

*Cet article devait constituer un chapitre de la monographie sur le Cèdre de l'Atlas, qui n'a pu être éditée en tant qu'ouvrage, mais dont la Commission Silva mediterranea de la FAO nous a confié la publication des différents articles
(Voir Forêt Méditerranéenne Tome XIX, n°3 et 4).*

*Il est composé de 3 parties, chacune étant confiée à un auteur, la coordination étant réalisée par Michel Bariteau : la diversité génétique par K. Panetsos et A. Scaltsoyianes ; la ressource génétique par Omar M'Hhirit ; la variabilité observée en plantations comparatives par Michel Bariteau. Depuis l'écriture de cet article, les deux derniers points n'ont pas fait l'objet de données nouvelles publiées dans la littérature scientifique. Par contre, un article récent fait le point sur la diversité chez les Cèdres, sur la base des isozymes (Scaltsoyianes, 1999). Cette publication * complète les analyses présentées par K. Panetsos à l'aide, cette fois, d'un échantillon plus important de populations (21 au lieu de 10 dans la présente étude).*

VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DU CÈDRE DE L'ATLAS EN COMPARAISON AVEC LES AUTRES CÈDRES MÉDITERRANÉENS

*par Michel BARITEAU¹, Konstantinos Panagiotis PANETSOS²,
Omar M'HIRIT³ et Apostolos SCALTSOYIANES²*

La variabilité génétique chez les arbres forestiers est définie comme la variation, d'origine génétique, entre espèces, entre provenances, entre familles ou entre individus.

Cet article traite de la variabilité génétique d'origine géographique de *Cedrus atlantica*, définie comme la variabilité entre peuplements naturels ou "provenances". Dans un premier paragraphe, la distance génétique existant entre *Cedrus atlantica* et les deux autres espèces de Cèdres méditerranéens (*Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia*) est évaluée à l'aide de marqueurs génétiques, les isozymes. La diversité génétique à l'intérieur des espèces est également étudiée, sur la base d'un échantillon de provenances.

Le second paragraphe fait un état de la ressource existante de Cèdre de l'Atlas, d'une part en présentant l'aire naturelle, d'autre part en listant l'ensemble des peuplements porte-graines utilisés comme sources pour le reboisement. Enfin les connaissances

1 - INRA Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes Avenue Vivaldi 84000 Avignon France
2 - Aristotelian University of Thessaloniki Laboratory of Forest Genetics 54006 Thessaloniki Grèce
3 - Direction des Eaux et Forêts Chellah Rabat Maroc

* Cette publication présente un caractère scientifique de haut niveau assez inhabituel dans notre revue, mais que nous avons conservé en l'état car il s'agit d'un sujet qui passionne beaucoup d'entre nous (NDLR).

actuelles sur la variabilité observée en plantations comparatives sont exposées (morphologie, adaptation, croissance) :

1.- La diversité génétique : les marqueurs moléculaires permettent une étude directe de la variabilité du génome. Ils apportent les connaissances nécessaires pour construire rapidement une typologie génétique des populations, et permettent d'asseoir sur des bases plus objectives et plus rigoureuses les schémas de sélection et les programmes de conservation des ressources génétiques forestières (ARBEZ, 1991). Ils n'ont été utilisés sur le genre *Cedrus* qu'à partir de 1991, par des chercheurs grecs (CHRISTOU, 1991). Les résultats présentés ci-après font progresser de manière très significative les connaissances sur la diversité génétique du genre *Cedrus*. Ils ont été confirmés récemment par SCALTSOYIANNES (1999).

2.- La ressource génétique de *Cedrus atlantica* a été largement décrite par les biosystématiciens et les forestiers. Un véritable " catalogue de provenances " est désormais disponible, qui permet de définir pour chaque lot de graines, une origine connue et certifiée, correspondant au lieu géographique où se trouve le peuplement naturel (écotype). Les peuplements d'origine artificielle peuvent constituer des provenances lorsque leur installation est suffisamment ancienne pour que les pressions de sélection aient modifié leur structure génétique (adaptation au milieu). C'est le cas pour les cédraies françaises.

3.- La variabilité observée en plantations comparatives a fait l'objet de publications à ce jour dans deux pays seulement : la France et l'Italie (des plantations comparatives ont été installées dans d'autres pays mais les résultats ne sont pas publiés). Différentes provenances de *Cedrus atlantica* ont été comparées entre elles, mais également avec des provenances de *Cedrus libani*, *Cedrus deodara* et *Cedrus brevifolia*. Les analyses publiées jusqu'à présent sur la variabilité géographique de *Cedrus atlantica* sont donc associées à l'étude de la variabilité du genre *Cedrus* dans son ensemble



Photo 1 : La Vallée des cèdres à Chypre - *Cedrus brevifolia*

1.- La diversité génétique

par K. Panetsos et A. Scaltsoyiannes

Le genre *Cedrus* regroupe des conifères localisés dans quatre zones géographiques distinctes : a) Algérie et Maroc, b) Chypre, c) Liban, Syrie et Turquie, et d) Afghanistan et région himalayenne (ARBEZ & al, 1978 ; ARBEZ, 1987 ; M'HIRIT 1987). Les Cèdres ont été introduits dans de nombreux pays, pour le reboisement ou comme arbres d'ornement. Le succès constaté des introductions est lié à une grande plasticité ainsi qu'à une bonne résistance au feu et aux insectes (TOTH, 1980 ; M'HIRIT 1987).

Dans la flore de Turquie (DAVIS, 1965), et dans la " Med-Checklist " (GREUTER et al., 1984), tous les Cèdres méditerranéens ont été décrits comme une seule espèce, appelée *Cedrus libani* (*C. libanitica*), avec 4 sous-espèces : *C. libani* ssp. *atlantica* au Maroc et en Algérie, *C. libani* ssp. *brevifolia* à Chypre, *C. libani* ssp. *libani* au Liban et en Syrie, et *C. libani* ssp. *stenocoma* en Turquie. D'après la Flora Europeae (TUTIN et al., 1964) et POLUNIN & EVERARD (1976), le genre *Cedrus* est divisé en trois espèces : *C. atlantica*, *C. libani* et *C. deodara*.

Actuellement, sur la base de critères biogéographiques, de nombreux taxi-

nomistes s'accordent pour une classification en 4 espèces (MITCHEL, 1985) : *Cedrus atlantica* Mannetti (1844) au Maroc et en Algérie, *C. brevifolia* Henry à Chypre, *C. libani* A. Rich. (1823) au Liban, en Syrie et en Turquie et *C. deodara* D. Don (1830) en Afghanistan et en Inde.

Aujourd'hui, en dépit de l'importance écologique et économique du Cèdre, il y a peu de connaissances sur l'ampleur et la structuration de sa variabilité génétique (FAO, 1989), mis à part celles acquises sur l'adaptation des provenances et la variabilité des caractéristiques anatomiques et morphologiques (voir paragraphe 3). Deux articles font cependant le point sur la diversité génétique sur la base de marqueurs biochimiques, les isozymes (PANETSOS & al, 1992, 1993). Dans la première étude (PANETSOS & al, 1992), la variabilité des isozymes a été étudiée par électrophorèse chez les quatre espèces de Cèdre à l'aide de tissus diploïdes (bourgeons végétatifs dormants). Les systèmes enzymatiques les plus discriminants furent : LAP, MDH, 6PGD, et PGI. Les marqueurs utilisés ne mirent pas en évidence de différence entre les deux espèces : *C.*

atlantica et *C. libani*. *C. brevifolia*, *C. libani* et *C. atlantica* montrèrent des niveaux de différenciation intra-spécifique élevés, alors que *C. deodara* ne montra aucune variabilité.

La deuxième étude (PANETSOS & al, 1993) fut limitée à l'analyse isoenzymatique sur *C. libani* et *C. atlantica*, avec pour objectifs : a) de mieux connaître la diversité génétique chez les deux espèces, b) d'étudier leur proximité génétique, en liaison avec les différentes hypothèses des taxinomistes.

L'étude porta sur des tissus haploïdes (megagamètophytes), les lots de graines provenant de 8 populations naturelles des deux espèces. Les résultats montrèrent que a) le niveau de variation (hétérozygotie) dans les deux espèces était fort, b) les variations entre populations sur le même caractère (hétérozygotie) étaient considérables, c) les systèmes enzymatiques les plus discriminants entre les deux espèces et les plus pertinents pour le marquage de la variabilité génétique étaient : 6PGD, IDH, LAP et enfin d) que les deux espèces *C. atlantica* et *C. libani* étaient bien distinctes l'une de l'autre.

Les résultats présentés ici, complètent l'étude précédente (PANETSOS & al, 1993), par l'ajout de 2 nouvelles provenances du Maroc, et de Chypre. L'objectif est :

- a) d'évaluer la diversité génétique dans les populations et les espèces de Cèdres méditerranéens ;
- b) de mieux connaître la structuration géographique de la variation d'origine génétique ;
- c) d'obtenir des informations complémentaires sur les relations entre espèces et l'histoire évolutive probable du genre *Cedrus*.

1.1 Matériel et méthode

L'électrophorèse a été pratiquée sur des endospermes haploïdes de graines germées de différentes espèces de Cèdre. Les graines ont été stratifiées à +4° C pendant 2 jours. Elles ont été ensuite placées sur du papier filtre humide dans des boîtes de PETRI dans une enceinte de germination (photopé-

riode de 16h, à 26°C le jour, 21°C la nuit). La germination est obtenue normalement en 3 à 4 jours (les radicules ont alors 1 à 2 mm de longueur).

Le matériel analysé provenait de six peuplements de *C. atlantica* (quatre lots d'Algérie fournis par l'INRF d'Alger, un lot provenant d'une population artificielle française fourni par l'INRA d'Avignon, et un lot du Maroc fourni par la Station de Recherche Forestière, Rabat-Maroc), trois peuplements de *C. libani* (deux lots de Turquie et un lot du Liban, fournis par l'INRA d'Avignon), et un peuplement de *C. brevifolia* fourni par le service forestier de Chypre. Le nombre exact d'arbres récoltés dans chaque peuplement est inconnu, mais il est vraisemblablement supérieur à 100. La localisation et l'altitude des peuplements étudiés sont présentées dans le tableau I.

Les endospermes (mégagamètophytes) ont été extraits de graines germées et ont été broyés au mortier en additionnant du tampon phosphate 0.20 M (pH 7,5) (CONKLE & al, 1982). Les extraits ont été analysés pour les systèmes suivants : aspartate aminotransferase (AAT, E.C.2.6.1.1), alcaline phosphatase (ALP, E.C.3.1.3.1), diaphorase (DIA, E.C.1.1.1.40), isocitrate dehydrogenase (IDH, E.C.1.1.1.42), leucine aminopeptidase (LAP, E.C.3.4.11.1), malate dehydrogenase (MDH, E.C.1.1.1.37), 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGD,

E.C.1.1.1.44), phosphoglucose isomérase (PGI, E.C.5.3.1.9), par électrophorèse horizontale sur amidon à 10,5% (poids/volume) (Connaught Laboratories, Willowdale, Ontario, Canada).

Les systèmes de tampon, la composition du gel, les tampons d'électrophorèse et les systèmes de révélation ont été préparés selon CHELIAK et PITEL (1985), sauf pour la révélation de LAP, préparée selon CONKLE & al (1982). Les gels ont été maintenus réfrigérés (+4°C) et à ampèrage constant (60 mA), sans jamais dépasser un voltage de 320 V. Les loci (isozygomes) et les allèles pour chaque locus (allozygomes) ont été numérotés par ordre croissant de mobilité à l'anode. Les isozygomes "nuls", non révélés dans les conditions de l'expérience, furent notés par la lettre "n".

L'hétérozygotie moyenne H (mesurant la variation génétique intra-population) et la distance génétique (mesurant la différenciation entre populations) ont été calculées sur la base des fréquences de gènes observées selon la méthode de NEI (1978). Une classification, utilisant la méthode des paires non pondérées, a été pratiquée sur la matrice de Nei des distances génétiques non biaisées.

Un échantillon de 50 endospermes pris au hasard a été analysé dans chaque population à l'aide de l'ensemble des systèmes enzymatiques listés plus haut.

N° de la population	Pays	Provenance	Altitude (m)
<i>Cedrus atlantica</i>			
a	Algérie	Babors	1800-1850
b	Algérie	Theniet-el-Haad	1500
c	Algérie	Tigounatine (Tijkda)	1600-1650
d	Algérie	Chelia	2030
e	France	Marcelly	550-600
f	Maroc	Ich N'Timghilt	
<i>Cedrus libani</i>			
1	Turquie	Mer Noire	1100
2	Turquie	Taurus	1300
3	Liban	Akkar Est	1250-1450
<i>Cedrus brevifolia</i>			
I	Chypre	Tripylos	900-1400

Tab. I : Description des 10 populations étudiées

1.2 Résultats

Sept isozymes (DIA-A, PGI-A, LAP-A, LAP-B, 6PGD-B, IDH-A, IDH-B), appartenant à cinq systèmes enzymatiques, ont été clairement identifiés. Les systèmes enzymatiques MDH, AAT et ALP n'ont pas pu être étudiés car faiblement révélés. Sur les sept enzymes, l'un d'eux (LAP-A) apparut comme monomorphe sur toutes les populations étudiées (un seul allèle détecté). Les motifs révélés pour les systèmes DIA, PGI, LAP, 6PGD et IDH ainsi que les fréquences alléliques pour chaque locus sont présentés dans la figure 1 et le tableau II, respectivement.

La variabilité génétique de chaque population et espèce a été exprimée par la valeur de l'hétérozygotie attendue et le nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (Tab. III). En moyenne, l'hétérozygotie attendue intra-population (H) va de 0.092 (*C. libani* pop. 1) à 0.310 (*C. libani* pop. 3). L'hétérozygotie varie de 0.136 (pop. e) à 0.309 (pop. b) chez *C. atlantica*, et de 0.092 (pop. 1) à 0.310 (pop. 3) chez *C. libani*. L'hétérozygotie moyenne (He) est de 0.207 chez *C. atlantica*, de 0.212 chez *C. libani*, et 0.2885 chez *C. brevifolia* qui a donc la valeur la plus élevée. Le nombre moyen d'allèles par locus polymorphe va de 2.20 (*C. atlantica* pop. f et *C. libani* pop. 3) à 3.00 (*C. atlantica* pop. a, *C. libani* pop. 1 et *C. brevifolia* pop. I).

Certains isozymes permettent de

discriminer clairement les espèces ainsi que le montrent les cartes de distribution des fréquences alléliques (Cf. Fig. 2). Les dix populations testées peuvent également être distinguées par leurs fréquences alléliques. Ainsi, 6PGD-B est monomorphe (6PGD-B3) chez *C. atlantica*, alors qu'il exprime plusieurs allèles chez les deux autres espèces. Au contraire, IDH-A est monomorphe (IDH-A2) chez *C. libani* et *C. brevifolia*. L'allèle LAP-B2 a une fréquence élevée chez *C. libani* et *C. brevifolia*, alors qu'il est absent chez le Cèdre de l'Atlas, à l'exception de la population marocaine (valeur intermédiaire de 0.29). Le Cèdre de Chypre est discriminé par les allèles DIA-A3, PGI-A5, PGI-A6, présents uniquement chez cette espèce.

Le tableau II montre que certains loci possèdent des allèles spécifiques pour chaque provenance de *C. atlantica* et de *C. libani*. Chez *C. atlantica*, l'allèle LAP-B4 est uniquement trouvé dans les populations a et b. Les allèles LAP-B2, 6PGD-B4 ne se trouvent que dans la population marocaine (pop. f), LAP-B3 uniquement dans la population e, alors que les fréquences élevées des allèles PGI-A3, PGI-A4 ne s'expriment respectivement que dans les populations f et c.

Les populations turques de *C. libani* (1 et 2) se distinguent de la population libanaise (3). Cette dernière est caractérisée par : une faible fréquence relative de l'allèle PGI-A1, la présence de l'allèle nul DIA-An, la présence de l'allèle 6PGD-B3, la forte fréquence

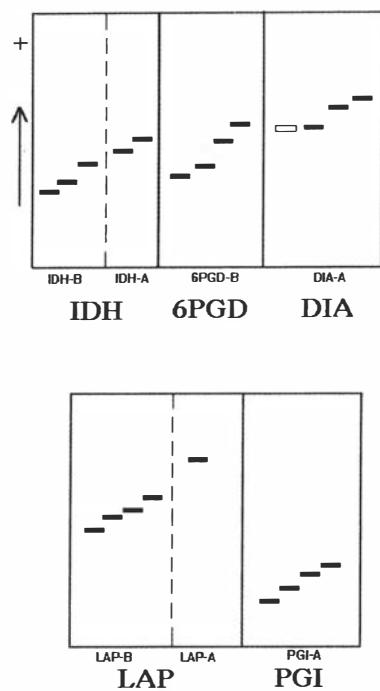


Fig. 1 : Types de bandes observées pour sept loci enzymatiques sur mégagamétophytes de dix populations de Cèdres méditerranéens.

Espèces et provenances	Enzymes et allèles		DIA-A			PGI-A			LAP-A		
	a1	a2	a3	an	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a1
<i>Cedrus atlantica</i>											
a	-	1	-	-	.24	.44	.28	.04	-	-	1
b	-	1	-	-	.28	.34	.26	.12	-	-	1
c	-	1	-	-	.52	-	.12	.36	-	-	1
d	-	1	-	-	.28	.16	.56	-	-	-	1
e	-	1	-	-	.40	-	.36	.24	-	-	1
f	.02	.98	-	-	.24	-	.76	-	-	-	1
<i>Cedrus libani</i>											
1	-	1	-	-	.64	.32	.04	-	-	-	1
2	-	1	-	-	.72	.04	.20	.04	-	-	1
3	-	.88	-	.12	.28	-	.72	-	-	-	1
<i>Cedrus brevifolia</i>											
1	-	.92	.08	-	.10	.20	.28	.25	.05	.12	1

Tab. II : Fréquences alléliques à 7 loci enzymatiques pour les 10 populations de Cèdres méditerranéens

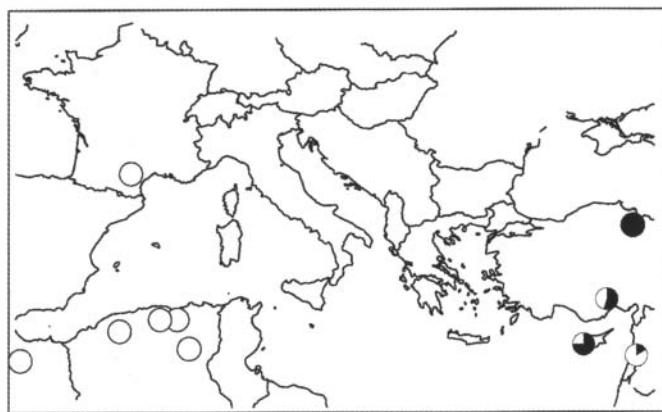


Fig. 2a : Distribution des fréquences de l'allèle 6PGD-B1 (en noir) - Ex : 75 %



Fig. 2b : Distribution des fréquences de l'allèle IDH-A1 (en noir) - Ex : 75 %



Fig. 2c : Distribution des fréquences de l'allèle LAP-B2 (en noir) - Ex : 75 %

de l'allèle PGI-A3 (0.72). De plus, les allèles 6PGD-B1 et IDH-B2 sont monomorphes dans la population 1 du Nord de la Turquie, alors que la population 2 du sud de la Turquie est caractérisée par une fréquence intermédiaire des allèles 6PGD-B1 et 6PGD-B2 et par une fréquence faible de PGI-A2.

Le dendrogramme basé sur les distances génétiques de NEI illustre les relations entre les dix populations (Cf. Fig. 3 et Tab. IV). Deux groupes se distinguent clairement : i) populations de *C. atlantica* et ii) populations de *C. libani* et de *C. brevifolia*.

Espèces et provenances	Enzymes et allèles	LAP-B				6PGD-B				IDH-A		IDH-B		
		b1	b2	b3	b4	b1	b2	b3	b4	a1	a2	b1	b2	b3
<i>Cedrus atlantica</i>														
a	.20	-	.68	.12	-	-	1	-	.20	.80	.20	.76	.04	
b	.28	-	.48	.24	-	-	1	-	.20	.80	.36	.64	-	
c	.08	-	.92	-	-	-	1	-	.36	.64	.04	.96	-	
d	.12	-	.88	-	-	-	1	-	.12	.88	.24	.76	-	
e	-	-	1	-	-	-	1	-	.04	.96	.12	.88	-	
f	.02	.29	.69	-	-	-	.96	.04	.06	.94	-	1	-	
<i>Cedrus libani</i>														
1	.04	.92	.04	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	
2	-	.90	.10	-	.55	.45	-	-	-	1	.36	.60	.04	
3	-	.68	.32	-	.16	.52	.32	-	-	1	.52	.48	-	
<i>Cedrus brevifolia</i>														
1	.06	.82	.12	-	.75	.25	-	-	-	1	.25	.75	-	

Tab. II (suite) : Fréquences alléliques à 7 loci enzymatiques pour les 10 populations de Cèdres méditerranéens

1.3 Discussion

Les données sur les fréquences alléliques obtenues dans cette analyse montrent qu'il y a une forte différenciation génétique entre *C. atlantica* et *C. libani*. De plus, certains isozymes expriment une variation géographique organisée selon un gradient (6PGD-B, IDH-A, LAP-B) (Cf. Fig. 1). Ce type de variation clinale chez les conifères a été également remarquée par TIGERSTEDT (1974), BERGMANN (1978), LUNDKVIST (1979) chez *Picea alba*, SCALTSOYIANNES et al. (1991) chez les sapins méditerranéens et SCALTSOYIANNES (1999) chez les Cèdres.

Certains allèles permettent donc de discriminer sans ambiguïté les deux espèces *C. atlantica* et *C. libani*, et même d'identifier les populations au sein des espèces. Le Cèdre de l'Atlas se distingue du Cèdre du Liban par des fréquences élevées des allèles 6PGD-B3, LAP-B3. *C. libani* est caractérisé par une forte fréquence de l'allèle LAP-B2 et par l'absence de IDH-A1. La forte différenciation entre les deux espèces est en contradiction avec des résultats obtenus précédemment (PANETSOS & al., 1992). Dans ce travail, le matériel avait été récolté en arboretum et une mauvaise identification des populations d'origine a pu être la cause de ces résultats contradictoires.

Dans cette étude *C. brevifolia* ne se distingue pas du groupe des populations de Cèdre du Liban. Cependant cette espèce est bien considérée comme distincte par de nombreux taxinomistes (par exemple TUTIN & al, 1964 ; POLUNIN et EVERARD ; 1976). La population de *C. brevifolia* est toutefois distincte des populations de *C. libani* par la présence d'allèles révélés uniquement dans cette espèce : DIA-A3, PGI-A5, PGI-A6.

La forte différenciation entre populations turques et libanaises avait déjà été notée dans la Flore de Turquie (DAVIS, 1965) et dans la Med-Checklist (GREUTER et al., 1984), où les populations turques sont désignées comme une sous-espèce de *C. libani* (*C. libani* ssp. *stenocoma*). Ceci est également en cohérence avec les travaux de ARBEZ & al. (1978) sur les caractères morphologiques des Cèdres.

N° de population	Nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (A/L)	Hétérozygotie (moyenne ± erreur standard)
<i>Cedrus atlantica</i>		
a	3.00	0.2674 ± 0.1031
b	2.75	0.3086 ± 0.1194
c	2.25	0.1833 ± 0.0925
d	2.25	0.1976 ± 0.0844
e	2.33	0.1358 ± 0.0922
f	2.20	0.1491 ± 0.0686
		(Moyenne 0.207)
<i>Cedrus libani</i>		
1	3.00	0.0919 ± 0.0699
2	2.75	0.2341 ± 0.0925
3	2.20	0.3103 ± 0.0918
		(Moyenne 0.212)
<i>Cedrus brevifolia</i>		
I	3.00	0.2885 ± 0.1052
Moyenne		0.216

Tab. III : Variabilité génétique des 10 populations de Cèdres méditerranéens

Les données obtenues sur les fréquences alléliques donnent également des moyens pour identifier l'origine des populations méditerranéennes de Cèdre (par exemple la provenance marocaine se distingue de l'algérienne par la présence des allèles LAP-B2, 6PGD-B4 et par les fortes fréquences des allèles IDH-B2, et PGI-A3).

La grande amplitude de la variabilité génétique (A/L, H) avait déjà été notée par PANETSOS & al. (1992), en accord avec YEH & EL-KASSABY (1980). Généralement les conifères sont caractérisés par un fort niveau de variabilité génétique (HAMRICK, 1979). Jusqu'à

présent les rares exceptions à cette règle sont : *Pinus resinosa* (FOWLER et MORRIS 1977), *Pinus torreyana* (LEDIG et CONKLE, 1983), *Thuja plicata* (COPES, 1981) et *Cedrus deodara* (PANETSOS & al, 1992).

Dans cette étude, *C. brevifolia* est l'espèce ayant montré la plus forte hétérozygotie, les deux autres espèces étant à un niveau comparable. *C. atlantica* et *C. libani* ont un niveau d'hétérozygotie comparable à *Abies* sp. (SCALTSOYIANNES & al., 1991) et à *Pinus nigra* (NIKOLIC and TUCIC, 1983 ; SCALTSOYIANNES & al., 1994).

Le dendrogramme construit sur les

Pop. No	b	c	d	e	f	1	2	3	I
a	.008	.053	.018	.039	.595	.381	.363	.229	.328
b		.072	.034	.060	.082	.386	.338	.211	.319
c			.052	.025	.082	.416	.393	.311	.397
d				.015	.026	.418	.359	.184	.340
e					.037	.402	.353	.220	.342
f						.336	.303	.149	.270
1							.066	.238	.054
2								.086	.056
3									.113

Tab. IV : Distances génétiques entre les 10 populations de Cèdres méditerranéens

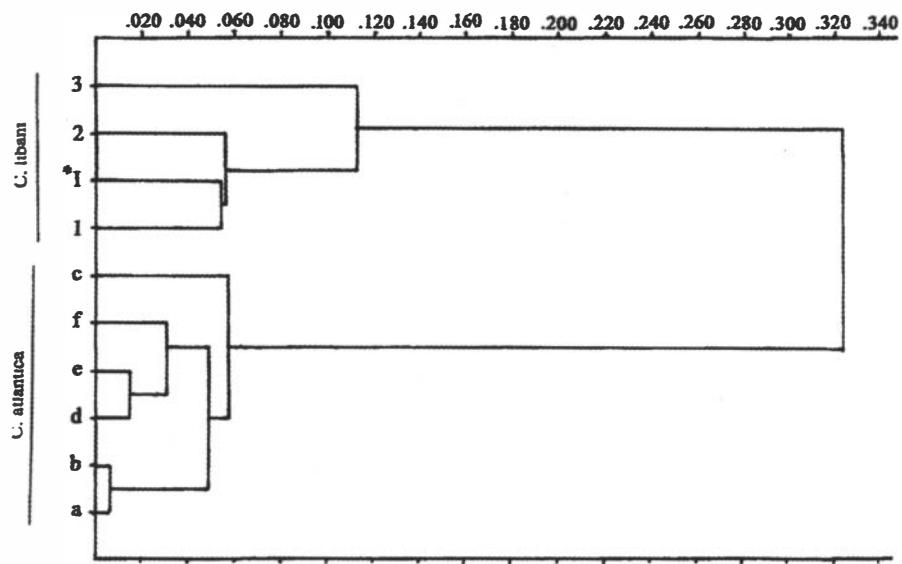


Fig. 3 : Dendrogramme des distances génétiques pour les 10 populations de Cèdres méditerranéens

* I : Population de *C. brevifolia*

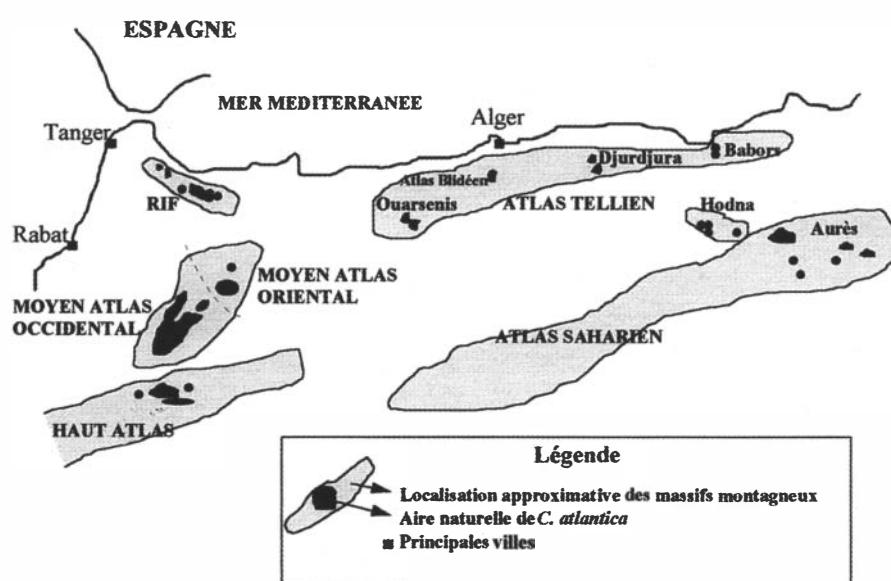


Fig. 4 : Aire naturelle de *Cedrus atlantica*

distances génétiques non biaisées, montre une distinction nette entre *C. atlantica* et *C. libani*, alors que *C. brevifolia* appartient au même groupe que *C. libani*. La population artificielle française (pop e) est très proche de la population algérienne (pop. d), ce qui confirme l'origine algérienne de cette population française.

A l'avenir, le statut taxinomique des Cèdres méditerranéens pourra être définitivement établi par l'analyse des isozymes de l'ensemble des populations de l'aire naturelle. En ce qui concerne le Cèdre de l'Atlas, la ressource est désormais bien décrite, et les populations de l'aire naturelle sont présentées ci-après.

2. La ressource génétique *

par O. M'Hirit

2.1. Localisation géographique de la ressource

Le Cèdre de l'Atlas, espèce essentiellement montagnarde, occupe des surfaces d'importance inégale et forme spontanément sept blocs géographiques en Afrique du Nord dont quatre dans les montagnes marocaines et trois dans les montagnes algériennes (Cf. Fig. 4).

1 - Les cédraies du Rif d'une superficie de l'ordre de 15.000 ha. Le Cèdre se développe à partir de 1.500 m sur calcaire en mélange avec le sapin du Maroc (*Abies marocana*), et sur des substrats quartzueux-schisteux de la nappe de Kérama ou des substrats gréseux de la nappe de Tizirène (RUIZ DELATORRE, 1956 ; LECOMPTE, 1969 ; M'HIRIT, 1982). La cédraie du Tazekka, constitue un îlot d'une superficie de l'ordre de 850 ha sur schistes primaires non calcaires présentant beaucoup d'affinités avec celles du Rif.

2 - Les cédraies du Moyen-Atlas central : ensemble le plus important du Cèdre de l'Atlas d'une superficie de l'ordre de 120.000 ha sur substrat calcaire ou dolomitique du Lias et du Jurassique. Deux groupes se distinguent par leur structure morphologique et phytocologique : le groupe du Causse moyen atlasique tabulaire au nord et le groupe du Moyen-Atlas plissé au sud constitué par des reliefs plus individualisés (PUJOS, 1966 ; PEYRE, 1979 ; ACHHAL & al., 1980).

3 - Les cédraies du Moyen-Atlas Oriental : (23.000 ha) individualisées en petits îlots dans les massifs du Bou Iblane de Taffert et de Tamtouche au Nord et dans les massifs de Bou Naceur au Sud sur substrat dolomitique ou marno-calcaire du Toarcien-

* Les paragraphes suivants 2.1 et 2.2 sont extraits de l'article du même auteur paru dans Forêt Méditerranéenne T. XX, n°3, pp.91-100 : *Le cèdre de l'Atlas à travers le réseau Silva mediterranea «Cèdre»*

Aalenien (PEYRE, op., cit.; ZIAT, 1980).

4 - Les cédraies du Haut-Atlas Oriental : (26.000 ha) développées sur les versants nord de Jbel Layachi et du Jbel Masker sur marno-schistes calcaires et présentant des affinités avec les précédentes (QUÉZEL et al., 1987).

5 - Les cédraies de l'Atlas tellien individualisées en quatre îlots : le massif du Djurdjura (200 ha), des Babors (1300 ha), de l'Ouarsenis (11.000 ha) et des monts Blidéens (1.000 ha) sur grès calcaire, schistes et marno-calcaire.

6 - Les cédraies de l'Atlas saharien ensemble le plus important de la cédraie algérienne constituant d'importants peuplements dans les Monts des Aurès et du Belezma (17.000 ha) ainsi que dans les Monts du Hodna (8.000 ha) sur dolomies et calcaires dolomiques du Jurassique supérieur et sur calcaire du Crétacé inférieur (FAUREL et al., 1949, ABDESSAMED, 1981).

Le Cèdre de l'Atlas a été introduit depuis longtemps dans quelques pays circum-méditerranéens, d'abord comme espèce ornementale et ensuite comme espèce de reboisement (France 1886 ; Italie 1864 ; Bulgarie 1890 etc.). L'adaptation et l'évolution de ce matériel dans ces différentes zones d'introduction ont conduit à l'individualisation de provenances artificielles intéressantes.

2.2. Particularités écologiques et auto-écologiques de la ressource

Le Cèdre de l'Atlas individualise en Afrique du Nord un certain nombre de groupements végétaux variés dans une amplitude altitudinale importante entre 1.500 m et 2.500 m. Ces groupements s'intègrent, d'après leurs critères floristiques et en fonction de leurs exigences écologiques, soit dans l'ordre des *Quercetalia ilicis*, soit dans la classe des *Quercetea pubescens* et dans l'ordre de *Querco cedratalia atlanticae* (BARBERO et al., 1980 ; PHIPPS et BOURGEOIS, 1977 ; PEYRE, op. cit ; ABDESSAMED, op.cit ; M'HIRIT, 1990A ; LECOMPTE et LEPOUTRE, 1975 ; QUÉZEL et al., 1987). Ils peuvent être classés de la façon suivante :

- les communautés végétales de la cèdraie-sapinière dans le Rif (*Abies maroccana-Cedrus atlantica*) et dans les Babors (*Abies numidica-Cedrus atlantica*) avec *Taxus bacata*, *Ilex aquifolium*, *Quercus mirbekii*, *Acer granatense* et *Acer obtusatum* sur les Babors ;

- les communautés végétales de la cédraie à chêne vert avec *Ilex aquifolium* et *Acer monspessulanum* dans le Moyen-Atlas et le Rif marocain ;

- les communautés de la cédraie mésophile dans le Moyen-Atlas, le Rif, l'Ouarsenis où dominent les espèces *Argyrocytisus battandieri* et *Ilex aquifolium* ;

- les communautés de la cédraie orophile dans la dorsale calcaire du Rif, du Moyen-Atlas Oriental et les Aurès avec des genévrier : *Juniperus thurifera*, *Juniperus oxycedrus* et des xérophiles épineux.

L'originalité du Cèdre de l'Atlas réside, tout particulièrement dans sa rusticité et son indifférence à la nature lithologique du sol. Le Cèdre se rencontre sur des substrats et des sols variés : sur des basaltes, de la dolérite, des marno-calcaires, des marno-schistes, des dolomies, des calcaires dolomitiques, des schistes et des grès, au Maroc ; et sur des grès blancs, des dolomies, des calcaires francs, des calcaires dolomitiques et des marnes en Algérie. Les types de sols rencontrés dans les cédraies sont du type fersiallitiques sur dolomie, andosolique sur basalte, ocrepodzolique sur grès avec une richesse en matière organique et

en fer. (FAUREL, 1947 ; LEPOUTRE, 1961 ; LECOMPTE et al., op.cit ; M'HIRIT, op.cit).

2.3. Peuplements porte-graines

L'inventaire des ressources génétiques du Cèdre et l'individualisation des peuplements porte-graines et des provenances ont démarré en 1972 au Maroc (DESTREMEAU, 1974) et en 1986 en Algérie (NEDJAH, 1991 ; 1993). Par ailleurs un vaste programme a été mis en place entre 1972 et 1978 en France et en 1982 en Italie. Ce programme a été élargi à l'ensemble des pays méditerranéens dans le cadre du réseau "Cèdre" de la Commission FAO "Silva mediterranea" par un projet régional d'amélioration génétique du Cèdre (M'HIRIT, 1990b). Les objectifs de ce projet consistent en la création d'un réseau de conservation in situ dans l'aire naturelle et artificielle et la mise en place au niveau de la région de plantations comparatives de provenances dans le but d'assurer l'approvisionnement en matériel de reproduction de la région méditerranéenne, de disposer d'une source de sélection individuelle pour les programmes d'amélioration génétique ultérieurs et d'assurer la conservation de pools génétiques de la ressource.

Les peuplements qui ont été identifiés et ont fait l'objet de classement dans ce cadre sont de l'ordre de quinze en Algérie (Cf.Tab. V), vingt au Maroc (Cf. Tab. VI), et quarante neuf en



Photo 2 : Forêt de Seheb au Maroc - *Cedrus libani*

Secteur géographique	N°	Provenance	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Substrat	Précipitations (mm)
Rif Occidental	1	Jbel Kelti	35°22' N	05°21' W	1.700	Calcaires	1500 - 2000
	2	Talassantane	35°08' N	05°09' W	1.700	Calcaires dolomitiques	200 - 1100
	3	Jbel Tizirène				Grés Albo-aptien	1000 - 1500
Rif Central	4	Bab Chiker	34°50' N	04°36' W	1.580	Flish à facies schisto-marneux	1400
	5	Ikankaben (Khandak Laâncacer)	35°06' N	04°54' W	1.720	Schistes et grés quartzite	900 - 1100
	6	Tizi Ifri	34°52' N	04°16' W	1.850	Schistes et grés quartzite	
	7	Tazekka	34°08' N	04°10' W	1.750	Schistes primaires	1200 - 1500
Moyen Atlas Central	8	Sidi M'guild	33°15' N	05°14' W	2.050	Calcaire dolomitique	800 - 1000
	9	Tatgaline	33°04' N	05°07' W	1.850	Calcaires	1000- 11000
	10	Ijdrane	33°07' N	05°24' W	1.635	Calcaire	800 - 1000
	11	Seheb	33°21' N	05°14' W	1.700	Basaltes	1000 - 1200
	12	Talarine	32°53' N	05°12' W	1.900	Grés de l'autunien	1000 - 1100
Moyen Atlas Oriental	13	Ain Kahla	33°19' N	04°12' W	1.950	Calcaires dolomitiques	800 - 900
	14	Taffert	33°39' N	04°06' W	1.900	Schistes et calcaires	700 - 800
	15	Tamtroucht	33°48' N	04°02' W	1.820	Marnoschistes	700 - 800
Haut-Atlas Oriental	16	Ich N'Timghilt	33°28' N	04°18' W	1.900	Grés	500 - 600
	17	Mitkane	32°34' N	04°59' W	1.937	Schistes marno calcaire	400 - 500
	18	Idikel	32°29' N	05°28' W	1.950	Schistes marno calcaire	400 - 500
	19	Assaka	32°23' N	05°23' W	2.050	Schisto- marno calcaire	400 - 500
	20	Tounfite	32°25' N	05°25' W	1.950	Schisto-marno calcaire	400 - 500

Tab. V : Peuplements porte-graines classés du Cèdre de l'Atlas au Maroc

Secteur géographique	N°	Provenance	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Substrat	Précipitations (mm)
Aurès Belezma	1	Dj.Gontouss	35°25' N	05°02' W	1.700	Calcaires dolomitiques	Sub-humide 600/700
	2	Dj.Rafaa	35°40' N	05°50' W	1.800	Calcaires dolomitiques	Sub-humide 500
Aurès	3	S'Gag	35°22'35"N	06°11'18"W	1.760	Calcaire et marno-calc.	Semi-aride 500
	4	Dj.Azrag	35°07'41"N	06°02'26"W	1.875	Dolomie	Semi-aride 500
	5	Oued Tidder (Chelia)	35°19' N	06°38' W	1.860	Grès calcaires	Sub-humide 500
	6	Zone chalet	35°19' N	06°25' W	1.700	Calcaire et Marno-calc.	Sub-humide 500
	7	Oued El-Ansar (Ouled-Yakoub)	35°20' N	06°53' W	1.550	Grés-calcai. et Marne	Sub-humide 500
	8	Oued Zarif (Ouled Yakoub)	35°20' N	06°20' W	1.450	Schiste, Marne grés calcaires	Semi-aride 500
	9	Boutaleb	35°43' N	05°20' W	1.660	Grés calcaires	Semi-aride 600/700
Babors	10	Babors	36°33' N	05°28' W	1.825	Grés calcai. et Marnes	Humide 600/700
Djurdjura	11	Tikjda	36°27' N	04°06' W	1.625	Calcaires et grés	Humide 1450
	12	Talaguilef	36°29' N	03°58' W	1.430	Calcaires et Marno-calc.	Humide 1200 - 1700
Atlas Blidéen Ouarsenis	13	Chréa	36°26' N	02°53' W	1.400	Schistes	Humide 1300
	14	Teniet-El-Had (Rond point)	35°52' N	02°00' W	1.450	Grés et Marno-calc.	Humide 800
	15	Teniet-El-Had	35°51' N	02°00' W	1.500	Grés et Marno-calc.	Sub-Humide

Tab. VI : Peuplements porte-graines classés du Cèdre de l'Atlas en Algérie

Département	Provenance	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Substrat	Precipitations (mm)
Alpes de Haute-Provence	Saumon	44°06'N	06°14'E	820-950	Calcaire	801
Vaucluse	Ménerbes	43°50'N	05°12'E	660	Calcaire	775
Vaucluse	Mont-Ventoux	44°07'N	05°11'E	780-930	Calcaire	775

Tab. VII : Peuplements porte-graines contrôlés du Cèdre de l'Atlas en France

Région de provenance Peuplements	N°	Altitude	Données climatiques				
			Référence	Température moyenne (°C)	Pluviométrie (mm)	Nombre	Superficie (ha)
Région Méditerranéenne	01	140-1100 m	Apt (234 m)	12,9°	775	31	1195,63
Ouest	02	120-230 m	Poitiers (129 m)	11,2°	697	7	24.55
Nord-Est	03	260-520 m	Macon (216 m)	10,8°	833	9	28.19
TOTAL						47	1195,63

Tab. VII bis : Peuplements porte-graines classés du Cèdre de l'Atlas en France

France (Cf. Tab. VII). La récolte des graines a été réalisée dans ces peuplements et sa distribution aux pays concernés a été assurée par les stations de recherches forestières d'Avignon (France) et de Rabat (Maroc). (M'HIRIT, 1993).

En France les peuplements porte-graines contrôlés du Ventoux, de Saumon et de Ménerbes (Tab. VII), représentent des sources de graines intéressantes. Ces trois peuplements, d'une surface totale de 182 hectares, constituent des origines contrôlées définies par la réglementation européenne (catégorie étiquettes bleues), c'est-à-dire que ce matériel génétique a déjà fait l'objet de la preuve de sa supériorité dans des dispositifs expérimentaux d'homologation en particulier sur le critère de croissance en hauteur. Par ailleurs, plus de 1000 hectares de forêts artificielles sont désignés en peuplements classés porte-graines en région méditerranéenne française sur leur valeur phénotypique (rectitude du fût, productions élevées etc.).

La diversité mieux connue, avec l'apport des techniques modernes de marquage moléculaire, la ressource étant bien définie, se pose alors la question de l'expression de la variabilité d'origine génétique sous la forme de caractéristiques "visibles" et surtout utilisables par le forestier : morphologie, adaptation aux conditions du milieu, croissance...

3. La variabilité observée en plantations comparatives

par M. Bariteau

3.1 Inventaire des données disponibles

Les outils descriptifs, appliqués à des populations de l'aire naturelle ou en arboretum, n'aboutissent pas à une connaissance objective de la variabilité génétique, à un niveau inférieur à celui de l'espèce. Une forte variabilité génétique d'origine géographique peut être masquée par une faible variabilité morphologique au niveau intra-spécifique. A l'inverse, des écotypes bien différenciés peuvent avoir des structures génétiques très proches. Les critères morphologiques ont cependant permis de décrire de nombreux écotypes pour le genre *Cedrus*. Dans le cas de *Cedrus atlantica*, GAUSSEN (1967) distingue deux écotypes :

* le type *meridionalis*, du Haut Atlas marocain, et de l'Atlas saharien en Algérie (Hodna, Aurès). Il est adapté à une forte sécheresse estivale ;

* le type *tellica*, sans doute d'origine plus récente, situé dans l'Atlas Tellien au Maroc (Moyen Atlas, Rif) et en Algérie (Ouarsenis, Atlas Blidéen, Djurdjura, Babors) et qui supporte moins bien la sécheresse.

En Algérie, les dimensions des grains de pollens du Cèdre de l'Atlas augmentent significativement de l'Atlas Saharien, vers l'Atlas Tellien (DERRIDJ et al, 1991). Les dimensions des cônes révèlent également une variabilité intra-spécifique très significative : elles sont systématiquement plus réduites dans les stations de l'Atlas Saharien (DERRIDJ, 1993). L'augmentation de la taille des grains de pollen et des cônes correspond au sens de l'évolution (GAUSSEN, 1967). Ces résultats confortent l'hypothèse d'un écotype *meridionalis* plus ancien que l'écotype *tellica*. Cependant, l'origine génétique de la variabilité observée par les biosystématiciens doit être confirmée par l'expérimentation, en plantations comparatives.

En Italie, l'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura a installé des plantations comparatives de *Cedrus atlantica* en 1978, à l'aide de 8 provenances françaises et 2 algériennes (CIANCIO et al, 1982). Le "Centro di

Sperimentazione Agricola e Forestale" (S.A.F - E.N.C.C) a installé à partir de 1982, 6 plantations comparatives comprenant 14 provenances de *Cedrus atlantica* du Maroc. Des résultats, 6 à 7 ans après la plantation, ont été publiés (DE LILLO et FUSARO, 1990).

En France, l'Institut National de la Recherche Agronomique (I.N.R.A) a initié dès 1970 un réseau de plantations comparatives de provenances de Cèdres. Il est actuellement constitué de 42 essais, dans 28 stations différentes. Sa surface totale est d'environ 55 hectares, contenant 98 000 plants. Il intègre 57 provenances de *Cedrus atlantica*, dont 30 marocaines, 5 algériennes et 22 françaises, 40 provenances de *Cedrus libani*, 4 de *Cedrus deodara*, et 2 de *Cedrus brevifolia*. Les résultats acquis sur les vingt premières années d'expérimentation ont été publiés (ARBEZ et al, 1978, BARITEAU et FERRANDES, 1990 ; BARITEAU et FERRANDES, 1992...).

Dans d'autres pays du Bassin méditerranéen, un réseau international de plantations comparatives de provenances s'est constitué à partir de 1991, sur l'initiative du comité CFA/CEF/CFPO des questions forestières méditerranéennes "Silva Mediterranea" avec le soutien de la FAO (M'HIRIT, 1987). Aucun résultat n'a encore été publié, et il n'y a pas encore eu de bilan de l'installation des plantations expérimentales.

3.2 Principaux résultats

Variabilité pour la morphologie

Le nombre d'aiguilles par rosette, l'extension de la partie cornée de l'apex ainsi que la longueur des aiguilles sont des caractères très discriminants pour distinguer les espèces de Cèdres (ARBEZ et al, 1978). L'étude biométrique de la morphologie des aiguilles et de rameaux de jeunes arbres échantillonnés en pépinière et en plantations comparatives, a montré que *Cedrus atlantica* manifeste une variabilité géographique incontestable (Cf. Tab. VIII). Les provenances algériennes, et celles introduites en France au Mont Ventoux, se distinguent nettement des provenances marocaines par leurs aiguilles plus longues d'un vert franchement bleuté. Elles possèdent un apex assez longuement corné et de nombreuses lignes de stomates. Elles sont peu nombreuses par rosette. La pubescence du rameau de l'année est très variable. Des différences existent également à l'intérieur de l'aire marocaine : alors que le Moyen Atlas demeure morphologiquement variable, les deux extrêmes constitués par le Haut Atlas et le Rif sont plus faciles à caractériser. Chez les provenances originaires du Haut Atlas, les aiguilles sont courtes et vert bleuté, avec un apex brièvement corné et de nombreuses lignes de stomates. Le rameau de l'année est très pubescent en valeur

relative. Les provenances du Rif possèdent des aiguilles plus longues et regroupées en grand nombre par rosette. Le rameau de l'année est pubescent. La longueur relative des mésoblastes est importante, traduisant l'existence d'un allongement d'arrière saison. Les provenances des zones les plus arides (Haut Atlas marocain, Aurès) ont des particularités morphologiques communes : faible nombre d'aiguilles par rosette, nombre relativement important de lignes de stomates.

Les études menées en Italie confirme une forte variabilité du Cèdre marocain sur le critère du nombre d'aiguilles par rosette (DE LILLO et FUSARO, 1990) : les provenances du Rif ont un nombre significativement plus élevé d'aiguilles par rosette (en moyenne 40) par rapport aux provenances du Haut Atlas (en moyenne 35). La longueur et la couleur des aiguilles ne sont pas des caractères discriminants.

Variabilité pour l'adaptation

Un peuplement naturel est généralement adapté au milieu, sauf lorsque ce dernier a évolué de façon rapide. C'est vraisemblablement le cas pour les provenances du Haut Atlas marocain, où les cédraires présentent des difficultés de régénération, outre les problèmes de surpâturage, qui laissent supposer que les arbres ne sont plus en équilibre

Spécies et régions d'origine	Longueur des aiguilles	Longueur de la partie cornée de l'apex	Nombre de lignes de stomates	Nombre d'aiguilles par rosette	Longueur du mésoblaste	Pubescence du rameau
<i>Cedrus atlantica</i>						
Maroc						
Rif	XXX	XX	XX	XXXXX	XXXX	XXX
Moyen Atlas	XXXX	XX	XX	XXXX	XXX	variable
Haut Atlas	XX	X	XXX	XXXX	XXX	XXXX
Algérie	XXXXX	XXX	XXX	XXX	non étudiée	très variable
<i>Cedrus brevifolia</i>						
Chypre	X	X	XXX	X	XX	XX
<i>Cedrus libani</i>						
Liban	XXXXX	XXXXX	XX	XXX	variable	XX
Turquie	XXXXXX	XXXXX	XX	XX	XX	0(glabre)
<i>Cedrus deodara</i>						
Afghanistan	XXXXXXX	X	X	XX	non étudiée	X (très faible)

(exemple : longueur des aiguilles XX = " courtes ", XXXXXX = " très longues ")

Tab. VIII : Variabilité de certains caractères morphologiques dans le genre *Cedrus* d'après ARBEZ et al (1978)

avec le milieu, du fait d'une évolution rapide du climat vers la sécheresse (LEPOUTRE et PUJOS, 1964). Les homologies écologiques ne suffisent donc pas pour juger des capacités d'adaptation des provenances de Cèdres. De nombreux critères adaptatifs ont été évalués en plantations comparatives : survie (reprise après plantation), phénologie, résistance au froid, à la sécheresse, au calcaire, aux ravageurs... Ils permettent non seulement d'orienter le choix des provenances dans les zones d'introduction, mais aussi de révéler la variabilité génétique existante dans l'aire naturelle : cette connaissance a alors une valeur prédictive dans le cadre d'éventuels changements climatiques ou d'introduction accidentelle de ravageurs.

a) Reprise après plantation

D'après DE LILLO et FUSARO (1990), les survies des provenances marocaines un an après plantation en Italie, ont montré la supériorité des provenances du Haut Atlas sur celles du Moyen Atlas, et du Rif (en moyennes respectives, 95%, 90%, et 85%). La survie des provenances du Rif était particulièrement mauvaise dans la station la plus sèche, celle des Abruzzes (66%).

b) Phénologie- Résistances au froid et à la sécheresse

En Italie, le débourrement le plus précoce a été constaté pour des provenances du Haut Atlas (Bouagoua, Idikel), qui débutent la saison de végétation de 7 à 15 jours plus tôt que certaines provenances du Moyen Atlas (Tanjelt, Col du Zad). Les provenances du Rif ont un comportement intermédiaire (DE LILLO et FUSARO, 1990).

Les essais réalisés en France ont établi des comparaisons sur des provenances des quatre espèces de Cèdres. Certaines se sont révélées sensibles aux gelées de printemps dans les reboisements en plein découvert en situations exposées. En particulier, les Cèdres de Méditerranée orientale (*Cedrus libani*) débourent plus tôt que ceux d'Afrique du Nord (*Cedrus atlantica*), les différences atteignant parfois un mois. Ce caractère, pouvant être analysé comme adaptatif par rapport à la sécheresse, sensibilise de façon nette



Photo 3 : Forêt d'Arslanköy en Turquie - *Cedrus libani*

les provenances de *Cedrus libani* du Liban aux gelées tardives (FERRANDES & al, 1990). La provenance artificielle française de Cèdre de l'Atlas Rialsesse a un comportement intermédiaire entre celui des espèces orientales (plus précoce) et celui des provenances de *Cedrus atlantica* du Moyen Atlas (plus tardives). Un profil "intermédiaire" avait déjà été remarqué pour Rialsesse sur les critères morphologiques (ARBEZ et al, 1978). L'arrêt d'elongation est en général largement conditionné par les conditions climatiques. Pour certains écotypes fortement adaptés à une sécheresse estivale sévère et précoce, l'aoûttement semble être au contraire sous contrôle génétique strict : c'est le cas de Idikel, provenance de *Cedrus atlantica* du Haut Atlas marocain (PRADAL, 1979). En plantations comparatives, le stress hydrique apparaît d'abord pour les Cèdres de l'Himalaya et la provenance Rialsesse, puis pour les écotypes algériens et marocains, et enfin pour les Cèdres orientaux, *Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia* ; ces dernières ainsi que les provenances de *Cedrus atlantica* du Haut Atlas sont les moins affectées par la sécheresse (FERRANDES, 1986).

c) Adaptation aux conditions édaphiques

Les provenances de *Cedrus atlantica* testées en France se sont révélées aptes à pousser sur des sols très diffé-

rents (argiles de décarbonatation, sols sableux sur schistes...). Les performances globales sont cependant plus limitées sur sols marneux ou argileux asphyxiants (BARITEAU et FERRANDES, 1992). La plus ou moins bonne adaptation au calcaire est très variable selon les origines, une liaison pouvant exister avec la nature du substrat sur lequel le peuplement d'origine est installé (PRADAL, 1979) : très bonne pour Idikel (Haut Atlas ; schistes marnocalcaires), très mauvaise pour Tazekka (Moyen Atlas ; schistes hercyniens non calcaires). Les performances de certaines provenances turques de *Cedrus libani* sont supérieures sur calcaire à celles de *Cedrus atlantica*, témoignant d'une meilleure adaptation (voir ci-après "croissance en hauteur").

d) Résistance aux pucerons (Voir p. 212)

La résistance au puceron *Cedrobius laportei* (Rem.) semble moins importante chez le Cèdre de l'Atlas que pour les autres espèces du genre *Cedrus*. Les attaques sont fortes à basse altitude en station sèche (FABRE, 1988). Cet auteur a également démontré dans les plantations comparatives de provenances, que le puceron *Cinara cedri* infeste spontanément les 4 espèces de Cèdre. Cependant, certaines provenances de *Cedrus atlantica* sont moins attaquées (Haut Atlas, Rialsesse).



Photo 4 : Forêt du Chelia en Algérie - *Cedrus atlantica*



Photo 5 : Forêt de Bcharré au Liban - *Cedrus libani*

Variabilité pour la croissance en hauteur

En Italie, les provenances du Moyen-Atlas et du Haut-Atlas sont plus vigoureuses que celles du Rif, 7 ans après plantation (DE LILLO et FUSARO, 1990). Par exemple, sur le site expérimental de Rome ("Azienda Ovile"), la meilleure provenance réalise un gain de croissance en hauteur de 38% par rapport à la moins vigoureuse (3,91 m pour Tanourdi du Moyen Atlas, et 2,84 m pour Dah Doh du Rif). Les provenances du Rif ont des rythmes de croissance différents de ceux des autres origines marocaines. Leur période de croissance optimale se décompose en deux pics, en juin et en juillet, alors que les autres provenances présentent un maximum dans la première quinzaine de juillet.

En France, les résultats acquis pendant les vingt premières années d'ex-

périmentation ont été résumés par BARITEAU et FERRANDES (1992) :

Provenances algériennes : Les provenances Tikjda, Babors et Chelia sont plus vigoureuses que les écotypes marocains. Par exemple, sur le site schisteux non calcaire du Treps, dans le massif des Maures, la hauteur totale, 16 ans après plantation, est en moyenne de 281 cm pour Chelia, contre 242 cm pour Maoutfoud, du Moyen Atlas marocain (soit 17 % en plus). Les trois provenances algériennes citées paraissent bien adaptées à la sécheresse (bon comportement les années sèches). Tikjda et Babors sont cependant moins performantes en moyenne et moins stables dans les classements que Chelia. La provenance Belezma, située dans les Aurès à proximité de Chelia, est peu performante.

Provenances marocaines : Le Cèdre marocain manifeste une variabilité génétique certaine. L'influence des

conditions écologiques des peuplements d'origine sur la vigueur est peu perceptible et n'est pas en liaison avec les classements observés qui varient assez fortement d'une station à l'autre.

Provenances artificielles françaises : Elles manifestent très généralement une supériorité de croissance par rapport aux provenances récoltées dans les peuplements de l'aire naturelle, quelles que soient les stations. Par exemple, sur le site du Treps dans le massif des Maures, sur 17 provenances testées, 8 parmi les 10 provenances françaises sont en tête du classement des hauteurs totales, 16 ans après plantation. La meilleure provenance française réalise un gain de croissance de 26% par rapport à la meilleure population de l'aire d'origine (Chelia), et 29% par rapport à la meilleure provenance de *Cedrus atlantica* marocain (Talarine - Moyen Atlas). Cette supériorité présente un

intérêt pratique pour le reboisement en France, mais également un intérêt théorique certain :

* début d'adaptation aux conditions du milieu méditerranéen français par sélection naturelle ?

* surplus de vigueur par rupture des cercles de consanguinité existant initialement dans les forêts naturelles ?

* intérêt des provenances algériennes, dont sont issus les peuplements français (Mont Ventoux, Luberon).

L'ensemble des résultats, acquis en plantations comparatives, confirme les hypothèses de biosystématiciens sur l'existence de deux écotypes, "meridionalis" et "tellica", chez *Cedrus atlantica*. Cela est particulièrement frappant pour les caractères morphologiques et adaptatifs, mais beaucoup moins évident pour la vigueur juvénile, qui est soumise à un contrôle génétique moins étroit.

4. Conclusion

Les résultats acquis sur la génétique du Cèdre de l'Atlas permettent d'avoir une connaissance d'ensemble de la variabilité génétique de l'espèce, de la situer par rapport aux autres Cèdres méditerranéens, de mieux décrire les principaux écotypes, et d'avoir quelques éléments sur leurs capacités d'adaptation dans différentes zones du bassin méditerranéen. La nécessité urgente de conserver ces ressources et de les utiliser au mieux dans le cadre des projets de reconstitution des milieux forestiers très dégradés justifierait de développer les programmes de recherches sur cette espèce dans les pays du pourtour méditerranéen.

**M.B., K.P.,
A.S., O.M.**

Bibliographie

ABDESSAMED Kh., 1981 - Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans les massifs de l'Aurès et du Belezma. Etude phytosociologique, problèmes de conservation et d'aménagement. Thèse Doct. Ing. Univ. Aix-Marseille, p. 202.

ACHHAL A., AKABLI O., BARBERO M., BENABID A., MHIRIT O., PEYRE, C., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S., 1980 - A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecologia Mediterranea*, 5 pp. 211-249.

ARBEZ M., 1987 - Les ressources génétiques forestières en France. Les Conifères 1. INRA, Paris

ARBEZ M., 1991 Synthèse du thème 1 - Variabilité génétique, sélection et amélioration. In : Séminaire International Sapins méditerranéens - Adaptation, sélection, et sylviculture. Avignon 11-15 juin 1990.

DUCREY M., OSWALD H. -

INRA, CCE, Bruxelles, Luxembourg, 361-364

ARBEZ M., FERRANDES P., UYAR N., 1978 - Contribution à l'étude de la variabilité géographique des Cèdres. *Annales des Sciences Forestières*, 35(4), 256-284.

BARBERO M., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ, 1980 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9 (3) : pp.311-412.

BARITEAU M., FERRANDES P., 1990. - L'amélioration des Cèdres en France. Symposium International sur le Cèdre, FAO/IUFRO. Antalya Turquie, octobre 1990, 12p

BARITEAU M., FERRANDES P., 1992. - Les Cèdres . In L'amélioration des plantes. GALLAIS A., BANNEROT H., INRA, Paris, 732-743

BERGMANN F., 1978 - The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. *Theor. Appl. Genet.* 52: 57-64

CHELIAK W. M., PITEL J. A. 1985 - Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. *Information report PI-X-42*, Petawawa National Forestry Institute

CHRISTOU A., 1991 The genetic and taxonomic status of Cyprus Cedar, *Cedrus brevifolia* (Hook.) Henry. Master of Science, MAICH, Chania, 96 p

CIANCIO O., MERCURIO R., NOCENTINI S., 1982 - La sperimentazione di specie forestali esotiche in Italia. Risultati dopo un sessantennio (Experimental trials with exotic forest tree species in Italy. Results after 60 years). *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura*. Vol XIII, 141-213

CONKLE M.T., HODGSKISS P.D., NUNNALLY L.B., HUNTER S.C., 1982 - Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. In: General Technical Report PSW-64

COPES D. L., 1981 - Isoenzyme uniformity in western red cedar seedlings from Oregon and Washington. *Can. J. For. Res.* 11: 451-453

DAVIS, P. H.- 1965 Flora of Turkey and East Aegean Islands. Vol. I. 71-72: Univ. Press, Edinburgh.

DE LILLO M., FUSARO E., 1990 - Field comparison of different *Cedrus atlantica* provenances from Morocco and relative morpho-physiological characteristics. Symposium International sur le Cèdre, FAO/IUFRO. Antalya Turquie, octobre 1990, 353-365

DERRIDJ A., 1993 - Exploration de la variabilité intraspécifique de *Cedrus atlantica* Manetti en Algérie par l'étude des cônes. Séminaire International sur le cèdre de l'Atlas, Rabat, Royaume du Maroc - 7-11 juin 1993; 15p

DERRIDJ A., CADEAC F., DURRIEUF G., 1991 - Etude de la variabilité géographique des dimensions des pollens du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en Algérie. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 138, Lettres bot. (3), 215-230

DESTREMEAU D.X., 1974 - Précisions sur les aires naturelles des principaux conifères marocains en vue de l'individualisation de provenances. *Ann. Rech. Fores.* au

- Maroc, Tome 14, pages 77-91.
- FABRE, J. P., 1988. - Possibilités d'infestation par les pucerons : *Cedrobium laportei* Remaudiere, *Cinara cedri* Mimeur (Homoptera, Lachnidae), chez le genre *Cedrus*. Annales des Sciences Forestières, 45(2), 125-140.
- FAO 1989 - Sylviculture of Species : *Cedrus* spp. "Silva Mediterranea". FO: SCM/89/6
- FAUREL L., 1947 - Note sur le cèdre de l'Atlas de Blida, ses sols et ses associations végétales. C.R. Cong. Pédologie, Montpellier-Alger.
- FAUREL L., LAFFITE R., 1949 - Facteurs de répartition des cèdriaies dans les massifs de l'Aurès et du Belezma. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord. t.40 Alger p. 178.
- FERRANDES P., 1986 - Cèdres . Revue Forestière Française, n° spécial " Amélioration génétique des arbres forestiers ", 139-141
- FERRANDES P., OSWALD H., TOTH J., 1990. - Amélioration génétique, croissance et fructification du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en France Méridionale. IUFRO. XIX Congrès Mondial. Montréal, 5 - 11 août 1990. Vol 1, 524-540.
- FOWLER D. P., MORRIS R.W., 1977 - Genetic diversity in red pine: evidence for low genic heterozygosity. Can. J. For. Res. 7: 343-347
- GAUSSEN H., 1967 - Les gymnospermes actuelles et fossiles. Trav. Lab. For., Toulouse, VI, (1), 294-319
- GREUTER W., BURDET H. M., LONG G. - 1984 Med-Checklist. 1. Pteridophyta (ed. 2) Gymnospermae Dicotyldonae (Acanthaceae - Gneoraceae). Edition de Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève.
- HAMRICK J. L., 1979 - Genetic variation and longevity. In: Solbrig, O.T., Jain, S. and Raven, P.H. (eds.), Plant Population Biology, pp. 84-113. Columbia University Press, N.Y.
- LECOMPTE, M.; 1969 - La végétation du Moyen-Atlas Central. trav. Inst. Sc. Chérifien, Fac. Sci. Bot. et Biol. Végé. 31, 16,1 carte et notice.
- LECOMPTE M., LEPOUTRE B., 1975 - Bilan de l'eau et conditions d'existence de la cèdraie dans le Moyen-Atlas basaltique - utilisation d'une analyse de l'information mutuelle entre les espèces et les variables du milieu. Ann. Rech. Forest. Maroc, Tome 15 pp. 149-269.
- LEDIG F. T., CONKLE M. T., 1983 - Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex Carr.). Evolution 37: 79-85
- LEPOUTRE B., 1961 - Recherches sur les conditions édaphiques de régénération des cèdriaies marocaines. Ann. Rech. For. au Maroc, 66, pp. 1-183.
- LEPOUTRE B., PUJOS A., 1964 - Facteurs climatiques déterminant les conditions de germination et d'installation des plantules de cèdre. Ann. rech. for. Maroc, 7, 21-53
- LUNDKVIST K., 1985 - Allozyme frequency distributions in four Swedish populations of Norway spruce (*Picea abies*). I. Estimation of genetic variation within and among populations, genetic linkage and mating system parameter. Hereditas 90: 127-143
- M'HIRIT O., 1982 - Etude écologique et forestière du Rif marocain. Essai sur une approche multidimensionnelle de la phytoécologie et de la productivité du cèdre. Ann. Rech. Forest. Maroc. Tome 22. p. 502.
- M'HIRIT O., 1987 - Etat actuel des connaissances sur le cèdre - Eléments pour un programme de recherche. Comité CFA/CEF/CFPO des questions forestières méditerranéennes "Silva Mediterranea". FAO, Rome, 38p
- M'HIRIT O., 1990 (a) - Le cèdre de l'Atlas: répartition, croissance et traitement sylvicole. XIX^e Congrès mondial IUFRO, Montréal, août 1990; 23p.
- M'HIRIT O., 1990 (b) - Eléments pour un projet régional : Sélection et amélioration génétique du cèdre. Comité Silva Mediterranea, Réseau sylviculture des espèces "le cèdre". FAO. Rome. 9 p.
- M'HIRIT O., 1993 - Le cèdre de l'Atlas. Présentation générale et état des connaissances à travers le réseau Silva Mediterranea "le Cèdre". Séminaire International sur le cèdre de l'Atlas - Ifrane (Maroc) 7.11 Juin 1990
- MITCHELL A., 1985 - Conifers. Forestry Commission Booklet n° 15
- NEDJAH A., 1991 - Programme de recherche sur le cèdre de l'Atlas. Note interne, Institut. Nationale. Recherche. Forestière. (INRF) B.P. 37 CHERAGA, ALGER, de l'Algérie, 6p.
- NEDJAH A., 1993 - Les cèdriaies algériennes: écologie, sylviculture, génétique, Note interne. Institut Nationale. Recherche. Forestière. (INRF) B.P. 37 CHERAGA, ALGER, de l'Algérie, 15p.
- NEI M., 1978 - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics, 89: 583-590
- NIKOLIC D., TUCIC N., 1983 - Isoenzyme variation within and among populations of European black pine (*Pinus nigra* Arnold). Silvae Genet. 32, 3-4
- PANETSOS K. P., CHRISTOU A., SCALTSOYIANNES A. 1992 - First analysis on allozyme variation in Cedar species (*Cedrus* sp.). Silvae Genet. 41(6): 339-342
- PANETSOS K. P., SCALTSOYIANNES A., TSAKTSIRA M., 1993 - Genetic variation in allozymes of *Cedrus libani* A. Rich and *Cedrus atlantica* Mannetti. Séminaire International sur le Cèdre de l'Atlas, Ifrane 7-11 Juin 1993
- PEYRE C., 1979 - Recherches sur l'étagement de la végétation dans le massif du Bou Iblane (Moyen-Atlas Oriental-Maroc). Thèse Univ. Droit. Econ. Sciences. Aix-Marseille, pp.1-49.
- PHIPPS M., BOURGEOIS L., 1977 - Etude des travaux d'aménagement dans les cèdriaies de : Bekrit, Sénoual, Ajdir, Kerrouchen et Itzer. (Moyen-Atlas). I. Les groupes écologiques, II. Les types de communautés végétales, III. Tableaux, cartes et figures. Ministère de l'Agriculture et de la Réforme Agraire, Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des sols. Rabat. pp. 132-260.
- POLUNIN O., EVERARD B., 1976 - Trees and Bushes of Europe, pp. 208.
- PRADAL F., 1979 - Variabilité génétique et écophysiologique du Cèdre.

Mémoire ENITEF, Nogent sur Vernisson, 87 p.

PUJOS A., 1966 - Les milieux de la cédraie marocaine. Ann. Rech. For. Maroc, Annexe, (cartes et graph.). pp. 1-383.

QUEZEL M., BARBERO M., BENABID A., 1987 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Haut-Atlas oriental (Maroc). Ecologia mediterranea. Tome XIII, Fasc. 1/2, pp. 107-117.

RUIZ DE LA TORRE, J.; 1956- La vegetación natural del Norte de Marruecos, y la selección de especies para su reforestación forestal. Servicio De Montes. Larache, Maroc, p. 98.

SCALTSOYIANNES A., 1999 - Allozyme differentiation and phylogeny of Cedar species. Silvae Genetica, 48, 2 : 61-68

SCALTSOYIANNES A., PANETSOS K. P., ZARAGOTAS D. 1991 - Genetic variation of Greek-fir as determined by isozyme analysis and its relation to other Mediterranean Firs. Publ. EEC Cat. No CD-NA-13491-2A-C: 99-117

SCALTSOYIANNES A., ROHR R., PANETSOS K. P., TSAKTSIRA, M. 1994 - Allozyme frequency distributions in five European populations of black pine (*Pinus nigra* Arnold). Silvae Genetica 43, 1: 20-30

TIGERSTEDT P. M. A., 1974 - Genetic structure of *Picea abies* populations as determined by the isozyme approach. In: Proc. Joint IUFRO Meeting S-02.04.1-3, Stockholm, pp. 283-291

TOTH J., 1980 - Le Cèdre dans les pays du pourtour méditerranéen et dans deux autres pays et son impor-

tance forestière. Forêt Méditerranéenne II, (1), 23-30

TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGES N. A., VALENTINE D. H., WALTERS S. M., WEBB D. A. (Eds.) 1964 - Flora Europaea Vol. 1. Cambridge University Press, 464 p..

YEH F. C., EL-KASSABY Y. A., 1980 - Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). I. Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances. Can. J. For. Res. 10: 415-422

ZIAT M., 1968 - Ecologie, productivité et modèles de croissance du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif du Bou Iblane Moyen-Atlas oriental. Thèse 3^{ème} cycle, Inst. Agron. et vétér. Hassan II, Rabat, Maroc, p. 132.

Résumé

Cet article traite de la variabilité génétique d'origine géographique de *Cedrus atlantica*, définie comme la variabilité entre peuplements naturels ou "provenances". Dans une première partie, la distance génétique existante entre *Cedrus atlantica* et les deux autres espèces de Cèdres méditerranéens (*Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia*) est évaluée à l'aide de marqueurs génétiques, les isozymes. La diversité génétique à l'intérieur des espèces est également étudiée, sur la base d'un échantillon de provenances. La seconde partie fait un état de la ressource existante pour le Cèdre de l'Atlas, d'une part en présentant l'aire naturelle, d'autre part en listant l'ensemble des peuplements porte-graines utilisés comme sources pour le reboisement. Enfin les connaissances actuelles sur la variabilité observée en plantations comparatives sont exposées (morphologie, adaptation, croissance).

Summary

Genetic variation of the Atlas Cedar compared to that other Mediterranean cedars

In a first section, the genetic variance between *Cedrus atlantica* and the two other Mediterranean cedar species is assessed using isozymes as gene markers. Ten Mediterranean *Cedrus* populations (belonging to three species: *C. atlantica*, *C. libani* and *C. brevifolia*) have been analysed for allozyme variation in 7 loci by using the starch gel electrophoresis tech-

nique. The presence of alleles with diagnostic value provides strong evidence for the division of *C. atlantica* and *C. libani* into two distinct species and even for identification of distinct populations within a species: for example, the Moroccan provenance was distinguished from the Algerian ones by the appearances of 2 alleles and by the high frequencies of 2 others. The French artificial population (Marcelli) appeared as very closed to an Algerian one (Chelia). Concerning genetic diversity, among all the Mediterranean cedar species tested, *C. brevifolia* exhibited the highest heterozygosity while the other two species (*C. libani* and *C. atlantica*) were nearly equivalent with a mean heterozygosity similar to that of *Abies* sp.

The natural habitat is concentrated in Morocco (184 000 ha) and in Algeria (38 000 ha). A wide ecologically dynamic area has been planted in France since 1862 (about 15 000 ha). The main seed stands of *Cedrus atlantica* in Morocco, Algeria and France are listed.

Genetic variability has been correctly described both by biosystematicists, in natural populations; and geneticists, thanks to comparative plantations. The results from both confirm the existence of two ecotypes: "meridionalis" (in Morocco: Upper-Atlas; in Algeria: Saharan Atlas), and "tellica" (" (in Morocco: Middle-Atlas and Rif; in Algeria: Tellian Atlas). For adaptive traits, Cedars from Upper-Atlas are more drought resistant than those from Middle-Atlas and Rif. Height growth is highly variable from one provenance to the other and without clear relationship to environ-

mental factors. The "meridionalis" ecotype, described as the oldest one by biosystematicists, is likely to be the best genetic resource for drought resistance with the highest level of genetic variability. Anthropic pressure and long-term probable climatic change justify major effort to conserve the genetic resources of *Cedrus atlantica*, and conduct new research on this species.

Riassunto

Variabilità genetica del cedro dell'Atlante in confronto agli altri cedri mediterranei.

Questo articolo tratta della variabilità genetica di origine geografica di *Cedrus atlantica*, definita come la variabilità tra popolamenti naturali o "provenienza". In una prima parte, la distanza genetica tra *Cedrus atlantica* e le due altre specie di Cèdri mediterranei (*Cedrus libani* e *Cedrus brevifolia*) è valutata coll'aiuto di marcatori genetici, gli isozimi. La diversità genetica all'interno delle specie è pure studiata, sulla base di un campione di provenienze. La seconda parte fa uno stato della risorsa esistente per il Cèdre dell'Atlante, da una parte presentando l'area naturale, d'altra parte facendo l'elenco dell'insieme dei popolamenti porta-semi utilizzati come origine per il rimboschimento. In fine le conoscenze attuali sulla variabilità osservata in piantagioni comparative sono esposte (morphologia, adattamento, crescenza).