

Exploration et conservation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc

par Nadya WAHID, Santiago C. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, Ricardo ALÍA,
Abdelali BOULLI et Myriam HEUERTZ

Cet article présente une intéressante synthèse sur les ressources génétiques du pin maritime au Maroc, où il est fréquemment utilisé dans les reboisements. Cette espèce a fait l'objet d'un programme d'aménagement, d'amélioration et de conservation génétique depuis 1970. Cet article présente quelques résultats synthétiques sur la description et l'organisation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc, ainsi que des données sur l'état de conservation de ces populations. Des informations utiles dans une optique de conservation des ressources génétiques.

Introduction

Les écosystèmes forestiers jouent un rôle économique et écologique très important au Maroc. Ils représentent des réservoirs floristiques et faunistiques considérables et ont une fonction clé dans la conservation des sols et des eaux douces. La demande croissante de produits forestiers fragilise cependant ces écosystèmes. Les conséquences sont particulièrement néfastes pour les écosystèmes forestiers méditerranéens, qui sont soumis à des contrastes climatiques aigus et dont les sols sont de reconstitution lente (M'HIRIT, 1999 ; FADY et MÉDAIL, 2004 ; THOMPSON, 2005).

Au Maroc, la régression de la forêt est alarmante par rapport au reste du bassin méditerranéen. Certaines zones sont très fortement concernées. A titre d'exemple, la zone rifaine centro-occidentale a subi une régression du couvert forestier de 40 à 60 % sur une période de 30 ans, avec une déforestation atteignant les 2000 ha/an dans certaines régions (par exemple dans la province de Chefchaouen, GROVEL, 1996). La préservation et le développement futur des écosystèmes forestiers requièrent la conservation de leur diversité génétique dans un cadre de gestion durable et intégrée des forêts. Au Maroc, la conservation des ressources génétiques forestières des espèces exploitées, comme le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.), mérite une attention particulière (CAUVIN *et al.*, 1997).

Le pin maritime est une espèce à rotation relativement courte, de 40 à 100 ans. Au Maroc, il est fréquemment utilisé dans les reboisements et fait l'objet d'un programme d'aménagement, d'amélioration et de conservation génétique depuis 1970 (PLAN NATIONAL DE REBOISEMENT,

1970 ; DESTREMAU, 1974 ; DESTREMAU *et al.*, 1976 ; PASTUSZKA et SABAY, 1997). Le pin maritime est également une espèce de première importance dans les autres pays de la Méditerranée occidentale, notamment en Italie, en France, en Espagne, au Portugal, en Tunisie et en Algérie, où il pousse naturellement, et dans d'autres régions à climat méditerranéen, où il est exploité dans des plantations (comme en Afrique du Sud et en Australie). Le pin maritime du Maroc est considéré comme une race géographique ou une sous-espèce différenciée par certains auteurs, *Pinus pinaster* subsp. *maghrebiana*, notamment à cause de la morphologie de ses aiguilles et de son mode de branchaison particulier (RESCH, 1974 ; BARBÉRO *et al.*, 1998). La subsp. *maghrebiana* se caractérise par des arbres trapus très branchus, dont les branches, horizontales à la base, présentent une courbure prononcée vers le haut dans la partie centrale, donnant un aspect hérisssé à l'arbre. Les aiguilles sont très dures, de couleur vert foncé et les bourgeons verts glauques. Ces caractères distinguent *maghrebiana* des autres taxons sous-spécifiques, dont les principaux sont *pinaster* avec une distribution atlantique et présent dans le sud de la France et *hamiltonii* présent dans la plus grande partie de la péninsule ibérique et dans la partie est de la distribution naturelle de l'espèce (incluant la subsp. *renoui* en Tunisie et en Algérie, BARBÉRO *et al.*, 1998).

En analogie avec la morphologie, des études génétiques utilisant des marqueurs de l'ADN mitochondrial (ADNm) et de l'ADN chloroplastique (ADNcp) suggèrent aussi l'existence de trois lignées évolutives différenciées chez le pin maritime (BURBAN et PETIT, 2003 ; BUCCI *et al.*, 2007). Ces lignées occupent des distributions géographiques distinctes mais qui ne concordent pas exactement avec la distribution des principales sous-espèces morphologiques. Pour l'ADNm, en l'occurrence, il existe une lignée endémique du Maroc, une lignée occidentale qui s'étend sur l'essentiel de la péninsule ibérique, en France et au Punta Cerès et une lignée orientale qui occupe le nord-est de l'Espagne, le sud-est de la France, la Corse, la côte ligurienne de l'Italie, et le nord de la Tunisie et de l'Algérie. Pour expliquer cette structuration phylogéographique, des refuges glaciaires du Pléistocène distincts ont été proposés au nord de l'Afrique, sur la côte atlantique du Portugal, au sud(-est) de l'Espagne et dans la partie orientale de l'aire

(BARADAT et MARPEAU, 1988 ; SALVADOR *et al.*, 2000 ; CARRIÓN *et al.*, 2000 ; BURBAN et PETIT, 2003). L'adaptation aux environnements locaux a certainement joué un rôle important dans la différenciation des races géographiques du pin maritime, comme le suggèrent par exemple une tolérance élevée aux stress hydrique et salin (GUYON et KREMER, 1982 ; NGUYEN et LAMANT, 1988a,b ; NGUYEN-QUEYRENS *et al.*, 1995) et des différences prononcées de la forme du tronc et du mode de croissance (SWEET et THULIN, 1962 ; ALÍA *et al.*, 1995 ; WAHID *et al.*, 2009) des provenances marocaines. De plus, les provenances marocaines sont moins sensibles au *Matsoccocus*, un ravageur typique du pin maritime (HARFOUCHE *et al.*, 1995).

Nous présentons ici quelques résultats synthétiques sur la description et l'organisation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc, basés sur l'étude de onze populations naturelles qui couvrent son aire de distribution complète dans cette région (Rif Occidental et Central, Moyen Atlas Occidental et Oriental et Haut Atlas Central ; WAHID *et al.*, 2004 ; WAHID *et al.*, 2006 ; WAHID, 2007, voir aussi Figure 1b). Nous présentons aussi de nouvelles données sur l'état de conservation de ces populations, recueillies pendant une mission de terrain en décembre 2006, et nous interprétons ces informations dans une optique de conservation des ressources génétiques.

Conditions écologiques de croissance, aire de répartition et menaces sur le pin maritime au Maroc

Au Maroc, les populations naturelles de pin maritime couvrent une superficie d'environ 12 000 ha, répartie de façon discontinue et s'étalant depuis le niveau de la mer Méditerranée (40 m) jusqu'à environ 2 200 m d'altitude dans le Haut Atlas Central. L'écorce, le bois et les résines du pin maritime constituent des ressources socio-économiques importantes, ce qui se reflète dans l'intensité des reboisements, pour lesquels le pin maritime occupe 10% de la superficie totale reboisée, soit environ 54 000 ha. Après le pin d'Alep, le pin maritime est la seconde espèce la plus utilisée dans les reboisements de protection en zones semi-arides sur encroûtement calcaire.

Naturellement, le pin maritime est présent dans les chaînes montagneuses du Rif, du Moyen Atlas et du Haut Atlas, dans des environnements à conditions écologiques très variées (Cf. Tab. I). Les précipitations sont en général assez élevées dans le Rif Occidental (1 500 - 2 200 mm), surtout chez les peuplements exposés sur le versant atlantique. Elles sont faibles à moyennes (360 - 760 mm) chez les populations du Moyen et du Haut Atlas. La plus grande partie des précipitations tombe en hiver dans le Rif et le Moyen Atlas et au printemps dans le Haut Atlas. Les températures maximales peuvent être élevées (pour les populations du Rif et du Moyen Atlas) alors que les températures minimales sont souvent plus clémentes pour les populations du Rif Occidental, exposées sur le versant méditerranéen, principalement sur le littoral. La population du Haut Atlas se caractérise par une amplitude thermique élevée (température maximale de 38°C et minimale de -3,2°C).

Les substrats édaphiques varient aussi entre les populations étudiées. Généralement, on observe trois faciès lithologiques (Cf. Tab. I) : grès sableux à schisteux surtout dans le Rif, dolomie calcaire à dolomie sableuse essentiellement dans le Moyen Atlas, et marno-schiste calcaire pour la population de Sidi Meskour du Haut Atlas.

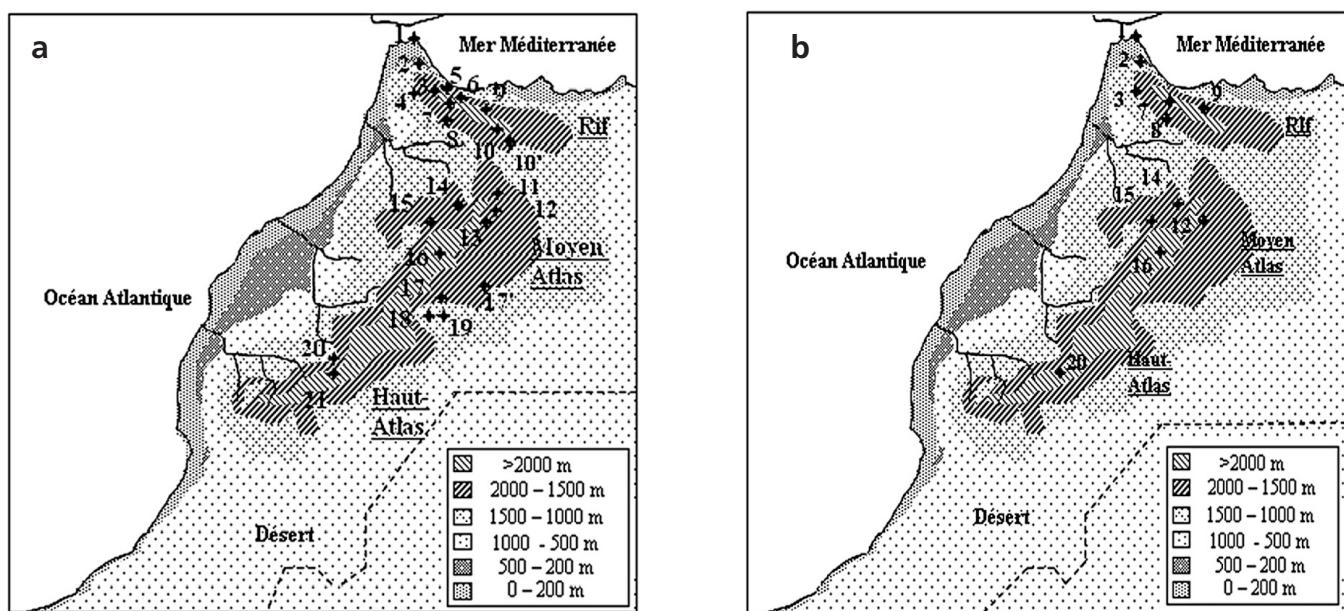
Les populations naturelles de pin maritime connaissent actuellement une régression de plus en plus ardue mettant en péril la survie de la ressource à long terme. Une présentation comparative entre les populations inventoriées en 1974 (DESTREMAU, 1974) et celles observées par A. BOULLI

(Université Cadi Ayyad, Béni-Mellal, Maroc) en 2001 est donnée dans la Fig. 1. Plus de la moitié des 23 populations naturelles répertoriées en 1974 n'a pas été trouvée par BOULLI en 2001, bien que certaines pourraient toujours exister. La régression des forêts est largement due à l'action humaine, aggravée par la croissance démographique (la population marocaine a quadruplé dans les derniers 68

Forêts de pin maritime au Maroc		
Inventoriées par Destremau (1974)	Inventoriées par par Boulli (2001)	Code
Forêts du Rif		
Punta Cerès	Punta Cerès (PC)	1
Koudiat Erramla	Koudiat Erramla (KR)	2
Jbel Bouhachem	Jbel Bouhachem (JB)	3
Jbel Kelti	-	4
Imarsitan	-	5
Jnan En Niche	-	6
Adeldhal	Adeldhal (ADL)	7
Madisouka	Madisouka (MAD)	8
Tadiwine	Tadiwine (TAD)	9
Jbel Azrou Akrach	-	10
Jbel Berkan	-	10'
Forêts du Moyen Atlas		
Tlet ouziza	-	11
Tamjout	Tamjout (TAMJ)	12
Soul ou Lout	-	13
Tamrabta	Tamrabta (TAMR)	14
Zaouia d'Ifrane	Zaouia d'Ifrane (ZI)	15
Talaghine	Talaghine (TAL)	16
Tizi K'Rmich	-	17
Miskan	-	17'
Anelgou	-	18
Jbel Aberdouz	-	19
Forêts du Haut Atlas		
Sidi Meskour	Sidi Meskour (SM)	20
Amassine	-	21

Clé de la Fig. 1 :
Forêts de pin maritime au Maroc, répertoriées en 1974 et en 2001

Fig. 1 (ci-dessous) :
Situation géographique des populations de pin maritime :
a : inventaire par Destremau en 1974,
b : inventaire par A. Boulli (Université Cadi Ayyad, Béni-Mellal, Maroc) en 2001.
Plusieurs populations décrites en 1974 furent introuvables en 2001, bien que certaines puissent toujours exister.



Pop.	Diversité morphologique		Diversité isoenzymatique					Conditions physiques					Caractéristiques / menaces spécifiques	
	P.gr. (g)	L.aig. (cm)	P (%)	A	HE	F	Gr. BAPS	Substrat édaphique	Alt (m)	P (mm)	Tmax (°C)	Tmin (°C)		
Rif														
PC	0,044 ^a	15,9 ^d	27,8	26	0,315	0,104	1	Grès sableux/schisteux	40	709	29,5	10,8	Réservoir génétique ibérique, morphologie extrême	
KR	0,057 ^{bc}	13,7 ^c	27,8	26	0,367	0,207	2	Grès sableux/schisteux	400	699	33,5	5,5	Incendiée totalement en 2005, régénération difficile, compétition par <i>P. halepensis</i>	
JB	0,065 ^c	12,0 ^{ab}	33,3	27	0,364	0,200	3	Grès sableux/schisteux	1094	2168	28	0-3		
ADL	0,058 ^{bc}	12,7 ^{bc}	33,3	27	0,395	0,147	4	Dolomie calcaire/sableuse	1450	1490	30	2,7-4	Récente séparation de MAD par fragmentation	
MAD	0,060 ^{bc}	11,5 ^{ab}	33,3	27	0,411	0,169	4	Dolomie calcaire/sableuse	1880	1483	31,9	2,3	Bon état de conservation située dans le parc national de Talassemtane	
TAD	0,065 ^c	10,5 ^a	33,3	27	0,371	0,304	5	Grès sableux/schisteux	1520	1501	21,9	0,5	Morphologie extrême	
Moyen Atlas														
TAMJ	0,055 ^b	11,2 ^{ab}	27,8	26	0,362	-0,048	3	Dolomie calcaire/sableuse	1550	422	37	4,2	Caractérisée dans un test de provenances internationales (Alia et al., 1995)	
TAL	0,064 ^{bc}	11,7 ^{ab}	22,2	24	0,337	-0,031	6	Grès sableux/schisteux	1840	362	-	-	Petite taille	
TAMR	-	-	27,8	25	0,251	0,040	7	Dolomie calcaire/sableuse	1760	763	34	<-2	Population la plus polymorphe au Moyen Atlas, caractérisée au niveau de gènes adaptatifs (Eveno et al., 2008), incendiée en partie, régénération difficile	
ZI	-	-	16,7	24	0,298	-0,027	8	Dolomie calcaire/sableuse	1510	753	31,5	0,5	Prédation des cônes par les singes	
Haut Atlas														
SM	0,062 ^{bc}	11,8 ^{ab}	33,3	27	0,332	-0,004	9	Marno-schiste calcaire	1910	556	-	<-2	Population de l'espèce dans le Haut Atlas, petite taille, génétiquement divergente	
Moyenne			28,8	26	0,346	0,104			-	-	-	-		

Tab. I :
Caractéristiques morphologiques, isoenzymatiques et conditions physiques et de conservation de populations naturelles de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au Maroc.

Pop. : populations ; P.gr. : poids des graines (g) ; L.aig. : longueur des aiguilles (cm)
P (%) : pourcentage de loci polymorphes sur 19 loci analysés ; A : nombre total d'allèles observés ;
HE : hétérozygotie attendue ; F : coefficient de consanguinité ;
Gr. BAPS : Groupe BAPS (méthode Bayésienne de groupement)
Alt : altitude (m) ; P (mm) : précipitation (mm) ;
Tmax et Tmin : températures respectivement maximum et minimum.

Les valeurs des caractères morphologiques suivies par la même lettre en exposant ne sont pas statistiquement différentes. Les populations identifiées comme prioritaires pour la conservation sont indiquées en gras ; pour les codes des populations voir Fig. 1.

ans, d'approximativement huit millions en 1940 à plus de 34 millions de personnes en 2008) et le non-respect de la législation forestière ; aux incendies forestiers (à titre d'exemple, 714 feux ont détruit 8 660 ha de forêts en 2004, dont 33% affectant des pinèdes naturelles) ; à l'absence de régénération naturelle (le taux de boisement du pays est seulement d'environ 9%, ce qui inclut les reboisements ; Rapport national sur l'état de l'environnement au Maroc pour l'année 2001) et aux faibles taux de survie des jeunes arbres dans les surfaces reboisées (M'HIRIT *et al.*, 1997 ; CAUVIN *et al.*, 1997).

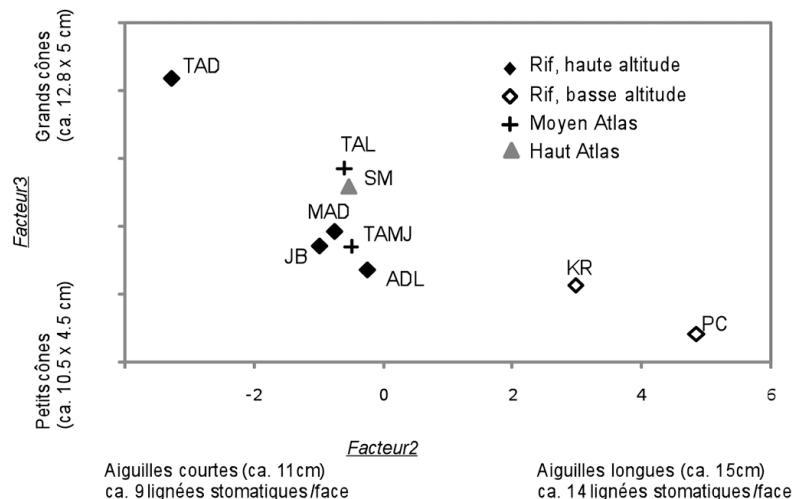
Diversité morphologique et génétique des populations naturelles du pin maritime au Maroc

Le pin maritime montre une diversité morphologique considérable au Maroc. Treize variables liées à la morphologie des aiguilles, des cônes et des graines ont été mesurées dans neuf populations naturelles de pin maritime localisées dans le Rif, le Moyen Atlas et le Haut Atlas (WAHID *et al.*, 2006). La majeure partie de la variation totale se trouvait entre les populations et douze variables présentaient des différences entre populations significatives (deux de ces variables, le poids des graines et la longueur des aiguilles sont reprises à titre d'exemple dans le Tab. I). La variation intra-population était la plus faible pour la morphologie des graines et la plus importante pour la morphologie des aiguilles. La latitude et l'altitude des populations échantillonnées sont corrélées, les populations de haute altitude étant localisées à des latitudes plus méridionales. Néanmoins, les traits liés aux aiguilles et aux cônes montraient une structure géographique relativement claire. Les populations de basse altitude avaient des cônes plus petits que les populations de haute altitude. Pour les aiguilles, la relation était inverse (WAHID *et al.*, 2006). L'étude a montré que l'amplitude de la variation morphologique des populations du Rif excédait celle de l'ensemble des populations analysées, notamment parce que les populations de Punta Cerès (PC) et de Koudiat Erramla (KR) sur le littoral d'une part (à grandes aiguilles, petits cônes et petites graines) et de Tadiwine (TAD) dans le Rif Oriental d'autre

part (à petites aiguilles et grands cônes) avaient des morphologies extrêmes (Cf. Fig. 2, WAHID *et al.*, 2006). Une expérience de transplantation de semis de ces onze populations dans un sol calcaire sous climat semi-aride a montré que les provenances PC du Rif et Sidi Meskour (SM) du Haut-Atlas présentaient les plus faibles rendements en termes de croissance et de biomasse, alors que Madisouka (MAD) du Rif avait généralement la plus haute performance (WAHID *et al.*, 2009).

Les marqueurs génétiques tels que les allozymes sont beaucoup moins sensibles à la sélection naturelle que les marqueurs morphologiques et de ce fait, ils reflètent essentiellement l'histoire démographique des peuplements. Les marqueurs génétiques sont utiles en biologie de la conservation, puisqu'ils permettent d'identifier les populations les plus remarquables pour la conservation, en termes de diversité élevée et de différenciation par rapport aux autres populations. Le pin maritime au Maroc possède une faible variabilité génétique par rapport aux autres provenances du bassin méditerranéen (WAHID *et al.*, 2004). Au total, seuls 28 allèles ont été détectés au niveau de 19 loci enzymatiques analysés dans onze populations marocaines (Tab. I, WAHID *et al.*, 2004), comparé à 43 allèles trouvés pour 18 loci dans la péninsule ibérique (SALVADOR *et al.*, 2000). Les fragments mitochondrial (intron 2 du gène nad1) et chloroplastique (psbA-trnS) étudiés par BURBAN et PETIT (2003) étaient monomorphes dans les populations marocaines du Rif (excepté PC), du Moyen Atlas et du Haut Atlas, alors que pour psbA-trnS, 15 haplotypes avaient été détectés au travers de l'aire de distribution de l'espèce.

Fig. 2 :
Variabilité morphologique chez le pin maritime du Maroc : la figure représente les facteurs 2 et 3 d'une analyse en composantes principales de 13 variables morphologiques mesurées dans neuf populations naturelles de pin maritime (données de Wahid *et al.*, 2006). Le facteur 2 est fortement corrélé avec les caractères mesurés sur les aiguilles ; le facteur 3 est fortement corrélé avec les caractéristiques des cônes (voir texte).



Pour les marqueurs moléculaires neutres et contrairement aux résultats obtenus pour les caractères morphologiques, la plus grande partie de la variation isoenzymatique résidait à l'intérieur des populations (WAHID *et al.*, 2004). De ce fait, la plupart des allèles isoenzymatiques étaient présents dans toutes les populations (WAHID *et al.*, 2004). Seule PC présentait un allèle privé, c'est-à-dire rencontré uniquement dans cette population. La population de PC se rattache aux populations ibériques, comme cela a été montré par l'étude de marqueurs génétiques cytoplasmiques (mitochondriaux, transmis par les graines, et chloroplastiques, transmis par le pollen, BURBAN et PETIT, 2003), même si elle a pu échanger des gènes avec les populations marocaines par la suite. Les microsatellites chloroplastiques (cpSSRs) confirment ce résultat, montrant un haplotype privé rare à PC, partagé avec les populations ibériques (KURT & GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, résultats non publiés). Des plantations de pin maritime réalisées dans la région lors du Protectorat Espagnol du Maroc entre 1912 et 1956 (RUIZ DE LA TORRE, 1955) ont pu contribuer à ce résultat.

BAPS5. Le nombre maximal de groupes de populations différenciés,

K , est de 9 avec une probabilité de 65% et de 8 avec une probabilité de 30%. Chaque groupe est représenté par une couleur différente.

Les populations du Rif sont un peu plus variables que celles du Moyen Atlas pour les marqueurs isoenzymatiques ; leur contribution à la richesse allélique moyenne était positive, alors que celle des populations du Moyen Atlas était négative (WAHID *et al.*, 2004). De même, l'hétérozygotie attendue était légèrement supérieure dans le Rif que dans le Moyen Atlas, la population SM du

Haut Atlas étant semblable aux populations du Moyen Atlas. Les cpSSRs confirment la plus grande diversité observée dans le Rif par rapport à l'Atlas : la plupart des haplotypes privés sont observés dans le Rif (KURT & GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, résultats non publiés). La perte de diversité est bien illustrée par la distribution d'un haplotype commun au Maroc (KURT & GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, résultats non publiés) : il est absent de PC, sa fréquence est faible dans le Rif (9 % à MAD), moyenne à élevée dans le Moyen Atlas (36 % à Tamrabta [TAMR], 54 % à Zaouia d'Ifrane [ZI] et 68 % à Talaghine [TAL]), et très élevée dans le Haut Atlas (86 % à SM). Ces données suggèrent la présence de refuge(s) quaternaires dans le Rif et peut-être dans le Moyen Atlas, et une colonisation postglaciaire vers le sud, accompagnée de goulets d'étranglement de colonisation (HEWITT, 1996). Toutefois, les populations peu polymorphes telles que TAL et SM sont aussi de faible taille, ce qui indique une réduction de diversité due à la dérive génétique (ELLSTRAND et ELAM, 1993).

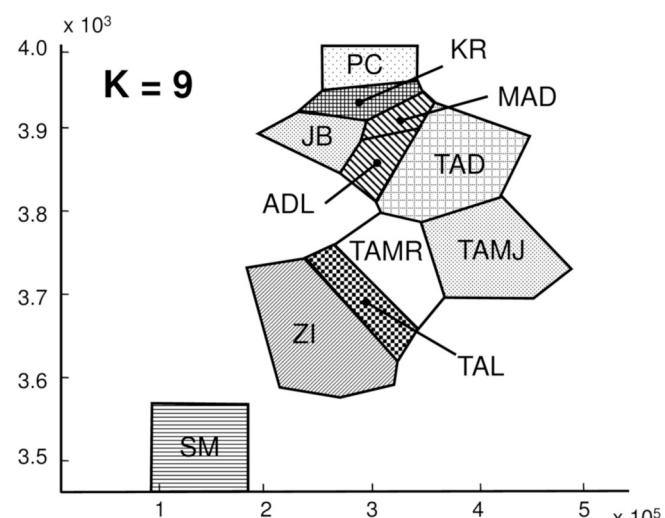
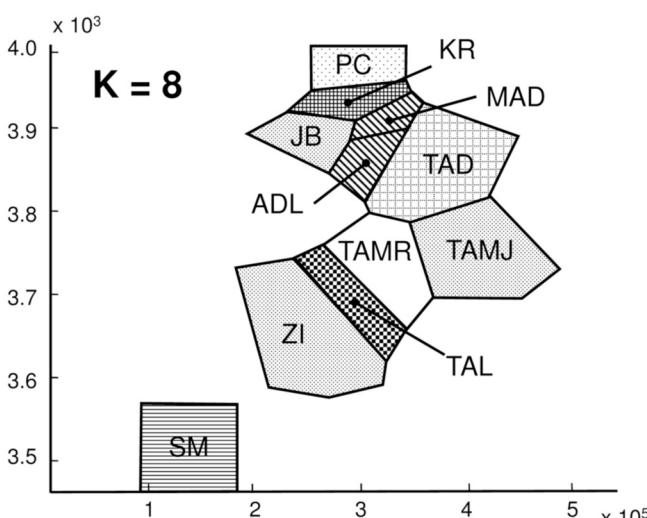
La différenciation génétique entre populations (mesurée par le F_{ST}) était assez élevée pour les allozymes avec une moyenne par locus de 10,4 % (WAHID *et al.*, 2004 ; contre 7,7 % dans la péninsule ibérique, SALVADOR *et al.*, 2000). Ceci suggère que les flux de gènes historiques ont été limités entre populations. Les populations qui ont la plus faible richesse allélique sont TAL et ZI et les plus faibles valeurs d'hétérozygotie attendue ont été trouvées à PC et TAMR. Afin de visuali-

Fig. 3 :

Groupement spatial des populations par la méthode Bayésienne

BAPS5. Le nombre maximal de groupes de populations différenciés, K , est de 9 avec une probabilité de 65% et de 8 avec une probabilité de 30%.

Chaque groupe est représenté par une couleur différente.



ser quelles populations sont génétiquement homogènes et quels sont les groupes de populations génétiquement différenciés entre eux, les données isoenzymatiques de WAHID *et al.* (2004) ont été réanalysées ici par une méthode Bayésienne de groupement (BAPS5, voir CORANDER *et al.*, 2003 ; CORANDER et TANG, 2007) qui prend en considération la localisation spatiale des populations. BAPS5 a mis en évidence K=9 groupes de populations ou réservoirs génétiques avec une probabilité de 65% et K=8 groupes avec une probabilité de 30% (Cf. Fig. 3). Les populations MAD et Adeldhal (ADL) du Rif appartiennent à un groupe génétiquement homogène dans les deux cas et sont en effet le résultat de la fragmentation récente d'une population plus large. De même, les populations Jbel Bouhachem (JB) du Rif et Tamjout (TAMJ) du Moyen Atlas sont attribuées à un même réservoir génétique (Cf. Tab. I). Ce dernier résultat est surprenant et pourrait représenter un artéfact dû au faible polymorphisme des allozymes. Dans le cas de K=8, la population ZI du Moyen Atlas se joint au groupe JB-TAMJ. Ces analyses nous amènent aux conclusions suivantes : a) la différenciation entre les populations rifaines est importante, b) les populations du Moyen Atlas sont un peu plus homogènes, c) l'unique population du Haut Atlas est fortement différenciée de toutes les autres populations.

La faible diversité et la différenciation aigüe qui caractérisent les populations marocaines peuvent être dues à la fragmentation de l'aire de distribution et à la dispersion des populations périphériques (ELLSTRAND et ELAM, 1993 ; ECKERT *et al.*, 2008 et références citées). Aussi, les risques de consanguinité et de dérive génétique augmentent dans les populations isolées et marginales et conduisent à un appauvrissement de la diversité génétique (HAMRICK *et al.*, 1992 ; KELLER et WALLER, 2002), surtout si elles sont de petite taille. En même temps, la différenciation génétique est forte entre les provenances marocaines et celles du reste de l'aire de distribution naturelle de l'espèce, non seulement pour des marqueurs neutres (BURBAN et PETIT, 2003 ; BUCCI *et al.*, 2007), mais aussi pour des marqueurs potentiellement adaptatifs (EVENO *et al.*, 2008). Le séquençage de gènes candidats pour l'adaptation au stress hydrique chez le pin maritime a permis d'identifier quelques haplotypes fortement différenciés au Maroc (EVENO *et al.*, 2008 ; GRIVET & GONZÁLEZ-MARTÍNEZ,

données non publiées). Certains de ces haplotypes pourraient représenter des réponses adaptatives, puisque des signaux d'adaptation locale ont été découverts dans plusieurs gènes étudiés (EVENO *et al.*, 2008).

Implications pour la conservation

La disparition de populations d'une espèce représente une perte de ressources génétiques ainsi que d'habitats et d'écosystèmes, particulièrement si les populations se situent dans des contextes écologiques ou géographiques extrêmes (ELLSTRAND et ELAM, 1993 ; GASCON *et al.*, 2000 ; MOSSELER *et al.*, 2004 ; VAXEVANIDOU *et al.*, 2006). La différenciation élevée des populations marocaines de pin maritime entre elles et par rapport aux populations du reste de l'aire naturelle, suggère que le Maroc héberge des ressources génétiques uniques pour la sélection et l'amélioration. La dégradation alarmante des populations naturelles de pin maritime et leur érosion génétique reflétée par les bas niveaux de diversité génétique imposent une politique de conservation et de protection de ces ressources forestières au Maroc.

Un nouveau programme de conservation du pin maritime devrait i) comprendre des populations des trois massifs, étant donné qu'ils hébergent des réservoirs génétiques différents ; ii) considérer les populations extrêmes, génétiquement ou morphologiquement (PC et TAD dans le Rif, SM dans le Haut Atlas), parce qu'elles peuvent contenir des combinaisons de gènes adaptatifs uniques (ECKERT *et al.*, 2008) ; iii) se concentrer sur la région du Rif, étant donné que c'est une région à diversité et différenciation relativement élevées avec des taux de déforestation alarmants (GROVEL, 1996 ; BENBRAHIM *et al.*, 2004). A côté des informations écologiques et génétiques, les menaces spécifiques de chaque population doivent être considérées.

Notre relevé de l'état de conservation des peuplements de pin maritime en décembre 2006 a identifié des menaces sérieuses telles que les incendies forestiers (voir Photos 1 et 2), l'insuffisance de régénération naturelle (aggravée par la prédateur de graines par les singes à Zaouia d'Ifrane, voir Photo 3) ou la petite taille des populations (TAL, SM). Tenant compte de ces menaces, un pro-



Photo 1 :
Forêt partiellement
incendiée de Tamrabta.
Photo M. Heuertz

gramme de gestion forestière devrait permettre la conservation *in situ* et la mise en place de zones de réserves génétiques dans les populations prioritaires de grande taille. Afin d'éviter l'érosion génétique, il est très important de conserver des effectifs de populations élevés (EL MOUSADIK *et al.*, 1996 ; MOLINA-FREANER *et al.*, 2001 ; BRACHET *et al.*, 2006), les tailles de réserve appropriées étant de 10 à 100 ha, selon la densité des populations (THOMSON *et al.*, 2002). Ces réserves pourraient être mises en place dans des forêts qui jouissent déjà d'autres types de protection, le cas échéant. La population de MAD dans le Rif, par exemple, est bien conservée puisqu'elle se situe dans le Parc national de Talaïssemtane, une région emblématique incluse dans une liste provisoire pour être distinguée comme site Patrimoine de l'Humanité de l'UNESCO. Le programme de conservation *in situ* devrait favoriser la régénération naturelle, par exemple en installant des clôtures pour protéger les zones de régénération de l'abrutissement par le bétail. Il faut maximiser la survie des plantules pour maintenir une diversité génétique accrue qui permettra l'adaptation des populations aux conditions futures. Dans le cas de plantations de renforcement, les graines utilisées doivent être issues de la population de conservation prioritaire concernée. Une distance de sécurité aux peuplements alloch-

tones susceptibles de contaminer les ressources génétiques locales doit être respectée en établissant une zone tampon sans plantations de 5 km au moins autour du peuplement à conserver. Cette recommandation est particulièrement importante pour les populations marginales dont les tailles de population efficaces n'atteignent pas les seuils recommandés (cas de SM). Il est conseillé également une action de prévention des incendies basée sur le contrôle des broussailles et la surveillance des accès aux blocs forestiers. Il faudra aussi éviter la perte d'arbres adultes dans la mesure du possible et effectuer des relevés réguliers de l'état de conservation des peuplements, par exemple tous les 10 ans. D'autres mesures de gestion utiles en zone de conservation génétique peuvent être consultées en ligne (FAO, CSFD, IPGRI, 2002 – <http://www.bioversityinternational.org>).

Dans le Rif, les populations de PC, MAD et TAD sont les populations à conserver en priorité, à cause de leurs tailles assez grandes, leurs morphologies extrêmes (PC et TAD) ou leur état de conservation favorable (MAD). La population de Koudiat Erramla (KR) du Rif Occidental présente une morphologie très différenciée, semblable à celle de PC (WAHID *et al.*, 2006), mais sa constitution génétique est différente (WAHID *et al.*, 2004). Malheureusement, la population a été entièrement incendiée en 2005 (Cf. Photo 2). Sa régénération est difficile, surtout à cause de la présence d'autres espèces compétitives en régénération, à savoir : *Pinus halepensis* Mill, *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters, *Juniperus thurifera* L, *Cistus* spp., *Pistacia lentiscus* L. et *Erica* spp. Des plantations de *Pinus halepensis* à faible distance représentent des sources de graines qui menacent la régénération naturelle du pin maritime. De plus, il n'est pas à exclure qu'un encouragement institutionnel pourrait conduire à la plantation de pin d'Alep dans la population naturelle de pin maritime incendiée. La conservation de cette ressource génétique de pin maritime à long terme nécessite une récolte de graines sur les arbres restants (au moins sur un échantillon représentatif de 100 arbres distribués au travers de toute la population). Ces graines peuvent être stockées *ex situ* pour leur conservation à long terme et utilisées pour le reboisement, soit par semis pour renforcer la régénération naturelle, soit par réintroduction de plantules obtenues en pépinière à partir de ces graines.

Dans le Moyen Atlas, les populations de TAMJ et TAMR sont les provenances marocaines les mieux conservées et les plus connues au niveau international, étant utilisées dans plusieurs programmes de recherche. TAMJ a été caractérisée dans un test de provenances international (ALÍA *et al.*, 1995) et TAMR a été caractérisée au niveau de gènes adaptatifs (EVENO *et al.*, 2008). TAMR est la population la plus diverse du Moyen Atlas (KURT & GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, données non publiées). Elle fait aussi l'objet d'un plan d'aménagement avec exploitation depuis 1940 (DESTREMAU, 1974) et a été incendiée en partie il y a moins de 10 ans. Ces populations, qui pourraient montrer des adaptations locales spécifiques, sont prioritaires pour la conservation. Talaghine (TAL) est une population à faible taille qui subit probablement les conséquences de la dérive génétique. DESTREMAU (1974) la décrivait comme une population de 20-30 ha où "les arbres épars mêlés à des cèdres sont généralement mutilés ou mal venants". La population de Zaouia d'Ifrane (ZI) est relativement petite aussi et souffre de la prédatation de graines par les singes. Des efforts de conservation dans TAL et ZI nécessiteraient des mesures complémentaires *ex situ*.

La petite population isolée de Sidi Meskour dans le Haut Atlas présente très peu de régénération naturelle mais manifeste un effort reproducteur important suggéré par la présence de nombreux cônes dans des ravins. Des mesures de conservation *ex situ* et des plantations de renforcement avec des plantules obtenues à partir de graines autochtones sont recommandées.

Conclusion et perspectives

Compte tenu des données écologiques, démographiques et génétiques, un programme de conservation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc devrait concerner en priorité les populations de PC, MAD et TAD dans le Rif, TAMJ et TAMR dans le Moyen Atlas et SM dans le Haut Atlas pour la conservation *in situ*. Il est essentiel d'assurer la régénération naturelle, ce qui peut se faire dans des enclos *in situ* avec une éventuelle plantation d'appui de plantules obtenues en pépinière à partir de graines locales. L'introgression à partir de sources non locales doit être évitée et la prévention des incendies est fortement recom-



Photo 2 (ci-dessus) :
Forêt incendiée de Koudiat Erramla.
Photo M. Heuertz

Photo 3 (ci-dessous) :
Restes d'un cône consommé par les singes dans la forêt de Zaouia d'Ifrane (Moyen Atlas)
Photo M. Heuertz



Nadya WAHID^{1,2},
Santiago C.
GONZÁLEZ-MARTÍNEZ³,
Ricardo ALÍA³,
Abdelali BOULLI¹
Myriam HEUERTZ^{3,4}

1-Laboratoire
d'analyse
et de valorisation
des ressources
environnementales,
Département
des Sciences de la Vie,
Université Cadi Ayyad,
Faculté des Sciences et
Technique, BP 523,
Béni-Mellal, Maroc

2 - Université Laval,
Faculté de Foresterie
et de Géomatique,
Département des
sciences du bois et de
la forêt, Pavillon
Abitibi-Price
2405 rue de la
Terrasse, Québec (Qc),
Canada, G1V 0A6

3 - Unidad
de Genética Forestal
y Ecofisiología, Centro
de Investigación
Forestal (CIFOR-INIA),
Carretera de La
Coruña km 7,5,
28040 Madrid
Espagne

4 - Université Libre de
Bruxelles, Faculté des
Sciences, Service
d'Éco-Éthologie Évolu-
tive cp160/12, av. FD
Roosevelt 50, 1050
Bruxelles, Belgique

Correspondants :
Nadya WAHID
wahid2na@yahoo.fr
Myriam HEUERTZ
mheuertz@ulb.ac.be

mandée. En fonction des moyens disponibles, des efforts de conservation dans d'autres populations sont aussi recommandés, *in situ* et/ou *ex situ* pour les populations fortement menacées, puisque la diversité des conditions de croissance et les données morphologiques et génétiques suggèrent de multiples adaptations locales. Enfin, les travaux de caractérisation génétique en cours (INRA, Bordeaux ; INIA, Madrid) devront fournir de plus amples informations sur la diversité génétique en général et sur les gènes adaptatifs en particulier.

BRACHET, S., BASTIEN, C., BILGER, I., BURET, C., DUFOUR, J., GRANGE, J., GUÉRIN, V., JORGE, V., LEGUERROUE, B., LESAGE-DESCAUSES, M.-C., LEVEQUE, L., MARDARE, I., MARIETTE, M., MUSCH, M., SANCHEZ, L., STOECKEL, S., VILLAR, M. & SANTI, F. Stratégies raisonnées d'échantillonnage pour capturer la diversité génétique et sa structuration dans les populations naturelles – Application aux mesures de gestion conservatoire. Les Actes du BRG. 2006. 6 : 211-230.

BUCCI, G., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C., LE PROVOST, G., PLOMION, C., RIBEIRO, M.M., SEBASTIANI, F., ALÍA, R. & VENDRAMIN, G.G. Range-wide phylogeography and gene zones in *Pinus pinaster* Ait. revealed by chloroplast microsatellite markers. *Mol. Ecol.* 2007. 16 : 2137-2153.

BURBAN, C. & PETIT, R.J. Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Mol. Ecol.* 2003. 12 : 1487-1495.

CARRIÓN, J.S., NAVARRO, C., NAVARRO, J. & MUNUERA, M. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from paleoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene.* 2000. 10 : 243-252.

CAUVIN, B., MARIEN, J.N. & EL YOUSFI, S.M. Protection, conservation et gestion des ressources génétiques forestiers au Maroc. *Ann. Rech. For. Maroc.* 1997. 178-195.

CORANDER, J. & TANG, J. Bayesian analysis of population structure based on linked molecular information. *Mathematical Biosciences.* 2007. 205 : 19-31.

CORANDER, J., WALDMANN, P. & SILLANPÄÄ, M.J. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics.* 2003. 163 : 367-374.

DESTREMAU, D. Précisions sur les aires naturelles des principaux conifères marocains en vue de l'individualisation des provenances. *Ann. Rech. For. Maroc.* 1974. 14 : 3-90.

DESTREMAU, D., JOLLY, H., & TAFRI, T. Contribution à la connaissance des provenances de *Pinus pinaster*. *Ann. Rech. For. Maroc.* 1976. 16 : 101-153.

EL MOUSADIK, A. & PETIT, R.J. High levels of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco, *Theor. Appl. Genet.* 1996. 92 : 832-839.

ECKERT, C.G., SAMIS, K.E. & LOUGHEED, S.C. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Mol. Ecol.* 2008. 17 : 1170-1188.

ELLSTRAND, N.C. & ELAM, D.R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1993. 24 : 217-242.

EVENO, E., COLLADA, C., GUEVARA, M.A., LÉGER, V., SOTO, A., DÍAZ, L., LÉGER, P., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C., CERVERA, M.T.,

- PLOMION, C., GARNIER-GÉRÉ, P. Contrasting patterns of selection at *Pinus pinaster* Ait. Drought stress candidate genes as revealed by genetic differentiation analyses. *Mol. Biol. Evol.* 2008. 25 : 417-437.
- FADY, B. & MÉDAIL, F. Mediterranean Forest Ecosystems. Dans Burley, J., Evans, J. & Youngquist, J.A. (éditeurs) Encyclopedia of forest science. Elsevier, London. Pp. 1403-1414. 1994.
- FAO, CSFD, IPGRI. Forest genetic resources conservation and management: In managed natural forests and protected areas (in situ). 2002. Vol. 2 (<http://www.bioversityinternational.org>).
- GASCON, C., WILLIAMSON, G. & DA FONSECA, G. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*. 2000. 288 : 1356-1358.
- GROVEL, R. La préservation des forêts du Rif centro-occidental : un enjeu de développement de la montagne rifaine. *Revue de Géographie Alpine*. 1996. 4 : 75-94.
- GUYON, J.P. & KREMER, A. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de la sève et de la transpiration chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Can. J. For. Res.* 1982. 12 : 936-946.
- HAMRICK, J.L., GODT, M.J. & SHERMAN-BROYLES, S.L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*. 1992. 6 : 95-124.
- HARFOUCHE, A., BARADAT, P. & KREMER, A. Variabilité intraspécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-est de la France. I. Variabilité des populations autochtones et de l'ensemble de l'aire de l'espèce. *Ann. Sci. For.* 1995. 52 : 307-328.
- HEWITT, G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1996. 58 : 247-276.
- KELLER, L.F. & WALLER, D.M. Inbreeding effects in wild populations. *TREE*. 2002. 17 : 230-241.
- M'HIRIT, O. Mediterranean forest: ecological space and economic and community wealth. *Unasylva*. 1999. 197 : 3-15.
- M'HIRIT, O., SBAY, H., EL ALAMI, S.L. & KERROUANI, H. Bilan de la recherche en matière de génétique forestière au Maroc. *Ann. Rech. For. Maroc*. 1997. 1-29.
- MOLINA-FREANER, F., DELGADO, P., PIÑERO, D., PEREZ-NASSER, N. & ALVAREZ BUYLLA, E. Do rare pines need different conservation strategies? Evidence from three Mexican species. *Can. J. Bot.* 2001. 79 : 131-138.
- MOSSELER, A., RAJORA, O.P., MAJOR, J.E. & KIM, K.-H. Reproductive and genetic characteristics of rare, disjoint pitch pine populations at northern limits of its range in Canada. *Conserv. Gen.* 2004. 5 : 571-583.
- NGUYEN, A. & LAMANT, A. Effect of water-stress on potassium distribution in young seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Ann. Sci. For.* 1989a. 46: 379-383.
- NGUYEN, A. & LAMANT, A. Variation in growth and osmotic regulation of roots of waterstressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree Physiol.* 1989b. 5 : 123-133.
- NGUYEN-QUEYRENS, A., DERRE, N., LAMANT, A. & SEILLAC, P. Tolérance au chlorure de sodium et sélectivité Na/K chez trois races géographiques de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Ann. Sci. For.* 1995. 52 : 465-475.
- PASTUSZKA, P. & SBAY, H. Stratégie d'amélioration du pin maritime au Maroc. Actes du séminaire sur l'amélioration, la conservation et l'utilisation des ressources génétiques forestières Marocaines. *Ann. Rech. For. Maroc*. 1997. 92-103.
- RESCH, T. Essai de distinction morphologique des races majeures de *Pinus pinaster* Ait. *Ann. Rech. For. Maroc*. 1974. 14 : 91-102.
- RUIZ DE LA TORRE, J. El matorral en Yebala (Marruecos español). CSIC, Madrid. 1955. 133 pp.
- SALVADOR, L., ALÍA, R., AGÚNDEZ, D. & GIL, L. Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in the Iberian Peninsula. *Theor. Appl. Genet.* 2000. 100 : 89-95.
- SWEET, G.B. & THULIN, J.J. Provenances of *Pinus pinaster* Ait. A five year progress report on a trial at Wood-Hill (New Zealand). *New Zealand Journal of Forestry*. 1962. 8 : 570-586.
- THOMPSON, J.D. Plant evolution in the Mediterranean. Oxford University Press. 2005. 302 pp.
- THOMSON, L., GRAUDAL, L. & KJAER, E. Selection and management of in situ gene conservation areas for target species. Dans FAO, CSFD, IPGRI (éditeurs) Forest genetic resources conservation and management: In managed natural forests and protected areas (in situ). Vol. 2 (<http://www.bioversityinternational.org>). Pp. 5-13. 2002.
- VAXEVANIDOU, Z., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, SC., CLIMENT, J. & GIL, L. Tree populations bordering on extinction: a case study in the endemic Canary Island pine. *Biol. Conser.* 2006. 129 : 451-460.
- WAHID, N., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C., EL HADRAMI, I. & BOULLI, A. Genetic structure and variability of the Moroccan natural populations of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Silvae Genet.* 2004. 53 : 93-99.
- WAHID, N., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C., EL HADRAMI, I. & BOULLI, A. Variation in morphological traits in natural populations of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Morocco. *Ann. For. Sci.* 2006. 63 : 83-92.
- WAHID, N. Écophysiologie et diversité génétique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au Maroc. Thèse de Doctorat Nationale, Université Cadi Ayyad, Marrakech. 2007. 216 pp.
- WAHID, N., EL MAZNI, E.A., & BOULLI, A. Réponse phénotypique des populations naturelles du pin maritime au Maroc sous climat semi-aride et sols calcaires. *Journal de Botanique de SBF*. 2009 (sous presse).

Résumé

Les écosystèmes forestiers du Maroc sont fortement menacés par la pression anthropique. Les populations naturelles disjointes de pin maritime, *Pinus pinaster* Ait., sont particulièrement concernées. Une réanalyse des données sur des allozymes de Wahid et al. (2004) par une méthode Bayésienne de regroupement (BAPS5) a permis d'identifier neuf réservoirs génétiques différenciés parmi les onze populations restantes étudiées. Des populations à morphologies extrêmes sont présentes dans le Rif, où la déforestation est la plus aigüe. Une visite de plusieurs de ces populations en décembre 2006 a révélé des menaces spécifiques par des incendies fréquents, une régénération naturelle déficiente et une taille de populations très faible (à Talaghine dans le Moyen Atlas, à Sidi Meskour dans le Haut Atlas). Une nouvelle stratégie de conservation est urgente, pour la conservation *in situ* des peuplements de plus grande taille et les plus divergents : Punta Cerès, Madisouka et Tadiwine dans le Rif, Tamjout et Tamrabta dans le Moyen Atlas et Sidi Meskour dans le Haut Atlas. Il s'agit de favoriser la régénération naturelle, le maintien de tailles de populations élevées et l'exclusion de matériel génétique allochtone. En fonction des moyens, une conservation des autres populations est recommandée et nécessiterait des mesures complémentaires *ex situ* pour les petites populations.

Mots Clés : *Pinus pinaster*, Maroc, réservoirs génétiques, conservation.

Summary

Investigation and conservation of the genetic resources of the maritime pine in Morocco

Forest ecosystems in Morocco are strongly threatened by human pressure. The fragmented natural stands of maritime pine, *Pinus pinaster* Ait., are particularly vulnerable. A re-analysis of the allozyme data from Wahid et al. (2004) with a Bayesian clustering method (BAPS5) identified nine gene pools among the eleven remaining study populations. Stands displaying extreme morphology are present in the Rif region, where deforestation is strongest. A visit to several of these stands in December 2006 identified specific threats from forest fires, inadequate natural regeneration and small population size (in the Talaghine population in the Middle Atlas and the Sidi Meskour population in the High Atlas). A new conservation strategy is urgently required, focussing on the larger and most differentiated populations: Punta Cerès, Madisouka and Tadiwine in the Rif, Tamjout and Tamrabta in the Middle Atlas and Sidi Meskour in the High Atlas. Measures needed include favouring natural regeneration, large stand sizes and the exclusion of non-indigenous reproductive material. If funding is available, the conservation of other such woodlands is also recommended and would require complementary *ex situ* measures for small stands.

Key words: *Pinus pinaster*, Morocco, gene pools, conservation.

Resumen

Los ecosistemas forestales marroquíes están fuertemente amenazados por la presión antrópica. Las poblaciones naturales disjuntas de pino negral, *Pinus pinaster* Ait., se ven particularmente afectadas. Un reanálisis de los datos de marcadores isoenzimáticos de pino negral (Wahid et al., 2004) usando un método Bayesiano de agrupamiento (BAPS5) ha mostrado la existencia de nueve acervos genéticos entre las once poblaciones remanentes estudiadas. En el Rif, que es también la región más deforestada, se encuentran poblaciones con morfología extrema. Una visita de campo a muchas de estas poblaciones en Diciembre de 2006 ha revelado la existencia de amenazas específicas por la existencia de incendios forestales frecuentes, la deficiente regeneración natural y el bajo tamaño poblacional (en Talaghine en el Medio Atlas y en Sidi Meskour en el Alto Atlas). Es necesario adoptar de forma urgente una estrategia de conservación centrada en las poblaciones de mayor tamaño y diferenciadas genéticamente: Punta Cerès, Madisouka y Tadiwine en el Rif, Tamjout y Tamrabta en el Medio Atlas y Sidi Meskour en el Alto Atlas, a través de la promoción de la regeneración natural y el mantenimiento de tamaños poblacionales elevados, a la vez que la exclusión de material genético alóctono en las proximidades de zonas de conservación. Se recomienda también la conservación de las demás poblaciones que necesitarían medidas *ex situ* complementarias para las poblaciones pequeñas.

Palabras clave: *Pinus pinaster*, Marruecos, acervo genético, conservación.