ± 0,72	1,81 ± 0,77	0,89 ± 0,60

GR : gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes. Les valeurs moyennes sont suivies des écarts-types. * : Les racines des plants du chêne-liège sont caractérisées par un pivot racinaire plus gros.

2) Conditions de culture et dispositif expérimental

L'étude s'est déroulée sur quatre mois, du début janvier au 17 mai 2017.

Du 5 au 12 janvier, pour chaque espèce, 176 plants de même dimension ont été repotés dans des sachets en polyéthylène noirs de 4 litres de volume, percés au fond, contenant chacun approximativement la même quantité d'un substrat prélevé dans la forêt de la Maâmora. Ce substrat de culture a été caractérisé au laboratoire de l'Institut National de recherche Agronomique (Rabat, Maroc). Il a une texture sablo-limono-argileuse (80 % de sables fins et 20 % de limons et d'argile). Les plants ont été ensuite placés dans la pépinière de l'École Nationale Forestière (ENFI) (34°02'28,50" Nord ; 06°48'00,50" Ouest) à Salé, sous une ombrière assurant une atténuation de la lumière de 70 %.

Après repotage, l'arrosage des plants a été effectué régulièrement. Près d'un mois après le débourrement des bourgeons apicaux, signe de la reprise de la croissance des plants, deux fertilisations successives ont été appliquées. Le fertilisant utilisé est de type "NPK 6-4-6" "Algoflash". Le 17 février et le 2 mars, chaque plant a reçu, après arrosage, environ 17 cl d'une solution contenant 4 ml du produit fertilisant concentré par litre d'eau. La croissance des plants du Gommier rouge, espèce à croissance rapide, a été stimulée plus fortement que celle des trois autres espèces par la fertilisation et l'arrosage (voir Photo 4). Tout au long de la période d'expérimentation, les températures minimales journalières ont varié entre 8 et 16°C

et les maximales entre 18 et 34°C.

À partir du 1^{er} avril, trois mois après le repotage, l'expérimentation proprement dite a débuté, la moitié des plants étant soumis à partir de cette date, après un arrosage jusqu'à saturation, à un assèchement hydrique édaphique continu, alors que les autres (plants témoins) ont été arrosés tous les deux à trois jours, selon les conditions atmosphériques. L'ensemble a été protégé des eaux de pluie, mais aussi en grande partie de la condensation de l'eau atmosphérique (rosée), par la mise en place d'un film en plastique transparent placé à 1,5 m environ au-dessus du dispositif expérimental.

L'expérimentation a été menée selon un protocole en "split-plot" à deux facteurs de classification (espèce-traitement). Quatre essais (ou "répétitions") ont été effectués simultanément, chacun portant sur une "parcelle" associant deux "sous-parcelles" : assèchement et arrosage. Les espèces, chacune groupée en "unités expérimentales" au sein des sous-parcelles, ont été positionnées différemment d'une sous-parcelle à l'autre, que ce soit pour une même répétition ou d'une répétition à l'autre (tableau accompagnant la Photo 4), afin d'assurer une meilleure précision lors de l'analyse statistique de l'effet "espèce" (analyse de la variance). Au total, le dispositif comportait : 4 parcelles (une par répétition) × 2 sous-parcelles (une par traitement) × 4 unités expérimentales (une par espèce) × 22 plants.

Du côté ensoleillé des parcelles, les unités expérimentales ont été bordées par des bacs contenant les mêmes espèces, afin d'éviter l'effet lisière.

La durée d'assèchement édaphique a varié selon la résistance des quatre espèces à l'assèchement du substrat de culture. En effet, le traitement a été arrêté lorsque les plants ont atteint le seuil de flétrissement temporaire marqué par la perte de turgescence et le dessèchement d'environ 50 % des feuilles. À ce niveau d'assèchement, les plants étaient proches du point de flétrissement permanent. Le seuil de flétrissement temporaire a été atteint après 15 jours pour les plants du Gommier rouge (le 16 avril – Photo 5), 25 pour ceux du Thuya de Berbérie (le 26 avril), 30 pour ceux du Chêne-liège (le 1^{er} mai) et 40 pour ceux du Pin maritime des Landes (le 11 mai), espèce qui a donc résisté le mieux à l'assèchement édaphique.

3) Évaluation de l'effet de l'assèchement édaphique

Les effets de l'assèchement édaphique sur la teneur en eau du substrat de culture et sur le comportement des plants des quatre espèces ont été évalués tous les cinq jours, du 11 avril (10^{ème} jour d'assèchement) au 11 mai (40^{ème} jour), jusqu'au seuil de flétrissement des plants pour chaque espèce. Dans la suite du texte, les intervalles de confiance indiqués correspondent à des écarts-types.

a. L'humidité des substrats

Les teneurs en eau pondérales (en % des matériaux secs) ont été déterminées sur des échantillons (de 250 à 300 g en général) prélevés à mi-hauteur des sachets. Il a été procédé par double pesée (gravimétrie) à l'aide d'une balance de précision (0,01 g), avant et après étuvage à 60°C pendant 48 heures. À chaque série de mesures, quatre échantillons (pris dans des unités différentes d'une fois à l'autre) ont été analysés par espèce et par traitement.

En complément, quatre séries de mesures ont été effectuées, sur des sachets arrosés et asséchés, après une saturation (les 30 mars, 18 avril, 3 mai et 12 mai) suivie d'un ressuyage d'une durée de l'ordre de 24 heures. Cela a permis d'évaluer la capacité au bac (J.W. WHITE,



Organisation des parcelles (une par répétition) :

Disposition des trente-deux unités expérimentales au sein des huit sous-parcelles								
R 1	GR	CL	TB	PM	TB	PM	CL	GR
R 2	TB	GR	PM	CL	PM	CL	GR	TB
R 3	CL	PM	GR	TB	CL	GR	TB	PM
R 4	PM	TB	CL	GR	GR	TB	PM	CL
	Unités expérimentales témoins (plants arrosés fréquemment).							
	Unités expérimentales asséchées (plants asséchés).							

Photo 4 - Vue du dispositif expérimental installé dans la pépinière de l'ENFI et tableau du positionnement des plants dans chaque répétition.

[clichés : Abdenbi ZINE EL ABIDINE]

R1, R2, R3, R4 : répétitions (toutes mises en place à la même date).

GR : Gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes.

Le tableau présente la disposition des unités expérimentales. La photographie montre la sous-parcelle arrosée de la répétition 4, vue de face

1964) des substrats de culture, équivalente de la capacité au champ pour les sols en place. Huit échantillons ont été analysés à chaque fois, prélevés dans des unités différentes d'une fois à l'autre, sans faire de distinction entre les espèces. Les valeurs mesurées vont de 12,2 à 21,9 % et les moyennes pour huit échantillons, de $15,3 \pm 1,9$ % (saturation du 18 avril) à $19,6 \pm 1,9$ % (saturation du 30 mars). La moyenne des 32 mesures s'établit à $17,0 \pm 2,5$ %. Cette valeur a été retenue comme représentative de l'humidité après ressuyage des substrats des unités vouées à l'assèchement.

b. Le statut hydrique des plants

Le statut hydrique des plants peut être traduit par le potentiel hydrique du xylème des plants et par la teneur en eau de leurs parties aériennes. Ces paramètres ont été déterminés à



Photo 5 - Plants de Gommier rouge (à gauche) particulièrement affectés sur une sous-parcelle non arrosée depuis 15 jours.

chaque fois sur quatre plants par espèce (un par répétition) et par traitement. Effectuées à l'aide d'une chambre à pression PMS Instrument Company USA (modèle 600) avant le lever du soleil (pré-aube) et entre 12 et 14h00, les mesures ont permis de déterminer respectivement le potentiel hydrique de base (Ψ_b) et celui de mi-journée (Ψ_m) (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-b). Le premier (Ψ_b) évalue l'état d'équilibre hydrique entre le plant et le substrat de culture, alors que le second (Ψ_m) indique l'état d'équilibre entre les plants, la teneur en eau du substrat et la demande évapotranspiratoire de l'air. Inversement proportionnel à l'avidité en eau de la plante, le potentiel hydrique est exprimé sous la forme d'une valeur de pression négative, d'autant plus basse que la situation hydrique de la plante devient plus stressante. Sous des conditions d'ensoleillement et d'humidité du sol favorables, Ψ_m est généralement inférieur à Ψ_b (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-b). Ces deux variables ont permis d'estimer, à l'aide des courbes limites, le potentiel hydrique critique (Ψ_c), paramètre qui indique le niveau de stress hydrique à partir duquel la survie de la plante est menacée (G. AUSSÉNAC et A. GRANIER, 1978). Les mesures de Ψ_b et de Ψ_m ont été effectuées, à chaque fois, sur quatre plants par espèce et par traitement. Pour les plants du Thuya de Berbérie et du Pin maritime des Landes, un cm environ d'écorce a été enlevé à la base des rameaux prélevés avant leur passage dans la chambre à pression, afin d'éviter la formation de bulles suite à l'exsudation de résine sous l'effet de la pression (G. AUSSÉNAC et J.C. VALETTE, 1982).

La teneur en eau des parties aériennes (tiges et feuilles) a été déterminée sur les échantillons prélevés avant le lever du soleil pour la mesure de Ψ_b . Les échantillons ont été immédiatement pesés, à l'aide d'une balance de précision (0,01 g), pour déterminer la masse fraîche. Puis ils ont été séchés en étuve à 60°C pendant 48 heures pour connaître leur masse sèche. La teneur en eau des tissus des plants est exprimée en % de la masse sèche.

4) Mesure de l'accroissement des plants

L'accroissement des plants entre le début et la fin de l'expérimentation a été déterminé pour deux individus (marqués) par espèce et par unité expérimentale pour chaque traitement

(ce qui donne un total de 64 plants). La hauteur et le diamètre au collet initiaux ont été mesurés au moment du repotage des plants. La biomasse initiale des racines et celle des parties aériennes ont été estimées à l'aide de modèles allométriques. Ces derniers ont été élaborés entre la masse sèche, la hauteur de la tige et le diamètre au collet de la tige en utilisant un échantillon représentatif des plants pris au moment du repotage. Les masses sèches des parties aériennes et racinaires à l'arrêt des observations pour chacune des espèces ont été évaluées après lavage et séchage pendant 48 heures dans une étuve à 60°C. Les données recueillies (Tab. II) ont servi à déterminer les différences relatives (DR) sur les quatre variables étudiées de l'accroissement des plants asséchés par rapport à celui des plants arrosés :

$$DR \% = (\text{gain plants asséchés \%} - \text{gain plants arrosés \%}) / \text{gain plants arrosés} \times 100.$$

Tableau II - Caractéristiques morphologiques moyennes des plants des différentes espèces au début (A) et à la fin (B – seuil de flétrissement temporaire des plants asséchés) des observations, déterminées sur la base de huit plants par traitement et par espèce.

Espèce / traitement	Hauteur de la tige (cm)		Diamètre au collet (mm)		Masse sèche de la partie aérienne (g)		Masse sèche des racines (g)	
	A	B	A	B	A	B	A	B
GR arrosés	53,63 ± 3,35	105 ± 9,6	4,91 ± 0,16	9,43 ± 0,92	3,88 ± 0,13	19,14 ± 9,49	1,28 ± 0,04	9,32 ± 5,24
GR asséchés	52,31 ± 1,78	86,9 ± 6,9	4,97 ± 0,43	8,49 ± 1,02	3,92 ± 0,34	14,18 ± 3,18	1,30 ± 0,11	4,11 ± 1,33
TB arrosés	50,94 ± 2,11	66,0 ± 5,5	5,58 ± 0,77	6,99 ± 0,71	8,15 ± 1,12	18,01 ± 3,87	2,65 ± 0,36	7,32 ± 2,18
TB asséchés	49,00 ± 3,40	56,7 ± 6,3	5,77 ± 1,45	6,71 ± 1,13	8,43 ± 2,12	14,82 ± 2,23	2,74 ± 0,69	5,92 ± 0,68
CL arrosés	28,30 ± 3,13	36,7 ± 8,8	4,74 ± 0,56	5,02 ± 0,99	266 ± 0,29	5,33 ± 2,22	7,95 ± 0,88	7,67 ± 2,16
CL asséchés	30,63 ± 3,96	44,5 ± 6,1	4,78 ± 0,68	5,29 ± 1,13	2,88 ± 0,37	8,19 ± 2,95	8,61 ± 1,11	8,61 ± 1,97
PM arrosés	16,69 ± 1,03	35,0 ± 8,7	2,66 ± 0,37	4,32 ± 0,86	1,69 ± 0,24	6,76 ± 3,20	0,86 ± 0,12	1,78 ± 0,73
PM asséchés *	16,69 ± 1,80	27,3 ± 5,9	2,59 ± 0,35	3,67 ± 0,66	1,65 ± 0,22	3,89 ± 1,17	0,83 ± 0,11	1,67 ± 0,55

GR : gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes. * : l'un des plants marqués du Pin maritime est mort en cours d'expérimentation dans le traitement "asséché" et n'a donc pas été pris en compte. Les valeurs moyennes sont suivies des écarts-types (calculs menés à partir des moyennes des deux valeurs disponibles par unité expérimentale).

La période de croissance considérée depuis le repotage a été de 105 jours pour les plants du Gommier rouge, 115 pour ceux du Thuya de Berbérie, 120 pour ceux du Chêne-liège et 130 pour ceux du Pin maritime des Landes. Pour ces espèces, les durées d'assèchement représentent respectivement 14,3 %, 21,7 %, 25,0 % et 30,8 % de la durée de croissance des plants du Gommier rouge, de Thuya de Berbérie, de Chêne-liège et de Pin maritime des Landes.

5) Analyses des données

Les analyses de la variance des données et la comparaison des moyennes, selon la méthode SNK (STUDENT-NEWMAN-KEULS) et le test de TUKEY, ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS 20. La modélisation a été effectuée par le logiciel R. Les différences dues aux effets contrôlés ont été considérées statistiquement significatives à partir d'un seuil de probabilité de 5 %. L'effet des traitements a été analysé après 15, 25, 30 et 40 jours d'assèchement, du fait que les quatre espèces n'ont pas subi des durées d'assèchement similaires. Après 15 jours, l'analyse a porté sur quatre espèces, mais à la fin de l'expérimentation, soit après 40 jours, elle n'a concerné que le Pin maritime des Landes, l'espèce qui a le mieux résisté à l'assèchement.

III - RÉSULTATS

1) Effet de l'assèchement édaphique sur la teneur en eau du substrat

La figure 2 montre l'évolution des teneurs en eau des substrats de culture des unités asséchées. Les écarts-types sur les 18 valeurs moyennes obtenues représentent de 2,5 % (Thuya de Berbérie le 16 avril) à 25,7 % (Chêne-liège le 26 avril) de ces valeurs. Pour chaque espèce, l'humidité du substrat a varié significativement ($p < 0,001$) sous l'effet de l'assèchement édaphique. Les différences entre les espèces sont également significatives ($p < 0,001$).

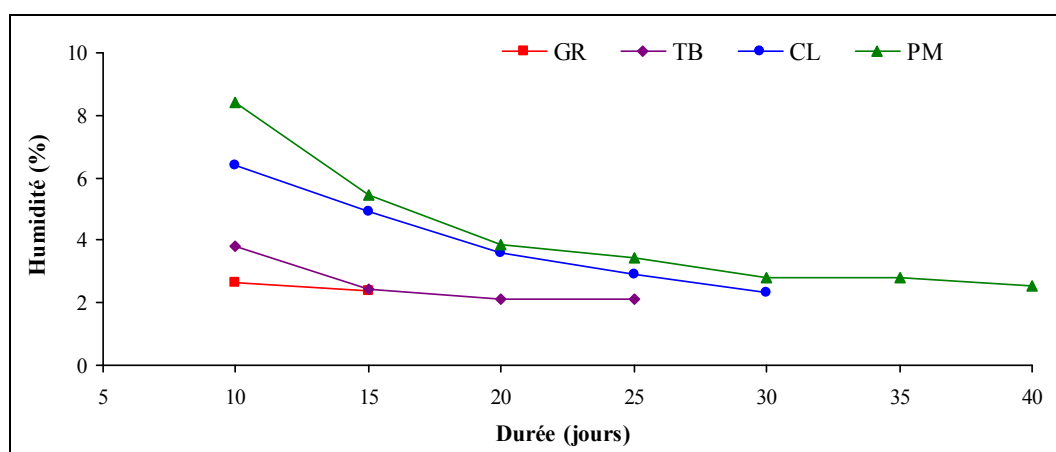


Figure 2 - Teneurs en eau, à différents moments de l'expérimentation, de substrats des unités asséchées.

Chaque valeur portée est la moyenne de 4 mesures (une par répétition).

GR : Gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes.

Dix jours après l'arrêt de l'arrosage (soit le 11 avril), par rapport à la valeur initiale retenue, la teneur en eau était réduite de 84,4 % dans le substrat des plants du Gommier rouge, 77,6 % dans celui des plants du Thuya de Berbérie, 62,4 % dans celui des plants du Chêne-liège et 50,3 % dans celui des plants du Pin maritime des Landes (Tab. III). Cette réduction s'est ensuite accentuée, les plants du Gommier rouge et ceux du Thuya de Berbérie continuant d'épuiser plus rapidement l'eau disponible que ceux du Chêne-liège et du Pin maritime des Landes. Après 15 jours d'assèchement, les taux de réduction de la teneur en eau ont été respectivement de 86,0 et 85,6 % pour les plants du Gommier rouge et du Thuya de Berbérie, contre seulement 70,9 et 68,1 % pour ceux du Chêne-liège et du Pin maritime des Landes. Aux seuils de flétrissement temporaire, les taux de réduction de la teneur en eau ont tous été proches, entre 85,0 et 87,5 %, mais bien sûr atteints après des durées d'assèchement très différentes. Les valeurs correspondantes de l'humidité pondérale au seuil de flétrissement temporaire vont de 2,13 à 2,55 %, mais sans que les écarts soient significatifs ($p > 0,05$).

À titre de comparaison, les résultats obtenus sur les unités arrosées aux différentes dates sont portés sur la figure 3. Les valeurs moyennes des humidités vont de $11,3 \pm 2,1$ % (au 10^{ème} jour, le 11 avril, pour le Gommier rouge) à $17,0 \pm 0,58$ % (le même jour, pour le Pin maritime des Landes). Pour les sept séries de mesures concernant le Pin maritime des Landes, les valeurs varient de $12,6 \pm 3,3$ % (au 30^{ème} jour, le 1^{er} mai) à 17,0 % (le 11 avril). Les écarts-types représentent de 2,0 % (Chêne-liège, au 15^{ème} jour, le 16 avril) à 28,3 % (Gommier

Tableau III - Valeurs moyennes des teneurs en eau des substrats de culture asséchés à différents stades de l'expérimentation et pour les différentes espèces.

Espèce	Hum. initiale (%)	Hum. FT *	Taux de réduction (%)		
			10 jours	15 jours	FT
Gommier rouge	17,0	2,38 ± 0,26	84,4	86,0	86,0
Thuya de Berbérie		2,13 ± 0,14	77,6	85,6	87,5
Chêne-liège		2,34 ± 0,14	62,4	70,9	86,2
Pin maritime des Landes		2,55 ± 0,31	50,3	68,1	85,0

Hum. initiale : humidité pondérale après le ressuyage ayant suivi la saturation initiale. Hum. FT : humidité au seuil de flétrissement temporaire des plants. * : moyenne de quatre mesures (une par répétition), suivie de l'écart-type. Dans la colonne Hum. FT, les valeurs sont significativement semblables au seuil de 5 % selon le test de SNK.

rouge, le même jour) des valeurs moyennes obtenues. Cette figure fournit deux informations. L'une est banale, les plants arrosés ont toujours bénéficié d'une quantité d'eau disponible importante. La seconde est plus intéressante, même si elle était attendue : les valeurs diffèrent selon l'espèce ou plus exactement selon les besoins en eau de l'espèce. Cela apparaît même systématique si l'on excepte les données pour le Gommier rouge du 16 avril, qui sont assorties d'un écart-type très élevé. Notons en outre que, sans surprise, les écarts d'humidité relatifs entre les unités asséchées et arrosées ont varié significativement ($p < 0,001$), de -50 % à -84 % de la valeur des substrats arrosés, selon l'espèce et la durée d'assèchement.

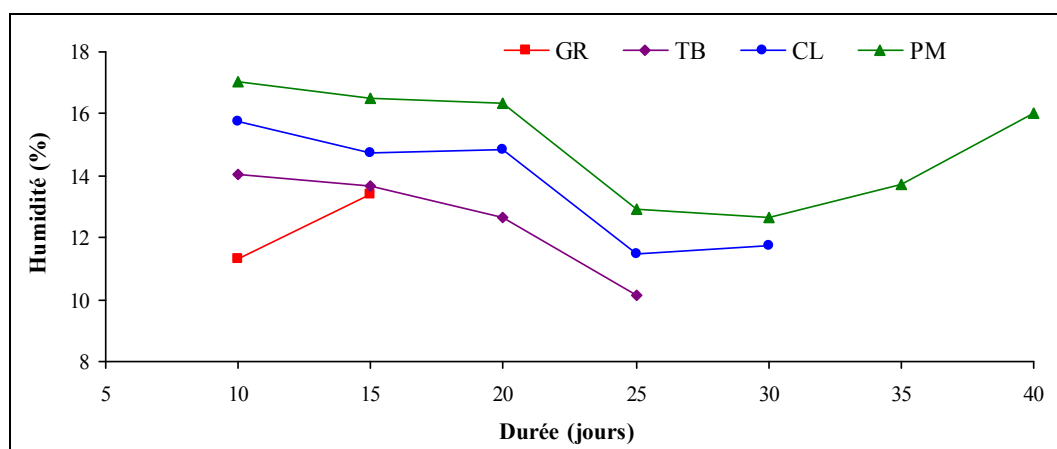


Figure 3 - Teneurs en eau, à différents moments de l'expérimentation, de substrats des unités expérimentales témoins.

Chaque valeur portée est la moyenne de 4 mesures (une par répétition).

GR : Gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes.

2) Le statut hydrique des plants

La réduction de la teneur en eau du substrat de culture a affecté négativement et significativement ($p < 0,001$) les paramètres du statut hydrique des plants (Ψ_b , Ψ_m et teneur en eau des parties aériennes) pour chacune des espèces. L'effet est également significatif en considérant ensemble toutes les espèces ($p < 0,001$).

L'effet du déficit hydrique édaphique sur le comportement des plants du Gommier rouge a été plus marqué, alors que la durée d'assèchement a été plus courte et n'a constitué que 14,3 % de la durée de croissance référence (Fig. 4). La durée d'assèchement édaphique des plants des autres essences a représenté 21,7 % de la durée de croissance référence pour les plants du Thuya, 25,0 % pour ceux du Chêne-liège et 30,8 % pour ceux du Pin maritime des Landes.

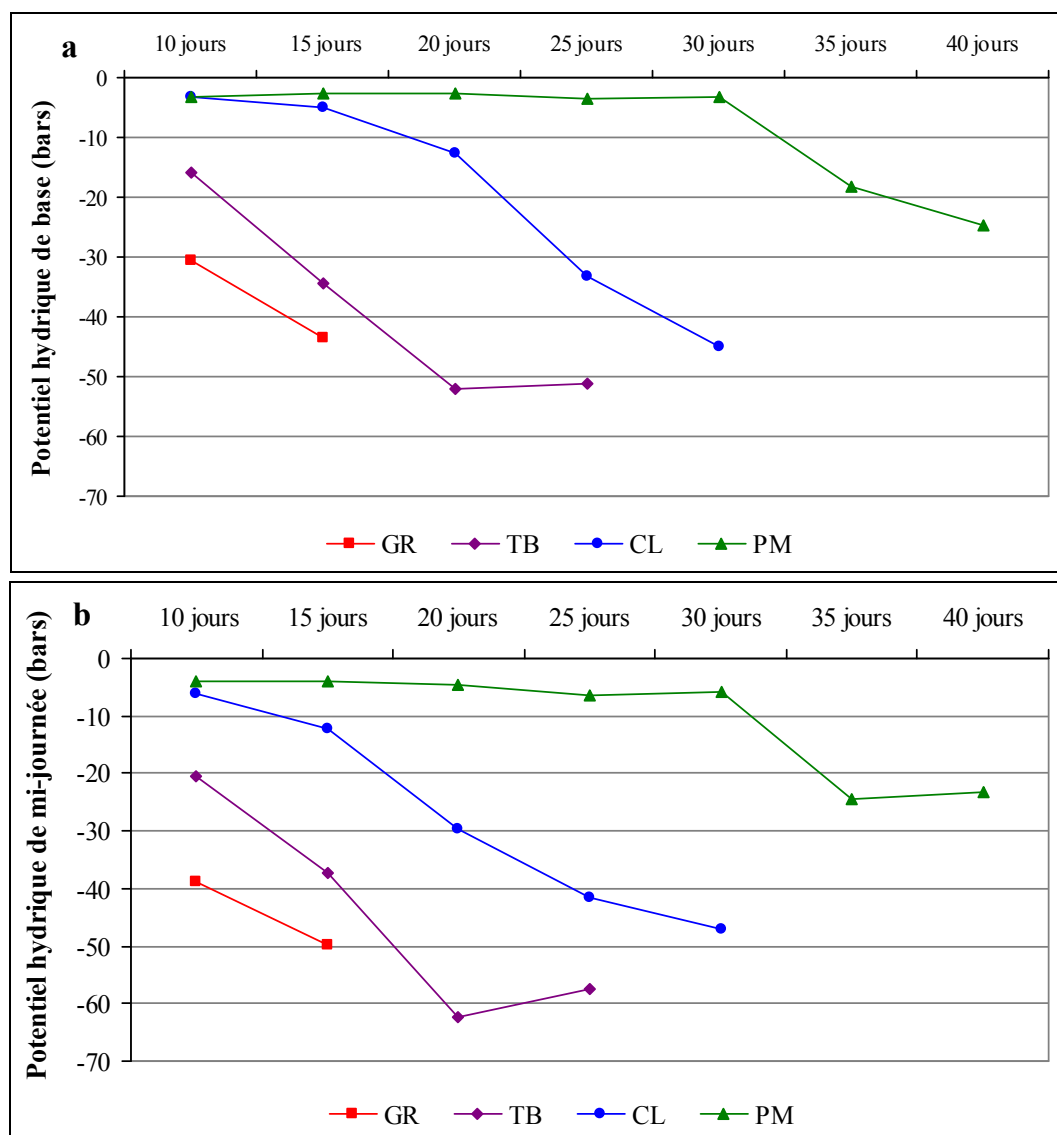


Figure 4 - Potentiel hydrique de base (a) et potentiel hydrique de mi-journée (b) des plants des différentes espèces soumis à un assèchement édaphique continu.

GR : Gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes. Les valeurs portées sont les moyennes de 4 mesures (une par répétition). Le traitement d'assèchement a été arrêté au seuil de flétrissement temporaire.

Après 15 jours d'assèchement, le potentiel hydrique de base (Ψ_b – Fig. 4-a) et le potentiel hydrique de mi-journée (Ψ_m – Fig. 4-b) des plants ont été significativement ($p < 0,001$) plus négatifs pour le Gommier rouge et le Thuya de Berbérie que pour le Chêne-liège et le Pin

maritime des Landes, celui des plants du Gommier rouge étant en outre significativement plus négatif que celui des plants du Thuya de Berbérie. Pour le Ψ_b , les valeurs ont été respectivement de -43,6 bars, -34,5 bars, -4,88 bars et -2,75 bars (Fig. 4 et Tab. IV).

Tableau IV - Valeurs moyennes, pour quatre mesures, des potentiels hydriques de base (Ψ_b) et de mi-journée (Ψ_m) après quinze jours d'assèchement et au seuil de flétrissement temporaire, ainsi que du potentiel hydrique critique estimé (Ψ_c), des plants des différentes espèces soumis à un assèchement édaphique.

Espèce	Après 15 jours d'assèchement		Seuil de flétrissement temporaire (FT)		Ψ_c estimé (bars)
	Ψ_b (bars)	Ψ_m (bars)	Ψ_b (bars)	Ψ_m (bars)	
GR	-43,63 ± 7,13 a	-49,75±6,59 a	-43,63 ± 7,13 a	-49,75 ± 6,59 a	-52,25
TB	-34,50 ± 6,17 b	-37,31±6,99 b	-51,19 ± 11,39 b	-57,50 ± 6,68 b	-59,00
CL	-4,88 ± 3,56 c	-12,19±9,75 c	-44,94 ± 14,79 a	-47,13 ± 5,57a	-39,25
PM	-2,75 ± 1,24 c	-3,94±2,11 d	-24,63 ± 4,15 c	-23,25 ± 2,22 c	-23,50

GR : Gommier rouge. TB : Thuya de Berbérie. CL : Chêne-liège. PM : Pin maritime des Landes.

Le Ψ_c est estimé graphiquement à l'aide des courbes limites ($\Psi_b = f(\Psi)$).

Les valeurs moyennes sont suivies des écarts-types. Dans chaque colonne, les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5 % selon le test de SNK.

Aux seuils de flétrissement temporaire, atteints après des durées différentes selon les espèces, le Ψ_b a été de -43,6 bars pour les plants du Gommier rouge, -51,2 bars pour ceux du Thuya de Berbérie, -44,9 bars pour ceux du Chêne-liège et -24,6 bars pour ceux du Pin maritime des Landes (Fig. 4 et Tab. IV). Avec des potentiels hydriques de base similaires pour les plants du Gommier rouge et du Chêne-liège en fin d'assèchement, la durée nécessaire pour atteindre le flétrissement a été deux fois plus longue dans le cas du Chêne-liège que dans celui du Gommier rouge (30 jours contre seulement 15).

Le Ψ_b le plus bas (-52,1 bars), significativement différent de ceux des plants des autres espèces, a été atteint après 20 jours d'assèchement chez les plants du Thuya de Berbérie (valeur de -51,2 bars après 25 jours). Le potentiel hydrique de base le moins négatif en fin d'expérimentation a été observé chez les plants du Pin maritime des Landes (-24,6 bars), après 40 jours d'assèchement (Fig. 4).

Les valeurs du potentiel hydrique de mi-journée (Ψ_m) ont présenté la même tendance que celles du Ψ_b . Le Ψ_m le moins négatif a été observé chez les plants du Pin maritime des Landes asséchés pendant 40 jours (-23,3 bars). Le Ψ_m le plus négatif (-62,4 bars) a été atteint après 20 jours chez les plants du Thuya de Berbérie (-57,5 bars après 25 jours). Les valeurs les plus négatives du Ψ_m des plants du Chêne-liège et du Gommier rouge ont été statistiquement similaires (-47,1 et -49,8 bars respectivement), mais elles ont été observées après 30 jours d'arrêt d'arrosage dans le cas du Chêne-liège et seulement 15 jours dans celui du Gommier rouge (Fig. 4 et Tab. IV).

Le potentiel hydrique critique estimé (Ψ_c) est plus négatif chez les plants du Gommier rouge (-52,3 bars) et du Thuya de Berbérie (-59,0 bars) que chez ceux du Chêne-liège (-39,3 bars) et du Pin maritime des Landes (-23,5 bars) (Tab. IV). Ces seuils de stress ont été estimés pour des durées d'assèchement différentes : 15 jours pour le Gommier rouge, 25 jours pour le

Thuya de Berbérie, 30 jours pour le Chêne-liège et 40 jours pour le Pin maritime des Landes. Les valeurs très basses du Ψ_b , du Ψ_m et du Ψ_c trouvées pour les plants du Gommier rouge et du Thuya de Berbérie, montrent que ces plants étaient plus stressés que ceux du Pin maritime des Landes. Le chêne-liège montre, au seuil de flétrissement temporaire, un comportement statistiquement similaire à celui du Gommier rouge, mais après 30 jours au lieu de 15 jours. En revanche, contrairement aux autres espèces, son potentiel hydrique critique (-39,3 bars) est beaucoup moins négatif que ses potentiels de base et de mi-journée au seuil de flétrissement. Il est même moins négatif que le Ψ_m mesuré après 25 jours d'assèchement.

Il est à signaler que les valeurs du Ψ_b des plants témoins (arrosés) du Gommier rouge, du Thuya de Berbérie, du Chêne-liège et du Pin maritime des Landes ont été supérieures à -7 bars. Durant toute la durée de l'expérimentation, elles ont varié respectivement de -2,7 à -3,5 bars, de -5,8 à -6,9 bars, de -1,8 à -2,6 bars et de -2,2 à -4,9 bars. Les valeurs du Ψ_m des plants témoins ont été inférieures à celles du Ψ_b , mais ne sont pas descendues en dessous de -13 bars chez les quatre espèces.

Pour chaque espèce, l'assèchement du substrat de culture a réduit significativement la teneur en eau de la partie aérienne des plants mesurée à l'aube (Tab. V), que ce soit par rapport à l'état initial des plants soumis à l'assèchement ou que ce soit par rapport aux plants témoins arrosés ($p < 0,001$ dans les deux cas). C'est cette réduction de la teneur en eau qui a été finalement responsable du flétrissement des feuilles et des jeunes rameaux.

En considérant les valeurs atteintes aux seuils de flétrissement, l'humidité pondérale des parties aériennes des plants asséchés est diminuée significativement ($p < 0,001$) par rapport à celle des plants des unités arrosées, de 66,3 % pour le Gommier rouge, 40,5 % pour le Thuya de Berbérie, 17,8 % pour le Chêne-liège et 4,2 % pour le Pin maritime des Landes.

Tableau V - Valeurs moyennes, pour quatre mesures, des teneurs en eau au seuil de flétrissement temporaire mesurées à l'aube dans les parties aériennes des plants des différentes espèces arrosés ou asséchés.

Espèce	Hum. témoins (%)	Hum. FT (%)	DAS (jours)	TR (%)
Gommier rouge	614 ± 181 a	207 ± 67 b	15	66,3 a
Thuya de Berbérie	243 ± 28 b	145 ± 23 a	20	40,5 b
Chêne-liège	171 ± 9 c	140 ± 46 a	30	17,8 c
Pin maritime des Landes	309 ± 15 d	296 ± 13 c	40	4,2 d

Hum. témoins : humidité pondérale des plants témoins (arrosés), en % de la matière sèche. Hum. FT : humidité pondérale au seuil de flétrissement des plants asséchés, en % de la matière sèche. Durée : durée de l'assèchement édaphique au seuil de flétrissement temporaire. Les valeurs moyennes sont suivies des écarts-types. TR : taux de réduction de l'humidité des plants asséchés par rapport à celle des plants arrosés. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5 % selon le test de SNK.

Les taux de réduction de la teneur en eau des parties aériennes au seuil de flétrissement (Tab. V) vont de 66,3 % (Gommier rouge) à 4,2 % (Pin maritime des Landes) et les valeurs sont inversement proportionnelles à la durée d'assèchement ($R^2 = 0,93$ pour une régression linéaire et 0,98 pour une régression semi-logarithmique). Le temps nécessaire pour atteindre le flétrissement temporaire en situation d'assèchement édaphique pourrait donc indiquer la

vulnérabilité à la sécheresse des plants de l'espèce considérée. À cet égard, les plants du Gommier rouge paraissent plus vulnérables que ceux du Pin maritime des Landes, les autres espèces occupant une position intermédiaire.

3) Effet de l'assèchement édaphique sur la croissance des plants

L'effet de l'assèchement édaphique sur l'accroissement de la hauteur des tiges et du diamètre au collet, ainsi que celui des biomasses de la partie aérienne et des racines, a varié sensiblement et significativement d'une espèce à l'autre ($p < 0,001$).

Chez les plants témoins, les accroissements les plus élevés, en hauteur, en diamètre au collet, en masses sèches aérienne et racinaire, ont été enregistrés chez les plants du Gommier rouge, suivi par les plants du Thuya de Berbérie, du Pin maritime des Landes et du Chêne-liège (Tab. VI et VII ; voir aussi Tab. II).

Tableau VI - Valeurs moyennes des accroissements des paramètres morphologiques des plants arrosés et asséchés des différentes espèces, mesurés entre l'empotement et la fin du suivi (assèchement édaphique des plants asséchés).

Espèce	Traitement	Δ HT (cm)	Δ DC (mm)	Δ MA (g)	Δ MR (g)
Gommier rouge (15 jours)	Témoin	51,33 \pm 9,07	4,52 \pm 0,54	15,47 \pm 9,82	8,04 \pm 5,50
	Sec	34,61 \pm 6,63	3,52 \pm 0,74	10,27 \pm 2,99	2,81 \pm 1,24
Thuya de Berbérie (25 jours)	Témoin	15,01 \pm 3,64	1,40 \pm 0,29	9,86 \pm 1,73	4,67 \pm 0,64
	Sec	7,74 \pm 1,34	1,17 \pm 0,72	6,40 \pm 1,37	3,18 \pm 0,24
Chêne-liège (30 jours)	Témoin	8,44 \pm 3,10	0,28 \pm 0,09	2,93 \pm 1,28	0,28 \pm 1,04
	Sec	13,91 \pm 2,58	0,51 \pm 0,24	3,12 \pm 1,42	0,41 \pm 2,92
Pin maritime des Landes (40 jours)	Témoin	18,26 \pm 8,51	1,66 \pm 0,76	5,07 \pm 3,35	0,93 \pm 0,50
	Sec	11,35 \pm 4,42	1,14 \pm 0,36	2,38 \pm 1,02	0,84 \pm 0,41

Chaque valeur, suivie de son écart-type, est la moyenne pour quatre répétitions (deux échantillons par répétition). Entre parenthèses : durée depuis la fin de l'arrosage. Δ H : accroissement en hauteur de la tige. Δ DC : accroissement du diamètre au collet. Δ MA : accroissement de la masse sèche aérienne. Δ MR : accroissement de la masse sèche racinaire.

Les plants du Gommier rouge ont été les plus affectés par l'assèchement édaphique, bien que la durée de celui-ci jusqu'au seuil de flétrissement temporaire ait été pour eux très courte. Les accroissements de la hauteur, du diamètre au collet et des masses sèches aérienne et racinaire des plants de cette espèce ont été réduits respectivement de 32,5 %, 22,1 %, 33,6 % et 65,1 % par rapport aux plants témoins (Tab. VII). Chez les plants du Thuya de Berbérie, une réduction significative a été observée pour le diamètre au collet (16,4 %) et la masse sèche aérienne (35,1 %). En revanche, chez les plants du Pin maritime des Landes l'effet de l'assèchement n'a été significatif ($p < 0,01$) que dans le cas du diamètre au collet (réduction de 31,3 % par rapport au témoin).

Le Chêne-liège a manifesté un comportement singulier. En effet, alors que le potentiel hydrique de base et celui de mi-journée au seuil de flétrissement temporaire des plants asséchés, ont été significativement ($p < 0,001$) plus négatifs que ceux des plants arrosés (voir Tab. V), le traitement d'assèchement (de 30 jours) ne s'est pas traduit par une diminution

Tableau VII - Pertes d'accroissement des plants sous l'effet d'un assèchement édaphique de durée variable selon l'espèce.

Espèce	Paramètres au seuil FT			Différences relatives d'accroissement			
	DAS (jours)	Dr Hum. (%)	$\Delta \Psi_b$ (bars)	DR H (%)	DR DC (%)	DR MA (%)	DR MR (%)
Gommier rouge	15	-80,7	-43,1	-32,5	-22,1	-33,6	-65,1
Thuya de Berbérie	25	-83,1	-44,3	<i>-48,4</i>	-16,4	-35,1	<i>-31,9</i>
Chêne-liège	30	-82,9	-40,1	<i>+64,8</i>	<i>+82,1</i>	<i>+6,5</i>	<i>+46,4</i>
Pin maritime des Landes	40	-83,0	-19,8	<i>-37,8</i>	-31,3	<i>-53,1</i>	<i>-9,7</i>

seuil FT : seuil de flétrissement temporaire. DAS : durée de l'assèchement édaphique pour chaque espèce. Dr Hum : différence relative entre l'humidité pondérale du substrat déterminée sur les unités asséchées au seuil de flétrissement temporaire et la moyenne des valeurs mesurées sur les unités arrosées de la même espèce. $\Delta \Psi_b$: diminution du potentiel hydrique de base par rapport à celui des plants témoins. DR H : différence relative de l'accroissement en hauteur des plants asséchés par rapport à celui des plants arrosés. DR DC : différence relative pour le diamètre au collet. DR MA : différence relative pour la masse sèche aérienne. DR MR : différence relative pour la masse sèche racinaire. En italique et en bleu : augmentation ou diminution non significative de l'accroissement au seuil de 5 %.

de l'accroissement des plants asséchés. À l'évidence, et même si l'augmentation de l'accroissement n'est pas significative ($p > 0,05$), les plants témoins du Chêne-liège ont mal toléré les arrosages fréquents.

IV - DISCUSSION

L'assèchement édaphique des substrats de culture a affecté négativement et significativement le statut hydrique et la croissance des plants des quatre espèces testées. L'ampleur de la réduction a cependant varié significativement selon les espèces et la durée d'assèchement édaphique. Les teneurs en eau du substrat de culture au cours et à la fin du traitement d'assèchement montrent que les plants du Gommier rouge ont consommé plus d'eau que ceux des trois autres espèces et qu'ils sont donc plus exigeants en phase d'installation après leur mise en terre. De ce fait, le seuil de flétrissement temporaire des plants du Gommier rouge a très vite été atteint.

Un flétrissement précoce des plants du Gommier rouge a été aussi observé par J. GINDABA *et al.* (2005) sur des individus âgés d'une année après six jours d'assèchement ayant réduit de 75 % la teneur en eau du substrat de culture. P.N. SALL *et al.* (1991) ont également rapporté le développement d'un stress hydrique sur des plants du Gommier rouge ($\Psi_b = -32$ bars) plantés sur des dunes sableuses au Sénégal. Ils ont signalé que le blocage de la consommation d'eau chez les plants de cette essence s'opère lorsque le potentiel hydrique critique est de l'ordre de -32 bars et que la croissance des plants s'arrête lorsque leur potentiel hydrique de base atteint -25 bars.

Toutefois le Gommier rouge est considéré, par certains auteurs, comme tolérant à la sécheresse (P.N. SALL *et al.*, 1991 ; J.H. LEMCOFF *et al.*, 2002 ; J. GINDABA *et al.*, 2005). Cette tolérance paraît liée à son efficacité supérieure dans l'utilisation de l'eau (D.M. ZAHID *et al.*, 2010), ainsi qu'au développement de ses racines (Y. COHEN *et al.*, 1997), qui lui permet d'exploiter les ressources hydriques à grande profondeur (Y. COHEN *et al.*, 1997 ; D.A. WHITE

et al., 2000 ; D.M. ZAHID *et al.*, 2010). Sa capacité à tolérer la sécheresse n'en est pas moins limitée en climat aride et semi-aride (P.N. SALL *et al.*, 1991 ; D.M. ZAHID *et al.*, 2010), du fait de la modestie des quantités d'eau disponibles. Dans la forêt de la Maâmora, les périodes de déficit hydrique estivales peuvent durer plus de deux mois et se prolonger en automne, notamment dans sa partie orientale (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016), ce qui peut affecter le développement de jeunes plants nouvellement mis en terre (A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; D. GHAIIOULE *et al.*, 2007 ; H. EL HACHIMI, 2010).

Les plants du Pin maritime des Landes et du Chêne-liège ont le mieux supporté les conditions expérimentales d'assèchement édaphique. Cependant le niveau de stress atteint, dans le présent travail, chez les plants du Pin maritime des Landes après 40 jours (-24,6 bars), est plus accentué que celui rapporté par C. PICON *et al.* (1996), qui ont mesuré un potentiel hydrique de base de -15 bars après un assèchement édaphique de 60 jours. En ce qui concerne le Chêne-liège, le comportement que nous avons observé est assez similaire à ce qui a été trouvé par ailleurs pour des individus de différentes provenances (M. EL HABACHI, 2011 ; A. BOUNAKHLA, 2015). Mais ces résultats ne doivent pas faire oublier que cette espèce est reconnue pour son intolérance aux dessèchements édaphiques de longue durée (M. EL HABACHI, 2011 ; A. BOUNAKHLA, 2015).

Il est en outre à noter que les plants témoins du Chêne-liège ont mal réagi aux arrosages fréquents, ce qui confirme les observations de M. KSONTINI *et al.* (1998). Cette sensibilité du Chêne-liège aux excès d'eau pourrait expliquer l'absence de cette espèce à l'emplacement des marais temporaires de la forêt de la Maâmora et même le dessèchement des arbres sur le pourtour de ces *dayas* lors des années pluvieuses (B. LEPOUTRE, 1965).

Les plants du Thuya de Berbérie testés après 20 jours sans arrosage ont fourni un potentiel hydrique de base de -52,1 bars. Cinq jours plus tard, au seuil de flétrissement temporaire, la valeur trouvée (sur d'autres plants) a été de -51,2 bars. Ces niveaux de stress sont plus accentués que celui rapporté par I. OLIVERAS *et al.* (2003), qui ont mesuré dans des conditions naturelles, en juillet, une valeur de -40 bars sur des arbres matures de Thuya plantés sur une dune côtière sableuse en Espagne.

Face aux comportements des espèces testées lors de cette expérimentation, on peut se demander quelles seraient les répercussions sur des plants nouvellement plantés d'une sécheresse de longue durée dans la forêt de la Maâmora ? Beaucoup de plantations seraient certainement vouées à l'échec, notamment là où l'épaisseur de l'horizon sableux dépasse 2 m (B. LEPOUTRE, 1965). La situation serait particulièrement difficile en cas de plantations tardives (en mars) et de précipitations très faibles avant et après la sécheresse estivale. En effet, lors d'années très peu pluvieuses, la sécheresse peut débuter dès le mois de mars et se prolonger jusqu'en octobre (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Les précipitations annuelles minimales sont de l'ordre de 291 mm à la station de Rabat-Salé et de 191 mm à celle de Kénitra-Sidi Slimane, contre 1164 et 849 mm respectivement pour les maximales (*ibidem*). Les années favorables sur le plan pluviométrique sont déjà rares, mais elles le seront encore plus dans le contexte des changements du climat (A. MOKSSIT, 2012 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). La vulnérabilité des plants face à ce facteur de stress serait donc particulièrement forte dans le cas du Gommier rouge. Les plants du Thuya de Berbérie viennent ensuite, mais ils pourraient résister plus efficacement au déficit hydrique édaphique du fait de leur capacité à profiter de l'humidité atmosphérique à proximité de l'océan Atlantique et de leur faculté à développer leur système racinaire en profondeur. D'ailleurs, la répartition biogéographique de cette espèce thermophile au Maroc, montre qu'elle est adaptée aux zones sèches soumises à des influences maritimes (A. BENABID, 2000).

La résistance à la sécheresse des plants du Pin maritime des Landes, observée dans ce travail, a été signalée dans de nombreux travaux de recherche consacrés à cette espèce (A. NGUYEN et A. LAMANT, 1989 ; D. LOUSTAU *et al.*, 1990). Un comportement similaire a été retrouvé chez le Pin maritime de montagne (*Pinus pinaster* var. *maghrebiana* Villar – A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-b) et chez le Pin de Monterey (*Pinus radiata* – P.J. MITCHELL *et al.*, 2013). Le Pin maritime (*Pinus pinaster*) paraît donc faire partie des essences forestières qui contrôlent efficacement les pertes en eau par les stomates et de ce fait évitent la déshydratation de leurs tissus (D. LOUSTAU *et al.*, 1990 ; C. PICON *et al.*, 1996). En contrepartie, il s'expose à une réduction très précoce de l'acquisition du carbone et de son stockage dans les tissus, ce qui pourrait affecter la croissance, le métabolisme carboné et même la survie (S.T. SAIKI *et al.*, 2017). En effet, P.J. MITCHELL *et al.* (2013) ont montré que chez *Pinus radiata*, sous des conditions de sécheresse, les réserves en amidon des tissus peuvent être réduites de 85 % au seuil de flétrissement temporaire. Or cette espèce puise alors, pour sa survie, dans tout son stock d'amidon, contrairement à *Eucalyptus globulus*, qui mobilise surtout les réserves racinaires (P.J. MITCHELL *et al.*, 2013) et conserve ouvertes ses stomates plus longtemps.

La fermeture des stomates, sous conditions de stress hydrique prolongé, entraîne une réduction de l'assimilation photosynthétique et par conséquent une perte des réserves en hydrates de carbone, qui sont normalement mobilisées pour les besoins du métabolisme carboné et de survie. Cette réduction, voire l'arrêt de l'acquisition du carbone, peut entraîner la mort un certain temps après la fermeture des stomates (T.T. KOZLOWSKI, 1992 ; N. MCDOWELL *et al.*, 2008 ; S.T. SAIKI *et al.*, 2017). À l'inverse, les espèces qui ne contrôlent pas efficacement leur transpiration par une fermeture précoce des stomates, telles que le Gommier rouge (*Eucalyptus camaldulensis*), le Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*) et le Chêne-liège (*Quercus suber*), continuent le processus de photosynthèse et la synthèse des assimilats nécessaires pour assurer la croissance et la survie (N. MCDOWELL *et al.*, 2008 ; S.T. SAIKI *et al.*, 2017). Chez ces espèces, le maintien des échanges gazeux dans des conditions de déficit hydrique prolongé peut néanmoins entraîner la mort, la déshydratation et le dysfonctionnement du système hydraulique provoquant cavitation et embolie (F. FROUX *et al.*, 2005 ; N. MCDOWELL *et al.*, 2008 ; S.T. SAIKI *et al.*, 2017). Ce type de mortalité a été observé chez des plants du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) et du Cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen) lorsque leur potentiel hydrique de base (pré-aube) atteint des valeurs en dessous de leur potentiel hydrique critique (soit -29 et -55,5 bars respectivement).

Ces deux types de comportement caractérisent les espèces qui tolèrent la sécheresse (N. MCDOWELL *et al.*, 2008 ; P.J. MITCHELL *et al.*, 2013). Mais, dans un cas comme dans l'autre, le risque, pour les jeunes plants, est lié à la durée de la période de sécheresse et à son intensité (A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; C.D. ALLEN *et al.*, 2010), ainsi qu'au potentiel de l'espèce en ce qui concerne les réserves d'amidon (T.T. KOZLOWSKI, 1992 ; S.T. SAIKI *et al.*, 2017). De ce fait, la production en pépinière de plants de bonne qualité morpho-physiologique et dotés d'un statut nutritionnel adéquat peut contribuer largement à la résistance des plants à la sécheresse, notamment après leur mise en terre à des périodes favorables et sur des sites parfaitement préparés (M.S. LAMHAMEDI et J.A. FORTIN, 1994 ; A. ZINE EL ABIDINE, 2003 ; A. BOUNAKHLA, 2015 ; F.Z. MAGHNIA *et al.*, 2019).

V - CONCLUSION

Dans les conditions de l'expérimentation, compte tenu de la très petite taille des sachets

utilisés pour l'empotement (4 litres) et de la nature du substrat de culture (matériel sableux provenant de la forêt de la Maâmora), la quantité d'eau initialement présente dans les sachets après ressuyage était faible. La teneur en eau des substrats au démarrage du suivi, après saturation et ressuyage, est estimée à 17 % de la masse des matériaux secs. En dépit de l'arrosage initial, la situation étudiée est donc celle d'une extrême sécheresse dans le cas des plants non arrosés.

Le suivi de l'humidité des substrats en cours d'assèchement a montré une rapide décroissance de la teneur en eau dans les unités du Gommier rouge (2,66 % dès le 10^{ème} jour ; 2,38 % au 15^{ème} jour), devant celles du Thuya de Berbérie (3,80 % au 10^{ème} jour ; 2,44 % au 15^{ème} jour ; 2,13 % au 25^{ème} jour), du Chêne-liège (6,40 % au 10^{ème} jour ; 2,92 % au 25^{ème} jour ; 2,34 % au 30^{ème} jour) et du Pin maritime des Landes (8,45 % au 10^{ème} jour ; encore 3,46 % au 25^{ème} jour ; 2,55 % au 40^{ème} jour). Dans le même temps, les taux d'humidité mesurés sur les unités arrosées ont varié de 10,2 à 17,0 %. Cela a représenté de 59,7 à 100 % de la capacité au bac tout au long de l'expérimentation (moyenne de 81,3 %), contre de 12,5 à 15 % pour les unités asséchées au seuil de flétrissement temporaire des plants.

L'assèchement édaphique, tel que nous l'avons appliqué, a affecté négativement et significativement le statut hydrique et la croissance des plants des différentes espèces étudiées. L'épuisement de l'humidité du substrat de culture des plants a été le plus rapide dans le cas du Gommier rouge, suivi par le Thuya de Berbérie, le Chêne-liège et le Pin maritime des Landes. L'effet négatif de l'assèchement édaphique sur le statut hydrique et la croissance des plants a été plus marqué chez les plants du Gommier rouge que chez ceux des autres essences.

Le seuil de flétrissement temporaire des plants a été atteint après 15 jours d'assèchement pour le Gommier rouge, 25 jours pour le Thuya de Berbérie, 30 jours pour le Chêne-liège et 40 jours pour le Pin maritime des Landes. À ce stade, les teneurs en eau des substrats ne sont pas significativement différentes selon les espèces : 2,13 % (Thuya de Berbérie) à 2,55 % (Pin maritime des Landes).

Au seuil de flétrissement temporaire des plants, les potentiels hydriques de base et de mi-journée ont été respectivement de -43,6 et -49,8 bars pour le Gommier rouge, -51,2 et -57,5 bars pour le Thuya de Berbérie, -44,9 et -47,1 bars pour le Chêne-liège, -24,6 et -23,3 bars (en relation avec la fermeture précoce des stomates) pour le Pin maritime des Landes. À titre de comparaison, les potentiels hydriques critiques ont été estimés à -53,3 bars pour le Gommier rouge, -59,0 bars pour le Thuya de Berbérie, -39,3 bars pour le Chêne-liège et -23,5 bars pour le Pin maritime des Landes. Les conditions atteintes pour chaque espèce lors de notre expérimentation étaient donc très proches de conditions létales, avec un résultat surprenant en ce qui concerne le Chêne-liège.

Par rapport aux plants arrosés, la teneur en eau des parties aériennes au seuil de flétrissement temporaire a subi une diminution allant de 66,3 % après 15 jours pour le Gommier rouge à 4,2 % seulement après 40 jours pour le Pin maritime des Landes. La diminution a été de 40,5 % pour le Thuya de Berbérie (après 25 jours) et de 17,8 % pour le Chêne-liège (après 30 jours).

L'assèchement édaphique a provoqué une diminution de l'accroissement des plants asséchés par rapport aux plants arrosés pour le Gommier rouge, le Thuya de Berbérie et le Pin maritime des Landes, aussi bien pour la hauteur de tige que pour le diamètre au collet, la masse sèche aérienne et la masse sèche racinaire. Cette diminution, déterminée entre l'empotement et la fin de l'expérimentation pour chaque espèce (seuil de flétrissement temporaire)

apparaît forte (jusqu'à 65,1 %, pour la masse sèche racinaire du Gommier rouge après seulement 15 jours sans arrosage) et souvent significative au seuil de 5 %. En revanche, pour le Chêne-liège, les accroissements des plants asséchés ont été supérieurs à ceux des plants arrosés (en excès), mais sans que les différences soient significatives ($p > 0,05$).

Si l'on s'en tient à notre expérimentation, le Pin maritime des Landes est, parmi les espèces testées, celle qui devrait le mieux supporter une grande sécheresse lors d'une plantation. À l'inverse, les plants du Gommier rouge se sont révélés très sensibles à une situation hydrique difficile.

Dans le cas de la forêt de la Maâmora, l'amplification attendue de la durée et de l'intensité des sécheresses dans le contexte des changements climatiques (B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016) devrait être encore accentué par la nature sableuse des sols, dont l'épaisseur dépasse localement 2,5 m (B. LEPOUTRE, 1965 ; A. LAOUINA et al., 1997 ; B. BELGHAZI et F. MOUNIR, 2016). Une telle situation ne favorise pas les reboisements à partir de plants produits en pépinière, car leur système racinaire de longueur limitée ne leur permet pas d'atteindre rapidement les argiles humides sous-jacentes (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-a). Ainsi le choix d'essences de reboisement qui tolèrent la sécheresse, deviendra-t-il une nécessité encore plus prégnante qu'aujourd'hui (N. MCDOWELL *et al.*, 2008 ; F. DRIQUECH, 2010 ; N. MOKHTARI *et al.*, 2014 ; L. BENOMAR *et al.*, 2016). Toutefois les résultats expérimentaux, même s'ils ont leur importance, ne font pas tout pour définir une stratégie de reboisement. Ils doivent être croisés avec les réalités de terrain et tenir compte des attentes des populations.

Dans les conditions expérimentales, les plants du Chêne-liège et du Pin maritime se sont montrés les plus résistants au déficit hydrique édaphique, car les moins consommateurs d'eau. Même si les plantations récentes de Chêne-liège, réalisées en utilisant des plants de faible qualité morpho-physiologique issus de pépinières (M. BOUDERRAH *et al.*, 2017), ont donné des résultats mitigés sur le terrain, cette espèce autochtone naturelle à usages multiples doit être privilégiée. Il en est de même du Pin maritime des Landes, pour la satisfaction des besoins en bois de service.

Bien que les plants de Gommier rouge se soient révélés très vulnérables à la sécheresse dans les conditions de l'expérimentation, leur croissance rapide leur assure un fort taux de réussite dans les plantations. Seules des formations sableuses très épaisses pourraient lui être vraiment défavorables en cas d'implantation tardive lors d'une année très sèche. En fait, le principal inconvénient de cette espèce est sa très forte consommation d'eau et sa capacité à la puiser très profondément, ce qui en fait une concurrente redoutable pour l'homme et pour les autres espèces forestières. Si, pour cette raison, le Gommier rouge n'est pas à recommander, il serait utile de tester d'autres espèces d'eucalyptus. En effet, la diversité de comportement des *Eucalyptus* à la sécheresse, en lien avec la génétique, varie entre espèces (Y. COHEN *et al.*, 1997 ; D.A. WHITE *et al.*, 2000 ; R.J. FENSHAM et R.J. FAIRFAX, 2007 ; E. SAADAOUI *et al.*, 2017 ; S. EZZEDDINE SAADAOUI *et al.*, 2017) et selon la provenance (A.M. GARAU *et al.*, 2008), même dans le cas des clones (F.E.S. COSTA *et al.*, 2004 ; B.S. RENATA *et al.*, 2011). En Tunisie, les espèces d'eucalyptus qui se sont montrées les plus résistantes à l'aridité sont *Eucalyptus gracilis*, *Eucalyptus salmonophloia*, *Eucalyptus lesouefii*, *Eucalyptus occidentalis*, *Eucalyptus astringens*, *Eucalyptus torquata* et *Eucalyptus microtheca* (E. SAADAOUI *et al.*, 2017). Au Maroc, le Gommier corail (*Eucalyptus torquata*), par exemple, a donné de très bons résultats dans la partie orientale du pays et dans la région de Marrakech (au centre), caractérisées par des climats très arides. Cette espèce aux belles fleurs mellifères pourrait être favorisée dans les zones à formation sableuse profonde, qui s'assèchent rapidement, et dans le

secteur est de la forêt, qui est plus aride. Elle pourrait aussi tenir une place intéressante dans des zones périurbaines déjà aménagées pour répondre à des besoins d'écotourisme. Cette espèce a malheureusement pour handicap de ne pas rejeter de souche lorsqu'elle est exploitée.

Par ailleurs, le Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*), qui s'est distingué par son comportement écophysologique proche de celui du Chêne-liège, mérite d'être introduit à titre prospectif, selon l'approche de la migration assistée (L. BENOMAR *et al.*, 2006), notamment dans des zones soumises aux influences océaniques et sur des terrains peu favorables au Chêne-liège, que la formation sableuse soit épaisse ou qu'il se produise périodiquement des submersions (B. LEPOUTRE, 1965 ; B. BELGHAZI *et al.*, 2001). Le Thuya de Berbérie tolère des potentiels hydriques très négatifs sans que son fonctionnement hydraulique soit perturbé. De ce fait, il est moins sujet à l'embolie que le Pin d'Alep et le Pin pignon, qui sont les espèces que l'on plante actuellement dans la forêt de la Maâmora. Dans des conditions de sécheresse, son potentiel hydrique basal peut baisser jusqu'à -55 bars sans risque d'embolie (I. OLIVERAS *et al.*, 2003), ce qui en fait une espèce très résistante (M. DUCREY, 1988). En Espagne, le Thuya de Berbérie est planté sur des dunes côtières où les précipitations annuelles moyennes sont de 312 mm seulement (I. OLIVERAS *et al.*, 2003).

Comme le Chêne-liège, le Thuya de Berbérie est une espèce autochtone. Après les coupes, comme lui, il rejette de souche jusqu'à un âge très avancé, ce qui permet d'assurer la pérennité des plantations durant des périodes assez longues. En outre, l'un et l'autre sont des espèces à usages multiples. Le Thuya de Berbérie, et le Chêne-liège offrent de nombreux produits et services ; ils font même partie des plantes aromatiques et médicinales (H. ORCH *et al.*, 2015).

D'autres recherches, menées en conditions naturelles et sur de longues périodes, seront nécessaires pour mieux comprendre le comportement des essences forestières étudiées dans ce travail, afin d'évaluer leur capacité d'acclimatation et d'en déterminer les seuils de résistance aux plans morphologique et physiologique. Il serait aussi intéressant que ces recherches s'intéressent à d'autres indicateurs physiologiques et chimiques de la résistance à la sécheresse (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 1997). Mais ces informations ne seront rien sans une production de plants de meilleure qualité morpho-physiologique et des techniques plus efficaces pour assurer le démarrage des plantations dans des conditions devenues plus difficiles (A. ZINE EL ABIDINE *et al.*, 2016-a ; L.M. BOUDERRAH *et al.*, 2017).

Remerciements : Les auteurs tiennent à remercier le projet de coopération Marocco-Belge (ENFI-UCL) dans le cadre duquel ce travail a été réalisé : WBI2015 – "Impact des changements climatiques sur la subéraie de la Maâmora", les deux réviseurs anonymes du manuscrit, ainsi que Marianne COHEN et Claude MARTIN, pour leur précieuse contribution à l'amélioration de la version définitive du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AAFI A. (2007) - *Étude de la diversité floristique de l'écosystème de Chêne-liège de la forêt de la Maâmora*. Thèse de doctorat d'État, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, 190 p.
- 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. et COBB N. (2010) - A global overview of drought and heat induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 4, p. 660-684.
- 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, p. 19-32.
- AUSSENAC G. et VALETTE J.C (1982) - Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers Pins dans le Mont Ventoux. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 39, n° 1, p. 41-62.
- BELGHAZI B. et MOUNIR F. (2016) - *Analyse de la vulnérabilité au changement climatique du couvert forestier. Forêt de la Maâmora (Maroc)*. Édit. FAO, rapport technique, 124 p.
- BELGHAZI B., BADOUZI M., BELGHAZI T. et MOUJAINNI S. (2011) - Semis et plantations de la forêt de chêne-liège de la Maâmora (Maroc). *Forêt Méditerranéenne*, vol. XXXII, n° 3, p. 1-13.
- BELHOUARI M. (2013) - *Gestion antérieure de la forêt de la Maâmora*. Mémoire de 3^{ème} cycle, École Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé (Maroc), 93 p.
- BENABID A. (2000) - *Flore et écosystèmes du Maroc. Évaluation et préservation de la biodiversité*. Édit. Ibis Press, Paris, 359 p.
- BENABID A. et FENNANE M. (1994) - Connaissances sur la végétation du Maroc. Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa*, vol. 14, p. 21-97.
- BENOMAR L., LAMHAMEDI M.S., RAINVILLE A., BEAULIEU J., BOUSQUET J. et MARGOLIS H.A. (2016) - Genetic adaptation vs. ecophysiological-related traits in young *Picea glauca* along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science*, vol. 7, n° 48, p. 1-15.
- BENZYANE M., AAFI A., SBAY H., EL ANTRY S., YASSINE M., ILMEN R. et GHAÏLLOULE D. (2010) - *Les écosystèmes naturels marocains et les changements climatiques*. Édit. Centre de Recherche Forestière, collection "Maroc nature", Rabat (Maroc), 88 p.
- BOUDERRAH M., ZINE EL ABIDINE A., BOUNAKHLA A., LAMHAMEDI M.S., ZOUAHRI A. et MOUNIR F. (2017) - Qualité morpho-physiologique des plants de chêne-liège, *Quercus suber* L., produits dans des pépinières forestières au Maroc. *Bois et Forêts des Tropiques*, vol. 333, n° 3), p. 31-42.
- 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 3^{ème} cycle, École Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé (Maroc), 149 p.
- CAPEL A.C. (2016) - *Agents et causes de la déforestation et dégradation dans les sites du projet "Optimiser la production des biens et services par les écosystèmes boisés méditerranéens dans un contexte de changements globaux"*. Édit. FAO, rapport technique, 114 p.
- COHEN Y., ADAR E., DODY A. et SCHILLER G. (1997) - Underground water use by Eucalyptus trees in an arid climate. *Trees*, vol. 11, n° 6, p. 356-362.
- COSTA F.E.S., SHVALEVA A., MAROCO J.P., ALMEIDA M.H., CHAVES M.M. et PEREIRA J.S. (2004) - Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiology*, vol. 24, n° 10, p. 1165-1172.
- DRIOUECH F. (2010) - *Distribution des précipitations hivernales sur le Maroc dans le cadre d'un changement climatique : descente d'échelle et incertitudes*. Thèse de l'Institut National

- Polytechnique de Toulouse, Université de Toulouse, 164 p.
- DUCREY M. (1988) - Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *Revue Forestière Française*, vol. XL, n° 5, p. 359-370.
- EL HABACHI M. (2011) - *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*. Mémoire de 3^{ème} cycle, École Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé (Maroc), 128 p.
- EL HACHIMI H. (2010) - *Cartographie et état des lieux des périmètres de régénération du Chêne-liège dans la subéraie de la Maâmora*. Mémoire de 3^{ème} cycle, École Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé (Maroc), 53 p + annexes.
- EL MOKADDEM A. (2016) - *Estimation de la valeur économique et sociale des services rendus par les écosystèmes forestiers méditerranéens, Forêt de la Maâmora, Maroc*. Édit. Plan Bleu, Valbonne, 85 p.
- EZZEDDINE SAADAOUI Z., BEN YAHIA K., DHAHRI S., LAHBIB BEN JAMAA M. et LARBI KHOUJA M. (2017) - An overview of adaptative responses to drought stress in *Eucalyptus* spp. *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, vol. 67, p. 86-96.
- FENSHAM R.J. et FAIRFAX R.J. (2007) - Drought-related tree death of savanna eucalypts: species susceptibility, soil conditions and root architecture. *Journal of Vegetation Science*, vol. 18, n° 1, p. 71-80.
- FROUX F., DUCREY M. et DREYER E. (2005) - Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss. *Trees*, vol. 19, n° 2, p. 137-144.
- GARAU A.M., LEMCOFF J.H., GHERSA C.M. et BEADLE C.L. (2008) - Water stress tolerance in *Eucalyptus globulus* Labill. subsp. *Maidenii* (F. Muell.) saplings induced by water restrictions imposed by weeds. *Forest Ecology and Management*, vol. 255, n° 7, p. 2811-2819.
- GHAIOULE D., LUMARET J., DIDIER R., MAATOUF N. et NIOGRET J. (2007) - Évaluation des dégâts par les vers blancs dans les parcelles de régénération du chêne-liège (*Quercus suber* L.) en forêt de la Maâmora (Maroc) et recherche de médiateurs chimiques pour une lutte biologique. *Annales de la Société Entomologique de France*, nouvelle série, vol. 43, n° 1, p. 1-8.
- GINDABA J., ROZANOV A. et NEGASH L. (2005) - Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecology and Management*, vol. 205, n° 1-3, p. 127-138.
- GROSSNICKLE S. (2018) - Seedling establishment on a forest restoration site. An ecophysiological perspective. *REFORESTA*, vol. 6, p. 110-139.
- HCEFLCD (2011) - *PV d'aménagement de la forêt de la Maâmora. Volume Aménagement proposé et objectifs à atteindre*. Édit. Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification, Rabat, 182 p.
- HCEFLCD (2015) - *Révision de l'Étude d'aménagement de la forêt de Maâmora. Marché n° 30/2009/DREFLCD-N. : "État actuel de la forêt et résultats de l'inventaire", volume 5*. Édit. Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification, Rabat, 102 p.
- HCEFLCD (2018) - *Bilan des reboisements à base du Chêne-liège. Direction du Dévelop-*

- pement Forestier*. Documents mis à disposition par le Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification, Rabat.
- KOZLOWSKI T.T. (1992) - Carbohydrates sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, vol. 58, n° 2, p. 107-222.
- KSONTINI M., LOUGUET P., LARAY D. et REJEB M.N. (1998) - Comparaison des effets de la contrainte hydrique sur la croissance, la conductance stomatique et la photosynthèse de jeunes plants de chênes méditerranéens (*Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*) en Tunisie. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 55, n° 4, p. 477-495.
- LAMHAMEDI M.S. et FORTIN J.A. (1994) - La qualité des plants forestiers : critères d'évaluations et performance dans les sites de reboisement. *Actes de la première journée nationale sur les plants forestiers* (Rabat, Maroc), M. ABOUROUH édit., Édit. Centre de Recherche et d'Expérimentation Forestières, Rabat (Maroc), p. 35-49.
- LAMHAMEDI M.S., AMMARI Y., FECTEAU B., FORTIN J.A. et MARGOLIS H. (2000) - Problématique des pépinières forestières en Afrique du nord et stratégies d'orientation. *Cahiers Agricultures*, vol. 9, n° 5, p. 369-380.
- LAOUINA A., NAFAA R. et WTFEH A. (1997) - Occupation des sols et dégradation des terres, le cas de la Mamora et de ses bordures. *Méditerranée*, vol. 86, n° 1-2 ("Impact anthropique en milieu méditerranéen"). p. 45-51.
- LEMCOFF J.H., GUARNASCHELLI A.B., GARAU A.M. et PRYSTUPA P. (2002) - Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora*, vol. 197, n° 2, p. 134-142.
- LEPOUTRE B. (1965) - Régénération artificielle du Chêne-liège et équilibre climatique de la subéraie en forêt de la Maâmora. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc*, vol. 9, p. 1-188.
- LOUSTAU D., GRANIER A., MOUSSA F., SARTORE M. et GUEDON M. (1990) - Évolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 47, n° 6, p. 599-618.
- MAGHNA F.Z., ABBAS Y. MAHÉ F., PRINA Y., EL GHACHTOULI N., DUPONNOIS R. et SANGUIN H. (2019) - The rhizosphere microbiome: a key component of sustainable cork oak forests in trouble. *Forest Ecology and Management*, vol. 434, p. 29-39.
- MCDOWELL N., POCKMAN W.T., ALLEN C.D., BRESHEARS D.D., COBB N., KOLB T., PLAUT J., SPERRY J., WEST A., WILLIAMSON D.G. et YEPEZ E.A. (2008) - Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, vol. 178, n° 4, p. 719-739.
- MEMEE (2014) - *Politique du changement climatique au Maroc*. Édit. Ministère délégué auprès du Ministre de l'Énergie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, chargé de l'Environnement, Rabat (Maroc), 35 p.
- MITCHELL P.J., O'GRADY A.P., TISSUE D.T., WHITE D.A., OTTENSCHLAEGER M.L. et PINKARD E.A. (2013) - Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, vol. 197, n° 3, p. 862-872.
- MOKHTARI N., MRABET R., LEBAILLY P. et BOCK L. (2014) - Spatialisation des bioclimats, de l'aridité et des étages de végétation du Maroc. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires*, vol. 2, n° 1, p. 50-66.

- MOKSSIT A. (2012) - Le point sur le changement climatique au Maroc. In : *Environnement et changement climatique au Maroc : diagnostic et perspectives*, E. ZEINO-MAHMALAT et A. BENNIS édit., Édit. Konrad-Adenauer-Stiftung, bureau au Maroc, p. 35-39.
- NGUYEN A. et LAMANT A. (1989) - Variation in growth and osmotic regulation of roots of water stressed maritime pine (*Pinus pinaster*Ait.) provenances. *Tree Physiology*, vol. 5, n° 1, p. 123-133.
- OLIVERAS I, MARTÍNEZ-VILALTA J., JIMENEZ-ORTIZ T., LLEDÓ M.J., ESCARRÉ A. et PIÑOL J. (2003) - Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecology*, vol. 169, n° 1, p. 31-141.
- ORCH H., DOUIRA A. et ZIDANE Z. (2015) - Étude ethnobotanique des plantes médicinales utilisées dans le traitement du diabète, et des maladies cardiaques dans la région d'Izarène (Nord du Maroc). *Journal of Applied Biosciences*, vol. 86, p. 7940-7956.
- PICON C., GUEHL J.M et FERHI A. (1996) - Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment*, vol. 19, n° 2, p. 182-190.
- RENATA B.S. COSCOLIN R.B.S., BROETTO F., MARCHESE J.A., CAMPOHERMOSO M.C. et PALADINI M.V. (2011) - Effects of hydric deficiency on gas exchange parameters and metabolism of *Eucalyptus grandis* clones. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, vol. 23, n° 4, p. 255-262.
- SAIKI S.T., ISHIDA A., YOSHIMURA K. et YAZAKI K. (2017) - Physiological mechanisms of drought-induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought-tolerant woody plant. *Scientific Reports*, vol. 7, n° 1, p. 1-6.
- SALL P.N., AUSSÉNAC G., DREYER E. et GRANIER A. (1991) - Limitation par la sécheresse de la croissance d'*Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en climat sahélo-soudanien au Sénégal. *Revue Forestière Française*, vol. XLIII, n° 4, p. 309-316.
- STOUR L. et AGOUMI A. (2008) - Sécheresse climatique au Maroc durant les dernières décennies. *Hydroécologie Appliquée*, vol. 16, p. 215-232.
- TAABNI M. et EL JIHAD M.D. (2012) - Eau et changement climatique au Maghreb : quelles stratégies d'adaptation ? *Les Cahiers d'Outre-Mer*, vol. 260, p. 493-518.
- WHITE D.A., TURNER N.C. et GALBRAITH J.H. (2000) - Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiology*, vol. 20, n° 17, p. 1157-1165.
- WHITE J. (1964) - *The concept of "container capacity" and its application to soil moisture fertility regimes in the production of container grown crops*. Ph.D. Dissertation, Université d'État de Pennsylvanie (USA), 173 p.
- WOILLEZ M.N. (2019) - Revue de littérature sur le changement climatique au Maroc : observations, projections et impacts. *Papiers de Recherche AFD*, n° 2019-108, Juillet, p. 3-33.
- ZAHID D.M., SHAH F. et MAJEED A. (2010) - Planting *Eucalyptus camaldulensis* in arid environment - Is it useful species under water deficit system? *Pakistan Journal of Botany*, vol. 42, n° 3, p. 1733-1744.
- ZINE EL ABIDINE A. (2003) - Le dépérissement des forêts au Maroc : analyse des causes et stratégie de lutte. *Sécheresse*, vol. 14, n° 4, p. 209-218.
- ZINE EL ABIDINE A., BERNIER P.Y. et PLAMONDON A.P. (1997) - Écophysiologie de l'épinette

noire (*Picea mariana*) en relation avec sa tolérance au stress hydrique. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc*, vol. 30, p. 145-166.

ZINE EL ABIDINE A., LAMHAMEDI M.S et TAOUFIK A. (2013) - Relations hydriques des arbres sains et dépérissants de *Cedrus atlantica* M. au Moyen Atlas Tabulaire au Maroc. *Geo-Eco-Trop*, vol. 37, n° 2, p. 157-176.

ZINE EL ABIDINE A., BOUDERRAH M., BEKKOUR A., LAMHAMEDI M.S. et ABBAS Y. (2016-a) - Croissance et développement des plants de deux provenances de chêne-liège (*Quercus suber* L.) produits en pépinière dans des conteneurs de différentes profondeurs. *Forêt Méditerranéenne*, vol. XXXVII, n° 2, p. 137-150.

ZINE EL ABIDINE A., BOUDERRAH M., MOUSTAHSEN A. et LAMHAMEDI M.S. (2016-b) - 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. *Forêt Méditerranéenne*, vol. IV, n° 4, p. 327-342.

Article soumis le 10 septembre 2019.

Texte rendu conforme aux demandes des réviseurs le 29 avril 2020.

Mise en ligne après échanges avec le directeur de publication le 4 juin 2020.