

# Diversité et répartition des sapins sur le pourtour méditerranéen

par Pierre QUEZEL\*

Contrairement à une opinion trop répandue dans le public, mais aussi chez certains forestiers, les sapins occupent une place appréciable dans la constitution des forêts naturelles sur le pourtour méditerranéen. S'ils sont surtout présents en zone montagneuses, certaines espèces sont toutefois susceptibles de végéter à des altitudes peu élevées (500-600 m), et d'entrer en contact direct avec les forêts sclérophylles, notamment en Grèce, au Maroc et en Espagne, et bien évidemment avec les forêts à chênes caducifoliées, à peu près partout, et en France tout spécialement.

Si les botanistes connaissent bien depuis la fin du siècle dernier les diverses espèces de sapins végétant sur le pourtour de la Méditerranée, malgré les difficultés évidentes que présentent leur détermination et l'appréciation exacte de leur valeur taxinomique, les forestiers par contre, n'ont commencé à vraiment s'y intéresser que lorsque les grands travaux de reforestation entamés à la fin du siècle dernier ont été étendus à la région méditerranéenne proprement dite. En effet, il était tentant d'utiliser pour les reboisements, dans des zones

à périodes de sécheresse estivale durant de 1 à 3 mois, des essences nobles et présumées à haute productivité. Si les cèdres ont rapidement montré, notamment en France sur le Ventoux, le Luberon et les Corbières, qu'ils étaient parfaitement susceptibles de s'adapter, voire de fournir des résultats extrêmement intéressants (cf. Bull. de Vulgarisation Forestière, n°79, 1979) les sapins méditerranéens, dont il n'était pas toujours aisé de se procurer des semences de provenance sûre, n'ont guère été utilisés que dans les arboretums ou comme essence d'ornement. Leur prise en compte notable dans les essais de reboisement ne fait pratiquement que commencer (Séminaire I.N.R.A. "Sapins méditerranéens" 1991).

Diverses études récentes sur le terrain, (cf. infra), ont permis par ailleurs, de préciser les exigences écologiques des diverses espèces dans leur milieu naturel, et par là même de prévoir leurs possibilités d'utilisation et d'adaptation dans des portions de la région méditerranéenne où ils n'étaient pas présents et où déjà un certain nombre de données avaient été obtenues grâce à leur introduction en arboretums.

Le présent travail a pour but de fournir tout d'abord un certain nombre de données sur la signification taxinomique des sapins du pourtour méditerranéen, et de préciser, uniquement au niveau de leurs peuplements naturels, leurs exigences écologiques majeures

ainsi que leur valeur dynamique et les principales structures de végétation qu'ils individualisent. Nous reprendrons donc un certain nombre de résultats déjà publiés pour l'ensemble de ces sapins (BARBERO et QUÉZEL, 1975, 1991, QUÉZEL, 1980/1985, Cemagref, 1983, MAYER, 1984) et renverrons le lecteur à d'autres travaux indiqués dans le texte, qui envisagent au moins partiellement le cas des sapinières méditerranéennes. Soulignons enfin que nous avons consacré (1979) un article synthétique sur les essences forestières de la région méditerranéenne française où ont été exposées les interprétations écologiques générales relatives aux notions de types bioclimatiques et de zonation altitudinale sur le pourtour méditerranéen, points sur lesquels il nous a paru inutile de revenir ici.

## Les critères taxinomiques

La systématique des sapins du pourtour méditerranéen n'est pas aisée. Les critères distinctifs portent en effet sur des caractères subjectifs et de valeur souvent relative : forme et taille des feuilles, pilosité des tiges, aspect des bourgeons, ou au contraire théoriquement plus fidèles : structure des cônes femelles, situation des canaux résinifères dans les feuilles, mais beaucoup moins facilement accessibles. De toutes

\* Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Université d'Aix-Marseille III, Faculté de Saint-Jérôme, 13397 MARSEILLE / Cedex 13 - I.M.E.P. Formation CNRS 1152

|  |  |
|--|--|
| 1. Feuilles rigides, aiguës .....  | 2  |
| 1.1. Feuilles flexibles ou molles, émarginées ou obtuses .....   | 4  |
| 2. Feuilles de 15 à 35 mm de long et à canaux résinifères marginaux, bractées saillantes plus longues que l'écaille .....  | <i>A. cephalonica</i> Loudon.            |
| 2.2. Feuilles de 10-15 mm de long et à canaux résinifères médians, bractées incluses dans le cône .....  | 3  |
| 3. Bourgeons à écailles aiguës, les supérieures saillantes et récurvées au sommet, bractées égalant les 1/3 à 1/5 de l'écaille .....   | <i>A. pinsapo</i> Boiss.                 |
| 3.3. Bourgeons à écailles obtuses, les supérieures acuminées et en général non saillantes, bractées égalant les 1/2 de l'écaille .....   | <i>A. maroccana</i> Trabut.              |
| 4. Feuilles ne dépassant pas 15 mm de longueur .....   | <i>A. nebrodensis</i> (Lojac.) Mattei.   |
| 4.4. Feuilles longues de (15) 20-35 mm .....   | 5  |
| 5. Bractées incluses dans le cône .....  | 6  |
| 5.5. Bractées saillantes, plus longues que l'écaille .....   | 7  |
| 6. Feuilles de 15-25 mm, en brosse dressée ; bractée égalant 1/2 à 3/4 de l'écaille .....  | <i>A. cilicica</i> Ant. et Kotsch.       |
| 6.6. Feuilles de 15-25 mm en demi-écouvillon ; bractée n'atteignant pas plus des 1/2 de l'écaille .....  | <i>A. numidica</i> De Lannoy.            |
| 7. Rameaux jeunes à pubescence épars, feuilles des rameaux en brosse rabattue vers le haut et l'avant ; bandes stomatiques à la surface inférieure de la feuille au nombre de 8-10 (groupe des sapins pontiques) ..... | 8  |
| 7.7. Rameaux jeunes densément pubescents, feuilles latérales des rameaux horizontales ; bandes stomatiques à la surface inférieure de la feuille au nombre de 6-8 .....  | <i>A. alba</i> Miller.                   |
| 8. Feuilles obtuses .....  | <i>A. equi-trojani</i> Aschers. et Sint. |
| 8.8. Feuilles tronquées ou émarginées .....  | 9  |
| 9. Rameaux pubescents, bourgeons en général non résineux .....   | <i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach.    |
| 9.9. Rameaux glabres, bourgeons en général résineux .....  | <i>A. bornmuelleriana</i> Mattf.         |

Fig. 1 : Clé de détermination pratique

façons, l'examen de rameaux feuillés recueillis en exposition sud et à hauteur d'homme, et de cônes femelles mûrs est nécessaire à toute tentative de détermination. Classiquement la distinction des espèces est basée sur la position respective des écailles et des bractées sur le cône, (bractées incluses ou bractées exsertes, GAUSSEN, 1964), mais ce caractère peut lui-même être sujet à caution, notamment en Grèce (FADY, ARBEZ et MARPEAU, 1991), mais la morphologie foliaire, critère plus directement accessible, peut être également utilisée, en particulier pour distinguer des ensembles répondant à des critères écologiques ou biogéographiques évidents. Au sein des sapins strictement méditerranéens tout d'abord, se différencient les sapins à aiguilles piquantes, rigides et insérées sur tout le pourtour des axes, (*Abies pinsapo*, *A. maroccana*, *A. cephalonica*) et les sapins à aiguilles molles, obtuses et souvent émarginées à l'apex, mais rigides et insérées sur l'ensemble du pourtour des axes (*A. numidica*, *A. nebrodensis* et *A. cilicica*); les sapins pontiques (*A. nordmanniana*, *A. bornmuelleriana* et *A. equi-trojani*), à feuilles molles insérées en brosse tout autour de l'axe, mais rabattues vers le haut et l'avant, constituent un troisième groupe dont la différenciation avec *Abies alba* n'est pas toujours facile, ce dernier constituant

avec *Abies borisii-regis* le quatrième ensemble, caractérisé par des feuilles horizontales, essentiellement insérées en position latérale sur les axes.

L'approche favorisant la structure des cônes afin de différencier les sapins méditerranéens, permet de distinguer ceux à bractées incluses dans le cône et regroupant les sapins méridionaux (*Abies pinsapo*, *maroccana*, *numidica* et *cilicica*) et les sapins à bractée exserte réunissant les sapins du revers septentrional méditerranéen, *Abies alba* inclus. Ces deux approches ne s'excluent pas en réalité, puisque la première répond à des critères à la fois morphologiques et écologiques, alors que la seconde est plutôt d'ordre historique et biogéographique.

Nous fournissons (Fig. 1), une clé de détermination des espèces, basée sur les caractères distinctifs qui nous ont paru les plus évidents. Toutefois, cette clé n'est valable que pour des échantillons provenant de localités naturelles ou d'arbres de reboisement de première génération. En effet, les semis issus d'arboretum ou de peuplements mixtes sont en général hybridés et leur détermination devient alors extrêmement malaisée et souvent ambiguë; quelques uns de ces hybrides sont indiqués dans le bulletin n°4, 1982, de l'A.F.O.C.E.L.-A.R.M.E.F., Informations-Forêt. Toutefois, dans la nature, le seul

hybride fréquent est x *Abies borisii-regis* Mattf.

La valeur taxinomique précise de plusieurs de ces sapins reste d'ailleurs pour l'instant discutée. C'est ainsi que EMBERGER et MAIRE (1928) considèrent *Abies maroccana* comme une simple sous-espèce de *Abies pinsapo* et que DAVIS (1965) réunit les trois sapins pontiques au titre de sous-espèces au sein d'*Abies nordmanniana*. Les populations marocaines du Jbel Tazzaote, ont été décrites par COZAR (1946), sous le nom de *A. tazaotana*, distinct théoriquement de *A. maroccana* par ses cônes murs longs de 16 à 20 cm (et non de 12 à 15), mais ce caractère paraît sans grande signification à MAIRE (1952). De même, *Abies olcayana* (ATA 1991), a été décrit pour différencier la petite population du Chatal Dag, qui avait été rapportée auparavant à *A. equi-trojani*, alors que COODE et CULLEN (1965), distinguent au sein de *A. cilicica*, la sous-espèce *cilicica* à bourgeons non résineux, localisée à l'est d'Alanya, et la sous-espèce *isaurica*, à bourgeons résineux, présente entre Antalya et Alanya. Signalons enfin que le mystérieux *A. pardei* GAUSSEN 1929, décrit en arboretum, n'a toujours pas été trouvé avec certitude dans la nature.

La complexité, et reconnaissons-le l'ambiguïté de certains caractères différentiels entre les diverses espèces de



Photo 1 : *Abies bornmulleriana* près de Kastamonou (Turquie).

Photo P.Q.

sapins méditerranéens, ont amené depuis une dizaine d'année, divers auteurs à entreprendre leur analyse enzymatique et génétique (cf. en part GASSAMA 1982, PANETOS 1991, SCALTSOYANNES et *all.* 1990, FADY 1990, ARBEZ et *all.* 1991) soit au niveau spécifique, soit au niveau populationnel. Ces travaux très prometteurs et évoqués ici par d'autres intervenants, n'ont malheureusement pris en compte que les sapins du pourtour de l'Égée, voire les populations de *A. alba* d'Italie méridionale (IOVINO et MENGUZATO 1991), et une interprétation globale relative aux espèces du pourtour méditerranéen reste malheureusement encore à établir.

Il n'en reste pas moins, comme nous venons de l'indiquer, que de nombreuses incertitudes taxinomiques et phylogéniques persistent actuellement à propos des sapins méditerranéens; leur détermination en dehors de leur aire naturelle reste souvent délicate en rai-

son de la plasticité morphologique des espèces, et surtout des facilités extrêmes d'hybridation et d'introgession entre espèces (*A. alba* inclus), au niveau des arboretums et des reboisements multispécifiques, mais aussi des peuplements naturels, notamment en Grèce (ARBEZ et *all.* 1991) et en Turquie (ATA 1991). L'ensemble de ces phénomènes doit toujours rester présent à l'esprit des forestiers, reboiseurs en particulier, afin d'éviter de tragiques pertes de la biodiversité au sein d'un complexe botanique très signifiant tant du point de vue écologique qu'économique, paysager, biogéographique et historique.

Nous fournissons (Fig. 1) une clé de détermination pratique des différentes espèces, sans envisager toutefois le cas de divers hybrides naturels ou artificiels sur lesquels, il faut bien le reconnaître, il est bien souvent extrêmement difficile de mettre un nom.

## Aperçu historique

Les données palynologiques relatives au pourtour méditerranéen confirment de façon quasi-constante, depuis le Miocène, et surtout durant le Pliocène, l'existence de pollens d'*Abies*, en quantités appréciables. Cela est vrai dans le bassin occidental (SUC 1980, SUC et *all.* 1995, BESSEDIK 1985, BESSAIS et CRAVATTE 1988), en Méditerranée centrale (COMBOURIEU-NEBOUT 1993) mais aussi orientale (DRIVALIARI 1994). Les pollens de Sapin, parfois d'*Epicea* ou de *Tsuga* voire bien plus rarement leurs macrorestes (ROIRON 1992), sont considérés comme liés à une végétation de type montagnard, ils sont associés à des pollens de *Cedrus*, de Taxodiacées (*Sequoia* sensu lato), de Lauracées (*Laurus*, *Pterocarya*, *Engelhardtia*), alors que les taxons mega-mésotermes, en général de souche tropicale restaient localisés à basse altitude, les caducifoliés (*Quercus*, *Parrotia*, *Keeteleria*, etc.) se situant en position intermédiaire (FAUQUETTE et *all.* 1997). Malheureusement la détermination spécifique des pollens d'*Abies* n'a pas été possible, mais le contexte végétal laisse supposer qu'il s'agissait de taxa de souche méditerranéenne (QUEZEL 1995), sans qu'il soit possible d'en préciser le nombre. Il est intéressant de souligner toutefois que PONS (1964) distingue dans les sédiments de la vallée du Rhône au Miocène, et surtout au Pliocène, trois types de pollens pouvant être rapportés au genre *Abies*.

Le type 1 représente un pollen pouvant être considéré comme l'ancêtre de celui d'*Abies pinsapo*, mais aussi à une date plus récente, d'autres pollens évoquant *Abies cilicica* voire *Abies nordmanniana*. Le type 2 rappelle *Abies alba*, mais aussi *Abies nebrodensis* et *Abies numidica*. Le type 3 enfin se rapporte à un groupe actuellement absent autour de la Méditerranée et représenté aujourd'hui par divers sapins californiens, notamment *Abies concolor*. Toutefois, en l'absence de macrorestes, les données palynologiques tendent actuellement à être fortement discutées et la distinction entre espèces ou groupes d'espèces sur le pourtour méditerranéen considérablement nuancée. Il n'en reste pas moins que selon PONS (loc. cit.) et divers autres auteurs, le

groupe des sapins circum-méditerranéens actuels serait monophylétique, la différenciation en divers ensembles, ne remonterait pas au-delà du Pliocène. Le groupe archaïque à cônes à bractées incluses, est représenté actuellement par *Abies pinsapo* et les espèces voisines (*A. maroccana*, *A. nebrodensis*, *A. numidica* et *A. cilicica*), l'autre à bractées exsertes, intègre *Abies alba* et les sapins pontiques; il serait de formation plus récente. Il est resté lié au revers septentrional de la Méditerranée.

Remarquons toutefois, que ces données ne sont pas toujours convergentes avec celles évoquées ci-dessus et établies en fonction de critères morphologiques mais aussi écologiques; PONS (loc. cit.) envisage en effet un phylum palynologique constitué par *Abies alba*, *Abies nebrodensis* mais également *Abies numidica*, qui se serait diversifié récemment, au Pleistocène, à partir d'un type distinct depuis le Miocène. Dans ce cas, pour cet auteur, l'apparition de *Abies nordmanniana* et donc des sapins pontiques daterait également du Miocène. Enfin c'est au Pliocène que le groupe *pinsapo*, *maroccana*, mais aussi *cephalonica* se serait diversifié à partir d'un ancêtre commun Miocène. Ce même auteur, reprenant les conclusions de MATTFELD (1930), mais aussi d'autres botanistes (FLOUSS 1936), considère que *Abies borisii-regis*, *Abies equi-trojani* et *Abies cilicica* sont d'origine hybride, position qui nous paraît discutable au moins pour la dernière de ces espèces, alors que cette hypothèse est soutenable pour *A. nebrodensis* (*A. alba* x *A. numidica*).

Au Pleistocène terminal et à l'Holocène, les pollens de Sapin sont largement représentés durant les interglaciaires, notamment en France (BEAULIEU et REILLE 1995), et en particulier au dernier interglaciaire (REILLE, TRIAT-LAVAL et VERNET, 1980), où ils offrent, notamment en Provence rhodanienne, une expansion remarquable, traduisant une extension locale bien supérieure à celle que nous leur connaissons actuellement.

De toutes façons, toute conclusion paraît pour l'instant hâtive. Il conviendra, tout en poursuivant les recherches paléobotaniques, de reprendre et de compléter les analyses génétiques et chimio-taxinomiques déjà entreprises sur quelques espèces (ARBEZ, 1969, FADY, 1989, SCALTSOYIANNES 1991, FADY et *all.* 1991), avant d'espérer pouvoir fournir un schéma cohérent et significatif de la phylogénie des sapins circum-méditerranéens. Un fait est toutefois certain, c'est la proximité génétique de toutes les espèces actuelles qui s'hybrident entre elles très facilement, ce qui traduit très probablement la possibilité d'échanges génétiques probablement répétés au cours des phases froides Plio-Pleistocènes, voire au cours des dernières phases glaciaires du Pleistocène.

## Répartition géographique

Comme nous l'avons indiqué, les Sapins sont représentés sur le pourtour

de la Méditerranée par plusieurs ensembles d'espèces :

- les sapins méditerranéens proprement dits,
- les sapins nord anatoliens ou pontiques,
- le sapin blanc qui pénètre plus ou moins profondément dans certaines portions de la région méditerranéenne, et le sapin du Roi Boris, *Abies borisii regis* Mattf. de Grèce centro-septentrionale et de Macédoine, qui est considéré comme constitué par des populations hybridées et introgressées entre *Abies cephalonica* et *Abies alba* (cf. en part. PANETOS, 1975).

### Les sapins méditerranéens (Cf. Fig. 2)

Bien que leur systématique soit fort complexe, ils sont représentés en principe par 6 espèces (sans tenir compte ici d'*Abies tzaotana*, Cozar et d'*Abies pardei*, Gaussen insuffisamment connus). Parmi celles-ci, il est possible de distinguer encore 2 séries : les sapins à aiguilles aiguës et ceux à aiguilles émarginées ou obtuses.

Le premier groupe réunit *Abies pinsapo*, Boiss., *Abies maroccana*, Trab. et *Abies cephalonica*, Loudon. Le second, *Abies numidica*, De Lannoy, *Abies nebrodensis* (Lojac) Mattei et *Abies cilicica* (Ant. et Kotschy) Carr.

Les sapins à aiguilles aiguës, dont le caractère méditerranéen est très accusé sur le plan écologique comme nous le verrons plus loin, sont localisés de part et d'autre du détroit de Gibraltar et en Grèce méridionale.



Fig. 2 : Aire de répartition des sapins méditerranéens

*Abies pinsapo* se rencontre en trois localités voisines, du sud de l'Espagne (Sierra de Ronda, Bermeja et de Grazallema) où il occupe quelques milliers d'hectares.

*Abies maroccana*, considéré par certains auteurs comme une simple sous espèce du précédent (EMBERGER et MAIRE, 1928) est localisé sur les montagnes des environs de Chaouen dans le Rif nord-occidental où il occupe environ 10.000 hectares.

*Abies cephalonica* est, quant à lui, beaucoup plus répandu puisqu'il constitue de vastes peuplements dans le Péloponnèse mais aussi en Attique et sur les montagnes bordant le nord du golfe de Corinthe. Déjà dans le Nord du Péloponnèse (Mont Chelmos) et plus encore à partir du Parnasse (BARBERO et QUEZEL, 1976) ses peuplements sont plus ou moins envahis suivant les conditions écologiques, par des formes affines d'*Abies borisii regis* (PANETSOS 1991). Dans le Pinde méridional et sur les chaînons littoraux de la mer Egée jusqu'à l'Olympe, les deux sapins coexistent. Remarquons qu'*Abies cephalonica* se rencontre sur les montagnes des îles de Céphalonie et d'Eubée. L'ensemble des peuplements d'*Abies cephalonica* atteint au moins 200 000 hectares.

Parmi les sapins à aiguilles émargi-

nées ou obtuses, deux possèdent une aire de répartition fort exiguë :

- *Abies numidica* n'apparaît que sur les sommets des monts Babor et Tababort en Petite Kabylie, où ses forêts ne couvrent que quelques centaines d'hectares (KOLAI, 1991).

- *Abies nebrodensis* est encore plus rare puisqu'à l'heure actuelle on n'en connaît (MORANDINI, 1969, BOTTACI et *all.*, 1991) qu'une vingtaine d'individus vivants sur les crêtes des monts de la Madonie en Sicile.

*Abies cilicica* s'étend par contre sur tout le Taurus à l'Est du sillon d'Antalya où il constitue de beaux peuplements épars, puis réapparaît aussi sur les sommets de l'Amanus en Turquie, des monts des Alaouïtes en Syrie et dans le nord du Mont Liban (K'Amouah et forêt d'Ehden). Deux sous-espèces ont été récemment distinguées : la subsp. *cilicica* au Proche-Orient et sur le Taurus oriental et la subsp. *isaurica* sur le Taurus central. Ses peuplements occupent au moins 250 000 hectares (BOZKUS, 1991).

### Les sapins nord-anatoliens

Bien que situées sur les marges de la région méditerranéenne, ils méritent au moins d'être signalés. Classiquement 3 espèces sont rangées dans ce groupe : *Abies equi-trojani*, Aschers et Sint.,

*Abies bornmuelleriana*, Mattf. et *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach. En fait, ces trois sapins très proches du point de vue systématique et formant souvent des populations hétérogènes (ARBEZ, 1969), sont souvent réunis comme sous-espèces au sein de l'espèce *Abies nordmanniana* (COODE et CULLEN, 1965).

*Abies equi-trojani* n'existe qu'en deux localités d'Anatolie Nord-occidentale (Kaz Dag et Kemalpaşa - *A. olcayana*) où ses forêts s'étendent sur quelques centaines d'hectares.

*Abies bornmuelleriana* forme quant à lui de vastes forêts, dont une faible partie en zone climatique méditerranéenne, dans la portion occidentale des chaînes pontiques entre l'Ulu Dag de Bursa à l'Ouest et la région de Samsun à l'Est.

*Abies nordmanniana* largement répandu sur le Caucase existe également sur les chaînes pontiques orientales entre Giresun et la frontière turco-soviétique.

### Le sapin blanc et le sapin du Roi Boris

Bien qu'il s'agisse d'une espèce typiquement européenne (Cf. Fig. 3), le sapin blanc constitue comme nous l'avons montré (BARBERO et QUEZEL, 1975) divers peuplements en ambiance climatique méditerranéenne. C'est le cas en France pour les Corbières, le Ventoux, les préalpes de Grasse. Il apparaît là sous une forme spéciale, souvent nommée par les forestiers sapin de l'Aude (DILGER 1991). C'est peut-être le cas aussi pour certaines populations de Corse méridionale (montagne de Cagna). Ce phénomène existe en d'autres portions de la région méditerranéenne et notamment en Espagne (Sierra de Montseny en Catalogne en particulier) et en Italie péninsulaire (DUCCI 1991).

Le sapin du Roi Boris joue en fait un rôle assez comparable puisqu'il relaie vers le Sud le sapin blanc depuis la Macédoine, la Chalcidique et l'Épire jusqu'au contact des peuplements de sapin de Céphalonie.

### Valeur écologique

Nous envisagerons successivement les problèmes liés à la zonation altitu-



Fig. 3 : Aire de répartition schématique de *Abies alba* (en grisé) ; en noir les populations méditerranéennes.

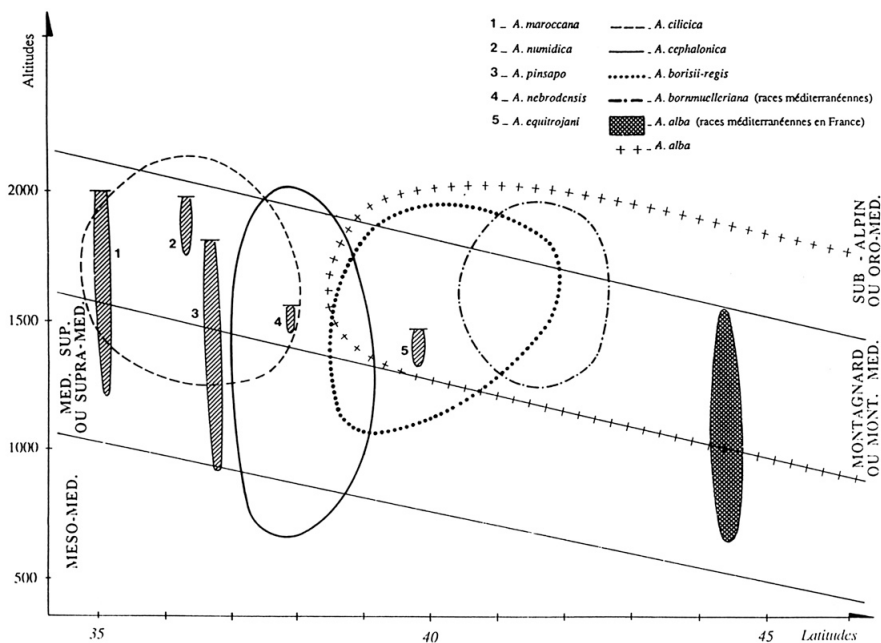


Fig. 4 : Situations altitudinales des sapinières circum-méditerranéennes

dinale, aux exigences géomorphologiques et édaphiques et à la valeur bioclimatique des sapins du pourtour méditerranéen.

### Zonation altitudinale (Cf. Fig. 4)

Les sapins méditerranéens à aiguilles aiguës offrent une plasticité altitudinale particulièrement remarquable. C'est ainsi qu'*Abies cephalonica* (BARBERO et QUEZEL, 1976) apparaît dans le Péloponnèse dès 600-700 m et peut s'élever d'un seul tenant jusque vers 2 000-2 300 m. De la sorte, il est présent aux étages méso-méditerranéen, supra-méditerranéen, montagnard méditerranéen et oroméditerranéen; il est cependant évident que son optimum écologique se situe entre 1 000 et 2 000 m et occupe l'étage montagnard-méditerranéen, mais aussi supra-méditerranéen.

Les sapins méditerranéens à aiguilles obtuses (QUEZEL, 1965, AKMAN, BARBERO et QUEZEL, 1979) sont par contre beaucoup plus exigeants du point de vue altitudinal, et ne descendent guère au-dessous de 1 500 m, ce qui les localise au montagnard méditerranéen de façon quasi absolue.

Les sapins pontiques (QUEZEL, BARBERO et AKMAN, 1980, MAYER, 1984), du moins dans leurs peuplements

des marges bioclimatiques méditerranéennes, c'est-à-dire sur le revers méridional des chaînes pontiques ne sortent guère eux non plus de l'étage montagnard méditerranéen puisqu'ils sont localisés au-dessus de 1 300-1 400 m. Par contre, en zone pontique, *Abies bornmuelleriana* en particulier peut descendre jusqu'au bord de la mer (région de Kastamonou) et occupe alors un étage de type collinéen.

Le sapin blanc, dans ses populations méditerranéennes ou sub-méditerranéennes (BARBERO et QUEZEL, 1975, IOVINO et *all.* 1991), paraît surtout se rencontrer au supra-méditerranéen, entre 700 et 1 000 m en moyenne. Les peuplements plus alticoles, ne se rapportent en général plus à une végétation de type méditerranéen.

Le sapin du Roi Boris enfin ne sort guère de l'étage montagnard méditerranéen en région franchement méditerranéenne qu'il déborde d'ailleurs largement vers le Nord et se situe alors en ambiance montagnarde de type européen, notamment dans le Nord de l'Épire et de la Macédoine, et en Bulgarie sud-occidentale.

### Exigences géomorphologiques et édaphiques

Les sapins méditerranéens sont cantonnés presque exclusivement sur les

substrats calcaréo-dolomitiques et surtout sur les reliefs karstifiés (BARBERO et QUEZEL 1975). Ceci est vrai en particulier pour *Abies maroccana*, *Abies numidica* et *Abies cephalonica*. *Abies pinsapo* et *Abies cilicica* largement préférentiels de ce substrat eux aussi, apparaissent cependant également sur roches vertes. Les peuplements résiduels de *Abies nebrodensis* se situent sur des affleurements schisteux.

Les sapins nord-anatoliens sont, quant à eux, à peu près exclusivement installés sur des substrats non calcaires (schistes, gneiss, rhyolites en particulier). Il est toutefois possible que cette particularité soit liée à la nature géologique globale de la région puisque *Abies bornmuelleriana* par exemple forme de très beaux peuplements sur les rares affleurements calcaires qui s'observent au Sud de Cide sur la Mer Noire.

Le Sapin blanc, en région méditerranéenne, paraît pratiquement exclusif des substrats calcaires et calcaro-dolomitique, alors que le Sapin du Roi Boris préfère au contraire les flyschs.

### Valeur bioclimatique (Cf. Tab. I)

Les Sapins méditerranéens sont très exigeants du point de vue hydrique, et paraissent cantonnés en bioclimat humide, voire perhumide, c'est-à-dire qu'ils réclament dans leurs peuplements naturels, des précipitations annuelles moyennes supérieures à 1 000 mm. En fait, parmi les sapins à aiguilles aiguës, *Abies cephalonica* à coup sûr et sans doute *Abies pinsapo*, peuvent végéter en bioclimat sub-humide (Précipitations comprises entre 800 et 1 000 mm).

Du point de vue thermique par contre, ils sont nettement plus plastiques, du moins certains d'entre eux. Les Sapins méditerranéens à aiguilles aiguës, s'observent, pour *Abies maroccana* dans la variante froide (m, moyenne des minima du mois le plus froid compris entre 0 et -3°C, DAGET 1977) surtout, pour *Abies pinsapo* dans les variantes froide et fraîche, et pour *Abies cephalonica* dans les variantes extrêmement froide, très froide (m compris entre -3 et -7°C), froide et fraîche (m compris entre 0 et +3°C).

Les Sapins méditerranéens à aiguilles obtuses sont, en Afrique du Nord et en

|                                  | Sub-humide |       |       |            | Humide (inclus perhumide) |       |       |            |
|----------------------------------|------------|-------|-------|------------|---------------------------|-------|-------|------------|
|                                  | Tempéré    | Frais | Froid | Très froid | Tempéré                   | Frais | Froid | Très froid |
| <i>Abies alba</i>                |            |       |       |            |                           |       | +     | +          |
| <i>Abies alba</i> (races médit.) |            |       |       |            |                           | +     |       |            |
| <i>Abies bornmuelleriana</i>     |            |       |       |            |                           |       | +     | (+)        |
| <i>Abies equi-trojani</i>        |            |       |       |            |                           |       | +     |            |
| <i>Abies borisii-regis</i>       |            |       | (+)   |            |                           | (+)   | +     | (+)        |
| <i>Abies nebrodensis</i>         |            |       |       |            |                           |       | +     |            |
| <i>Abies cephalonica</i>         |            | +     | +     | (+)        | (+)                       | +     | +     | (+)        |
| <i>Abies cilicica</i>            |            |       | +     | (+)        |                           | +     | +     | (+)        |
| <i>Abies pinsapo</i>             |            |       |       |            |                           | +     | +     |            |
| <i>Abies numidica</i>            |            |       |       |            |                           |       | +     |            |
| <i>Abies maroccana</i>           |            |       |       |            |                           | +     | +     |            |

Tab. I : Situation bioclimatique des sapinières circumméditerranéennes

Sicile (pour ce qu'il est possible d'en dire) localisés dans l'humide extrêmement froid (m inférieur à -7°C) et très froid.

Le Sapin du Roi Boris ne sort guère de l'humide froid et extrêmement froid.

Les Sapins d'Anatolie septentrionale sont quant à eux, liés au bioclimat humide, voire perhumide et restent cantonnés en ambiance méditerranéenne, dans leur variante très froide. Par contre en zone pontique, *Abies bornmuelleriana* au moins, pénètre dans les variantes froide, voire localement fraîche.

Le Sapin blanc, dans ses races méditerranéennes est lié à l'humide et au perhumide froid.

La résistance à la sécheresse estivale chez les Sapins du pourtour méditerranéen, a pu être appréciée en particulier par les écophysiologistes (GUEHL et al. 1991), mais sur le terrain les critères bioclimatiques classiques (BAGNOUL et GAUSSEN 1953, PENMAN 1948 etc.). De nos observations sur le terrain il est possible de proposer les valeurs approximatives suivantes pour les diverses espèces, en tenant compte de la plasticité écologique et climatique de certaines d'entre elles :

*Abies cephalonica* : de 1 à 5 mois,

*Abies pinsapo* : de 1 à 4 mois,

*Abies maroccana* : de 1 à 4 mois,

*Abies numidica* : de 1 à 3 mois,

*Abies cilicica* : de 1 à 3 mois,

*A. equi-trojani*, *A. bornmuelleriana* et

*A. nordmanniana* : de 0 à 2 mois,

*A. alba* (races médit.) et *A. nebrodensis* : de 0 à 1 mois.

Ces valeurs sont en conformité avec les critères écologiques signalées plus haut.

## Valeur dynamique et syntaxonomique

Les Sapins méditerranéens, il est important de le souligner, représentent sur l'ensemble de leurs peuplements, des essences climaciques et constituent des groupements végétaux très caractérisés, sur des sols évolués le plus souvent de type sols bruns forestiers, du moins lorsque l'érosion, le plus souvent d'origine anthropique, n'a pas sévi.

Il existe bien sûr des peuplements mélangés (Cf. Tab. II) mais ceux-ci témoignent le plus souvent d'une réinstallation des sapins comme c'est en particulier le cas pour les structures mixtes à *Abies pinsapo*, *Abies maroccana*, *Abies cephalonica* et *Quercus ilex* (sensu lato) aux horizons inférieurs des forêts constituées par ces essences ; les races méditerranéennes de *Abies alba* sont également souvent associées à *Quercus ilex*, à *Quercus pubescens*, voire localement à *Fagus sylvatica*. Les Sapins méditerranéens alticoles sont fréquemment liés aux Cèdres notamment au Babors, sur le Taurus et le Mont Liban septentrional. Ces formations mixtes où apparaissent également des caducifoliés, voire *Taxus baccata* et *Ilex aquifolium*

paraissent bien être climaciques pour *Abies numidica* (QUEZEL, 1956), alors que pour *Abies cilicica* elles représentent plutôt la marge écologique de ce sapin. En effet, nous avons montré (AKMAN, BARBERO et QUEZEL, 1979) que sur le Taurus, *Abies cilicica* est nettement plus exigeant du point de vue hydrique que *Cedrus libani* et surtout *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, ce qui amène le plus souvent ces essences à constituer des formations distinctes. Les sapins pontiques peuvent également sur les marges de leurs peuplements se mélanger à *Fagus orientalis*, voire à *Pinus sylvestris* pour *Abies bornmuelleriana* et même à *Picea orientalis* pour *Abies nordmanniana*, mais les plus belles forêts constituées par ces espèces sont pures (QUEZEL, BARBERO et AKMAN, 1980).

L'analyse et l'interprétation des structures de végétation au niveau des sapinières en région méditerranéenne est fort intéressante et fondamentalement différente suivant les espèces.

Les Sapins méditerranéens à aiguilles aiguës constituent le cas le plus complexe et en particulier *Abies cephalonica*. Ces particularités sont liées bien sûr à leur plasticité écologique.

*Abies pinsapo* (ASENSI et RIVAS-MARTINEZ, 1976) occupe, au moins à son horizon inférieur (1 100-1400 m) l'étage supra-méditerranéen et peut-être même localement la charnière supérieure du méditerranéen puisque le *Paeonio-Abietum* s'inscrit encore dans les *Quercetea ilicis*. Les peuplements alticoles par contre doivent se

|                                  | Chênes<br>sclérophylles | Chênes<br>caducifoliés | <i>Cedrus</i><br>s. lat. | <i>Pinus</i><br><i>nigra</i> s. lat. | <i>Pinus</i><br><i>silvestris</i> | <i>Fagus</i><br>s. lat. | <i>Picea</i><br><i>orientalis</i> |
|----------------------------------|-------------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|-----------------------------------|
| <i>Abies pinsapo</i>             | X                       | X                      |                          |                                      |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies maroccana</i>           | X                       | X                      | X                        | X                                    |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies numidica</i>            |                         | X                      | X                        |                                      |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies nebrodensis</i>         | X                       |                        |                          |                                      |                                   | X                       |                                   |
| <i>Abies cephalonica</i>         | X                       | X                      |                          | X                                    |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies borisii-regis</i>       |                         | X                      |                          | X                                    |                                   | X                       |                                   |
| <i>Abies cilicica</i>            |                         | X                      | X                        | X                                    |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies equi-trojani</i>        |                         |                        |                          | X                                    |                                   |                         |                                   |
| <i>Abies bornmuelleriana</i>     |                         | X                      |                          | X                                    | X                                 | X                       |                                   |
| <i>Abies nordmanniana</i>        |                         | X                      |                          |                                      | X                                 | X                       | X                                 |
| <i>Abies alba</i> (races médit.) |                         | X                      |                          | X                                    | X                                 | X                       |                                   |

Tab. II : Principales espèces forestières associées aux peuplements naturels de sapins méditerranéens

rattacher au montagnard méditerranéen.

*Abies maroccana*, localisé entre 1 500 et 2 200 m individualise sur le Rif calcaire occidental (BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981, BENABID, 1984, M'HIRIT 1991) diverses associations s'intégrant dans les *Quercus-Cedretalia atlanticae*, dont la plus remarquable est le *Paeonio maroccanae-Abietetum maroccanae*, localisée au montagnard méditerranéen.

*Abies cephalonica* (et *Abies borisii-regis*) (BARBERO et QUEZEL, 1976) sont présents en Grèce entre 700 et 2 000 m environ et montrent une singulière hétérogénéité, pour cette raison en particulier, dans la structuration des groupements qu'ils individualisent. Sans entrer dans le détail et si nous envisageons également pour des raisons d'homogénéité, également le cas du sapin du Roi Boris, rappelons au moins que ces essences se rencontrent dans les ambiances phytosociologiques suivantes :

- *Abies cephalonica* (toujours sur calcaires compacts et dolomies) :

\* à l'étage supra-méditerranéen dans le *Quercion ilicis*,

\* à l'étage montagnard méditerranéen dans l'*Abieto-Pinion*,

- *Abies borisii regis* pour ses races méridionales encore voisines du précédent et sous climat méditerranéen :

\* aux étages supra et montagnard méditerranéens sur substrat non calcaires dans le *Quercion confertae*,

\* aux étages supra et montagnard méditerranéens surtout sur flyschs, dans l'*Abieto-Pinion*,

\* à l'étage supra-méditerranéen sur calcaires compacts dans l'*Ostryo-Carpinion*,

- *Abies borisii regis* dans ses formes septentrionales :

\* à l'étage montagnard et sur flyschs dans le *Fagetalia silvaticae*.

C'est donc en fait à 3 ordres fondamentalement différents du point de vue de leur valeur écologique et phytogéographique (*Quercetalia ilicis*, *Quercetalia pubescentis* et *Fagetalia silvaticae*) et à au moins 6 alliances que l'on peut rapporter l'ensemble des groupements constitués par ces Sapins ; remarquons encore que le statut des sapinières de type oro-méditerranéen n'est pas éclairci !

Les Sapins méditerranéens à aiguilles obtuses, sauf *Abies nebrodensis* dont il est bien difficile de discuter, sont souvent associés au Cèdre et offrent une signification phytoécologique comparable. Ils constituent cependant des associations particulières.

Les forêts à *Abies numidica* s'intègrent aux *Quercus-Cedretalia atlanticae* BARBERO et QUEZEL, 1975 et individualisent l'association à *Asperula odorata* et *Abies numidica* (QUEZEL, 1956). Les formations à *Abies cilicica* (AKMAN, BARBERO et QUEZEL, 1979) appartiennent aux *Quercus-Cedretalia libani* et sont constituées, en fonction de leur localisation géographique par au moins 7 associations répandues depuis la région d'Antalya en Turquie jusque dans le nord du Liban. Toutes ces associations sont cantonnées sur les chaînons juxta-littoraux alors que les cédraies atteignent les marges des

steppes anatoliennes et syriennes.

Les Sapins pontiques que nous évoquons seulement ici (QUEZEL, BARBERO et AKMAN, 1980) forment quelques groupements climaciques sur les marges bioclimatiques méditerranéennes sans doute en bioclimat de type per-humide. C'est en particulier le cas pour *Abies bornmuelleriana* sur le revers sud des chaînes pontiques dans la région de Kastamonou (AKMAN, 1976) et peut-être aussi pour *Abies nordmanniana* dans la région de Sebin-karahisar et Gumusane du sud de Giresun (ARBEZ, 1969).

Les races méditerranéennes de Sapin blanc enfin (BARBERO et QUEZEL, 1975), en France méditerranéenne, constituent au moins un groupement supra-méditerranéen dont le cortège est bien proche de celui des forêts de chêne pubescent et appartenant aux *Quercetalia pubescentis*.

## Conclusions

Les Sapins du pourtour méditerranéen, constituent donc un groupe d'espèces remarquables qui posent encore de nombreux problèmes, en particulier sur le plan taxinomique, puisque les relations phylogéniques et historiques existant entre les diverses espèces, sont loin d'être résolues ; leur systématique est encore partiellement incertaine, essentiellement en raison de leur variabilité intra et interpopulationnelles, liée essentiellement à des processus d'introgession et d'hybridation fixée entre les différentes espèces. Seules



des recherches bio-génétiques seront éventuellement capables d'arriver à proposer une solution satisfaisante.

Ces Sapins constituent donc un ensemble relativement important d'espèces dont les exigences écologiques sont maintenant bien connues et qui constituent quelques uns des plus beaux peuplements forestiers encore présents en région méditerranéenne. S'ils restent toujours assez exigeants vis-à-vis des facteurs hydriques, leur plasticité aux facteurs thermiques est bien plus large, contrairement à des idées préconçues. Pour ces diverses raisons, le choix de ces essences à des fins de reboisement est possible et même souhaitable, comme le confirment les résultats déjà obtenus dans divers arbo-retums mais aussi dans quelques tentatives timides de reboisement. Ces arbres, dans leurs stations originelles préfèrent les substrats calcaires et dolomitiques, à l'exception des sapins pontiques, mais ces exigences sont sans doute plutôt liées aux critères géologiques locaux, ce qui ne devrait pas exclure a priori leur utilisation sur des substrats métamorphiques. Si, du point de vue climatique, leur place majeure reste le bioclimat humide, leur implantation, sur le revers septentrional de la Méditerranée, au sub-humide est toutefois possible du moins en ubac, sur des sols profonds, ou dans des zones à compensation hydrique évidente. Du point de vue altitudinal, ils sont à leur place au montagnard méditerranéen, mais peuvent dans diverses conditions être utilisés au supra-méditerranéen, voire au méso-méditerranéen. C'est le cas en particulier pour les sapins à aiguilles aiguës et tout particulièrement *Abies cephalonica*. Les Sapins pontiques peuvent eux aussi être plantés au supra-méditerranéen tout comme les races méditerranéennes de *Abies alba*. *Abies numidica* et *Abies cilicica* dont l'utilisation reste très parcimonieuse devraient également pouvoir être introduits à cet étage, mais dans de bonnes conditions de bilan hydrique et surtout en ubac. Un souci de diversification des essences, mais également d'esthétique, devrait conduire à les utiliser à peu près partout où le Cèdre donne de bons résultats, et même à plus basse altitude pour les Sapins à aiguilles aiguës.

Soulignons également l'importance des provenances écologiques et non seule-

ment géographiques, pour les sapins à vaste répartition altitudinale et en particulier les sapins à aiguilles aiguës dont les peuplements naturels s'étendent du méso-méditerranéen au montagnard voire à l'oro-méditerranéen pour *Abies cephalonica*. Ce problème, bien maîtrisé, constitue en fait un avantage supplémentaire pour utiliser ces arbres comme essences de reboisement sur des fourchettes altitudinales très importantes, en fonction de leurs origines altitudinales méditerranéennes.

Un dernier point à évoquer est la facilité avec laquelle s'hybrident les diverses espèces de sapins. Ceci posera d'évidents problèmes si l'on veut, comme cela est souhaitable, conserver la pureté génétique des espèces, mais

aussi des populations, en fonction de leurs performances écologiques et forestières. Il conviendra tout spécialement d'éviter pour d'éventuels vergers à graines de reboisement, l'installation de plusieurs espèces à proximité les unes des autres, y compris de *Abies alba*. En effet, si l'on ne tient pas compte de ce phénomène, et si dans les décennies à venir les reboisements à base de sapins méditerranéens s'étendent très largement, comme cela est prévisible, on risque de revenir par brassage génétique, à l'effacement au moins partiel de la diversité taxinomique de l'ensemble des sapins du pourtour méditerranéen.

P. Q.



Photo 2 : *Abies numidica* sur le mont Babors en Algérie.

Photo P. Q.



**Photo 3 (ci-dessus) : Cône et rameau d'Abies equi-trojani sur le Kaz Dag (Turquie)**

Photo P.Q.



**Photo 4 (ci-contre) : Abies numidica sur le mont Babors en Algérie.**

Photo P.Q.

## Bibliographie

- AKMAN Y. (1976) - Etude phytosociologique du Massif d'Isik. Comm. Fac. Sc. d'Ankara, 20 : 1-30.
- AKMAN Y., BARBERO M. et QUEZEL P. ((1979) - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne. Phytocoenologia, 5 (2) : 189-276).
- A.F.O.C.E.L.-A.R.M.E.F. (1982) - Quelques espèces méconnues : les Sapins méditerranéens. Information Forêt, n°4 : 337-345.
- ARBEZ M. (1969) - Répartition, écologie et variabilité des Sapins de Turquie du nord. Ann. Sci. Forest., 26, 2 257-284.
- ARBEZ M., FADY B. et FERRANDES P. (1991) - Variabilité et amélioration génétique des Sapins méditerranéens : cas du Sapin de Céphalonie. Semin Inter Sapins medit., INRA-CCE, Luxembourg : 43-48.
- ASENSI A. et RIVAS-MARTINEZ S. (1976) - Contribution al conocimiento fitosociológico de los pinsaparales de la Sierra de Ronda. Ann. Inst. Bot. Cavanilles, Madrid, XXXIII : 239-247.
- ATA C. (1991) - Fast-growing natural Fir hybrids in the west of Turkey. Semin. Intern. Sapins Médit. INRA-CCE, Luxembourg : 173-182.
- BAGNOULS F. et GAUSSEN H. (1953) - Saison sèche et indice xérothermique. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 88 : 193-233.
- BARBERO M. et QUEZEL P. (1975) - Les forêts de Sapin sur le pourtour méditerranéen. Ann. Inst. Bot. Cavanilles, 32 (2) 1245-1289.
- BARBERO M. et QUEZEL P. (1976) - Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. Ecologia mediterranea, 2 : 1-86, Marseille.
- BARBERO M. et QUEZEL P. (1981) - Les forêts de Méditerranée orientale dans une perspective d'écologie appliquée à la sylviculture méditerranéenne. Acta Oecologica Applic., 2, 3 : 239-277.
- BARBERO M., et QUEZEL P. (1991) - Caractéristiques écologiques, dynamiques et structurales des populations naturelles de sapins sur le pourtour méditerranéen. Séminaire intern. Sapins méditer. INRA, CCE, Luxembourg : 3-26.
- BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S. (1981) - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. Phytocoenologia, 9, 3 : 311-412.
- BENABID A. (1982) - Bref aperçu sur la zonation de la végétation climacique au Maroc. Ecologia mediterranea, VIII, 1/2 : 302-316.
- BENABID A. (1984) - Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). Tv. Inst. Sc. Rabat, Série Botanique n° 34 : 64 pp.
- BESSAIS E. et CRAVATTE J. (1988) - Les écosystèmes végétaux pliocènes de Catalogne méridionale. Geobios, 21, I : 49-63.
- BESSEDIK M. (1987) - Reconstitution des environnements Miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie. Thèse Doct. Univ. Montpellier 2, 162 p.
- BOZKUS H.F. (1991) - Ecological characteristics of the Taurus Fir. Semin. Intern Sapins Medit., INRA-CCE, Luxembourg : 163-172.
- C.E.M.A.G.R.E.F Aix-en-Provence (1983) - Etude bibliographique sur les Sapins méditerranéens. Division P.F.C.I., 16 pp.
- COMBOURIEU-NEBOUT N. (1993) - Vegetation responses to upper Pliocene

- Glacial/Interglacial cyclicality in the Central Mediterranean. *Quaternary Res.*, 40 : 228-236.
- COODE M.J.E. et CULLEN J. (1965) - *Abies*, in DAVIS edit. *Flora of Turkey*, I : 67-70.
- COZAR S. (1946) - Types de sols d'Afrique du Nord. *Rev. R. Acad. Sc. Madrid*. I.
- DAVIS P. (1965) - *Flora of Turkey*, University Press, Edinburgh, 1 : 567 pp.
- DAGET Ph. (1977) - Le bioclimat méditerranéen, caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34 : 1-20.
- DILGER J.L. (1991) - Ecologie, sylviculture et production des sapinières du Pays de Sault. Sémin. Intern. Sapins Médit., INRA-CCE, Luxembourg : 269-281.
- DRIVALIARI A. (1993) - Images polliniques et paléoenvironnements au Néogène supérieur en Méditerranée Orientale. Thèse Doct. Univ. Montpellier II : 334 p.
- EMBERGER L. et MAIRE R. (1928) - Contribution à la flore du Maroc. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, Alger, 19 : 245.
- FADY B. (1989) - Comparaison des stratégies de croissance en hauteur du Sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica*) et du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*). *Forêt Méditerranéenne*, 10 (2) : 397-406.
- FADY B. (1990) - Variabilité génétique du Sapin de Grèce. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III
- FADY B., ARBEZ M. et MARPEAU A. (1991) - Hypothèses sur l'évolution du genre *Abies* autour de la mer Egée depuis la fin du Tertiaire. Séminaire intern. Sapins méditerranéens. INRA-CCE, Luxembourg : 77-97
- FAUQUETTE S., QUEZEL P., GUIOT J. et SUC J-P. (1997) - Signification bioclimatique de Taxons-guides du Pliocène méditerranéen. *Biogeos* (sous-presses).
- FLOUSS F. (1936) - Classification et évolution d'un groupe d'Abiétinées. *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, I (2), art. I7 : 238 p.
- GASSAMA Y.K. (1982) - Les Sapins méditerranéens, hybridation contrôlée, variabilité terpénique et évolution. *Mem. DEA, Univ. Bordeaux I*.
- GAUSSEN H. (1964) - Les Gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, fesc. 7 : 331-483.
- GUEHL J. M., AUSSENAC G., BOUACHRINE J., PENNES J.M. et FEHRI A. (1991) - Effets de sécheresse atmosphérique et édaphique sur la photosynthèse et le transpiration et efficacité d'utilisation de l'eau chez quelques sapins méditerranéens. *Semin. Int. Sapins Médit., INRA-CCE, Luxembourg* : 205-215.
- IOVINO F. et MENGUZZATO G. (1991) - Ecological factors and distribution of Silver Fir in Southern Italy. *Semin. Intern. Sapins Médit., INRA-CCE, Luxembourg* : 151-160.
- KOLAI L. (1991) - La sapinière à *Abies numidica* dans le Mont Babors : phytosociologie et production. *Sémin. Intern. Sapins Médit., INRA-CCE, Luxembourg* : 183-192.
- MAIRE R. (1952) - Flore de l'Afrique du Nord, T. I, Lechevalier édit. Paris, 366 p.
- MATTFELD J. (1930) - Über hybridogene Sippen der Tannen Nachgewiesen an den formen der Balkanhalbinsel. *Bibliot. Botan.*, 100 : 1-84.
- M'HIRIT O. (1982) - Etude écologique et forestière des cédraies du Rif marocain. *Ann. Rech. Forest. Maroc*, 22 : 502 pp.
- M'HIRIT O. (1991) - Les communautés végétales de la sapinière du Rif marocain. *Semin. Intern. Sapins Médit., INRA-CCE, Luxembourg* : 135-150.
- MORANDINI R. (1969) - *Abies nebrodensis* (Lojac) Mattei. *Pubb. Inst. Selvicoltura Arezzo* : 93 pp.
- PANETSOS C. (1975) - Monograph of *Abies cephalonica* Loudon. *Ann. Forest. Zagreb.*, 7, 1 : 1-22.
- MAIRE R. (1952) - Flore de l'Afrique du Nord. Tome I, Lechevallier ed. Paris : 366 pp.
- MAYER H. (1984) - *Wälder Europas*. G. Fischer Verlag Stuttgart, New-York : 691 pp.
- PANETSOS K.P. (1991) - Species provenance-test of mediterranean firs. *Seminaire Intern. Sapins médit., INRA-CCE, Luxembourg* : 29-42.
- PENMAN H.L. (1948) - Natural evaporation from open water, bare soils and grass. *Proceed. Roy. Soc. (A) LXIII* : 120-145.
- PONS A. (1964) - Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocène de la région rhodanienne. Thèse Fac. Sc. Montpellier, Masson edit. Paris, *Ann. Sc. Nat. Bot.* 12ème série, V : 499-722.
- QUEZEL P. (1956) - Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mem. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, nouvelle série, 1 : 57 pp.
- QUEZEL P. (1974) - Les forêts du pourtour méditerranéen. *Notes Tech. M.A.B. 2, U.N.E.S.C.O., Paris* : 9-34.
- QUEZEL P. (1975) - Contribution à l'étude phytosociologique du Massif du Taurus. *Phytocoenologia*, 1 (2) 131-222.
- QUEZEL P. (1979) - La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, T, 1 : 7-18, Marseille.
- QUEZEL P. (1980) - Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen, In PESSON : *Actualités d'Ecologie Forestière*, Bordas Edit., Paris : 205-256.
- QUEZEL P. (1985) - Les Sapins du pourtour méditerranéen. *Forêts Méditerranéennes*, VII, 1 : 27-34.
- QUEZEL P. (1995) - La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea*, XX° (I/2) : 19-39.
- QUEZEL P., BARBERO M. et AKMAN Y. (1980) - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, 8, 3/4 : 319-365.
- QUEZEL P. et BARBERO M. (1985) - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne, Feuille I : Méditerranée Orientale, Edit. C.N.R.S. Paris : 67 pp.
- QUEZEL P. et BARBERO M. (1989) - Les formations à Genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroo*, II : 85-99.
- QUEZEL P. et PAMUKCUOGLU A. (1969) - Etude phytosociologique des forêts d'*Abies equi-trojani* et de *Fagus orientalis* du Kaz-Dag. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 42 : 145-151.
- REILLE M., TRIAT-LAVAL H. et VERNET J-L. (1980) - Les témoignages des structures actuelles de végétation méditerranéennes durant le passé contemporain de l'action de l'homme- *Naturalia Monspelliensis*, Actes Coll. L. EMBERGER : 79-87.
- ROIRON P. (1992) - Flore, végétation et climat du Néogène méditerranéen : apports des macroflore du sud de la France et du N-E de l'Espagne. Thèse Doct. Univ. Montpellier 2 : 296p.
- SCALTOYANNES A., PANETSOS K.P. et ZARAGOTAS D. (1991) - Genetic variation of Greek fir as determined by isoenzyme analysis and its relation to others Mediterranean firs. *Semin. Intern. Sapins Médit. INRA-CCE, Luxembourg* : 99-115
- SUC J.P. (1980) - Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pleistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse pollinique. Thèse Doct. Univ. Montpellier 2 ; 198p.
- SUC J.P. et all. (1995) Structure of West-Mediterranean and climate since 5,3 Ma. *Acta Zool. Cracov.*, 38,I : 3-16.

## Résumé

Les populations naturelles de sapins sur le pourtour méditerranéen sont actuellement bien connues, et il est possible d'en préciser en particulier la répartition actuelle et l'importance des peuplements qu'ils constituent. Toutefois, du point de vue taxinomique, leur détermination reste souvent délicate, en raison de l'hétérogénéité des peuplements, mais aussi des phénomènes d'hybridation et d'introgession qui apparaissent au niveau de certaines populations naturelles et surtout des reboisements. Il est toutefois possible de distinguer plusieurs ensembles, en fonction des caractères des cônes et des feuilles, mais aussi de leurs exigences écologiques et de leur répartition et en particulier les sapins méditerranéens proprement dits, les sapins pontiques et un certain nombre de populations individualisées, sous climat méditerranéen, à partir du Sapin blanc, et parfois d'origine hybridogène. Si certaines espèces sont encore assez largement répandues, notamment *Abies cephalonica*, et *Abies cilicica*, ainsi que certains sapins pontiques (*Abies bornmuelleriana* et *Abies nordmanniana*), les autres se trouvent dans des situations délicates voire dramatiques ou même proches de l'extinction (*Abies nebrodensis*).

De même les exigences écologiques globales de ces sapins ont pu être précisées sur le terrain, en particulier vis-à-vis des critères climatiques et édaphiques. Ici encore s'ils se localisent tous essentiellement en bioclimat humide voire per-humide, ils colonisent divers étages de végétation. Certaines espèces particulièrement plastiques s'étendent du méso-méditerranéen au montagnard méditerranéen (*Abies cephalonica*, *Abies pinsapo* voire *Abies maroccana*) alors que d'autres se cantonnent strictement au montagnard méditerranéen. Ces considérations s'avèrent d'une importance capitale dans le choix des porte-graines en fonction du climat des régions où une reforestation par ces espèces est prévue.

D'un point de vue phytosociologique, la valeur des sapins méditerranéens est maintenant bien connue, et ils participent, en fonction de leur répartition géographique et de leur extension altitudinale à un nombre élevé d'associations végétales qu'ils conditionnent et qui représentent le plus souvent des structures climaciques. Les séries dynamiques auxquelles s'intègrent des groupements ont pu être définies, ainsi que les phénomènes de concurrence pouvant exister entre ces sapins et les autres essences forestières majeures.

## Summary

Native firs around the Mediterranean have been well investigated; in particular, the present distribution and size of stands are well known. Nevertheless, in regard to taxonomy, separating one species from another can be tricky because of the mixed nature of the fir tree populations and, also, on account of hybridization and introgression that has taken place in some natural fir woodland and, even more so, in afforested stands. Notwithstanding, some main groupings are possible using various criteria: characteristics of cones and needles, but also ecological requirements and distribution patterns, particularly for Mediterranean firs strictu sensu, Black Sea subspecies and a number of stands deriving from the silver fir or, occasionally, from hybrids and which have acquired individualised characteristics in a Mediterranean climate. While some species flourish, notably *Abies cephalonica*, *A. cilicica* as well as some Black Sea types (*A. bornmuelleriana* and *A. nordmanniana*), others have a precarious existence and are even threatened with extinction (*A. nebrodensis*).

At the same time, the overall ecological requirements of these firs have been well catalogued in the field, especially in relation to soil and climate. Here again, whereas all are essentially found in damp, even very damp, bioclimatic conditions, they have colonised different vegetation zones: some especially adaptable species stretch from the meso-Mediterranean to the mountainous Mediterranean (*Abies cephalonica*, *A. pinsapo* and even *A. maroccana*) while others have remained in the strictly Mediterranean alpine zone. Such considerations as these have proved of critical importance when choosing seed-stock in the light of the climate prevailing in areas to be replanted with these species. The value of Mediterranean firs from a phytosociological perspective is now well known. As a function of their geographic distribution and the extent of their presence at altitude, they form part of a large number of plant associations in which they have a determining role and which, in most cases, form climaxes.

The evolving series of which fir stands form a part have been described, as well as the competition existing between these fir species and the other main forest trees.

## Resumen

Las poblaciones naturales de abetos están bien conocidas hoy día en los territorios circunmediterráneos por lo que es posible precisar su distribución actual y la importancia de la repoblaciones efectuadas con ellos. Sin embargo, desde un punto de

vista taxonómico, su identificación es a menudo delicada debido a la heterogeneidad de las repoblaciones y, también, a los fenómenos de hibridación y de introgession que aparecen entre ciertas poblaciones naturales y, sobre todo, en los especímenes de las repoblaciones forestales que se han llevado a cabo. No obstante, es posible distinguir varios conjuntos basándose en los caracteres de los conos y de las hojas y, también, en sus exigencias ecológicas y su distribución; ésto es particularmente cierto en el caso de los abetos mediterráneos, propiamente dichos, los abetos pónicos y cierto número de poblaciones, a veces de origen hibridogéno, diferenciadas a partir del "Abeto blanco", bajo condiciones de clima mediterráneo. Si bien ciertas especies, aún están representadas de forma bastante abundante, p.e. *Abies cephalonica* y *Abies cilicica*, o ciertos abetos pónicos (*Abies bornmuelleriana* y *Abies nordmanniana*), los otros se encuentran en situaciones delicadas, incluso dramáticas, muy cercanas a la extinción.

A partir de las características particulares del hábitat "in situ", se han podido precisar las exigencias ecológicas globales de estas abetos, particularmente por lo que respecta a los criterios climáticos y edáficos. A este respecto, todos se localizan por lo general en bioclimas húmedos, incluso per húmedos, y colonizan varios pisos bioclimáticos. Ciertas especies, particularmente plásticas, se extienden desde el meso-mediterráneo al montano-mediterráneo o supramediterráneo (*Abies cephalonica*, *Abies pinsapo* incluso *Abies maroccana*), mientras que otros se localizan estrictamente en el montano mediterráneo. Estas consideraciones son de una importancia capital en la elección (porta-granos, no lo entiendo!) de los "genotipos" que se preveen utilizar para realizar repoblaciones forestales con estas especies, ya que deberán tenerse en cuenta esos criterios, en función del clima y del suelo de los territorios en los que se llevarán a cabo dichas repoblaciones.

Desde un punto de vista fitosociológico, el valor de los abetos mediterráneos es ya bien conocido, puesto que se integran en un número elevado de asociaciones vegetales, las cuales, a su vez, están condicionadas por su distribución geográfica y su amplitud altitudinal; muchas de ellas constituyen a menudo estructuras climacicas (cabezas de series dinámicas). De cualquier forma, se pueden definir las series dinámicas en las cuales se integran estas comunidades, así como los fenómenos de competencia que pudieran existir entre esos abetos y las otras especies forestales.