

Diversité génétique des cèdres

par François LEFÈVRE, Bruno FADY
et Magda BOU DAGHER-KHARRAT

Les cèdres, espèces de montagne à la distribution fragmentée, objet de pression humaine, offrent une diversité génétique au sein de chacune des espèces identifiées : C. deodara, espèce himalayenne, C. atlantica et C. libani, à laquelle se rattache C. brevifolia, espèces méditerranéennes. Les cèdres représentent ainsi des ressources génétiques de grande valeur pour les forêts méditerranéennes. Face aux évolutions climatiques, si elles peuvent être menacées dans leur aire d'origine, l'intérêt pour leur utilisation s'accroît dans les zones d'introduction, notamment en France.

Introduction

Les travaux de recherche sur la diversité génétique des cèdres sont encore récents et peu nombreux au regard de l'intérêt écologique, économique et culturel de ces espèces, peu d'équipes travaillent sur ce sujet. Une recherche bibliographique très large sur le *Web of Science* combinant les mots-clés « Cedrus ET genetic* » (réalisée le 25 septembre 2021) permet d'identifier seulement 42 publications dans des revues académiques internationales portant sur le développement d'outils pour l'analyse de la diversité génétique, les résultats de telles analyses ou l'étude des facteurs d'évolution de cette diversité. Nous synthétisons ici l'état des connaissances sur ce sujet en intégrant les résultats publiés dans des revues académiques internationales, mais aussi nationales et non académiques.

La diversité génétique des arbres (comme celle de tous les êtres vivants) est en perpétuelle évolution et les phases évolutives à différents pas de temps se cumulent les unes aux autres. On pourrait ainsi définir des signaux à « basse fréquence » et à « haute fréquence » dans les fluctuations de la diversité génétique, comme on le fait en dendrochronologie : évolutions de la phylogénie aux temps géologiques, évolutions des aires de distribution lors des fluctuations inter-glaciaires du Quaternaire, divergences adaptatives locales des populations au sein de l'aire de répartition au fil des générations, fluctuations génétiques actuelles liées aux changements démographiques et environnementaux en cours. Nous faisons ici une brève synthèse des connaissances sur la diversité génétique des cèdres à ces différentes échelles, avant d'illustrer quelques exemples d'actions de conservation et de gestion durable des ressources génétiques actuellement en cours ou envisagées.

1 - Le terme « cèdre » (« cedar » en anglais) est aussi un terme générique utilisé pour qualifier des bois tirés d'essences très différentes : par exemple des thuyas en Amérique du Nord, ou diverses espèces tropicales en Guyane. Nous parlons ici exclusivement des espèces botaniques du genre *Cedrus*.

Taxonomie et phylogénie du genre *Cedrus*¹

Au sein de la famille des Pinacées, le genre *Cedrus* est classé dans la sous-famille des Abietoideae tout comme le genre *Abies* (sapins).

Dans leurs zones d'origine, les cèdres ont des aires de distribution morcelées sur les montagnes d'Afrique du Nord et de l'Est du Bassin méditerranéen et sur les versants Sud de l'Himalaya occidental (Afghanistan, Pakistan, Inde). Le découpage taxonomique des espèces au sein du genre *Cedrus* sur la base de critères morphologiques classiques est l'objet de débat depuis les années 1960. Si la distinction de l'espèce himalayenne *Cedrus deodara* Loudon ne fait pas débat, elle a d'ailleurs un cycle de reproduction différent des autres taxons avec une maturation des cônes en un an au lieu de deux, il y a en revanche plusieurs propositions de classification des taxons méditerranéens. Certaines classifications ne reconnaissent qu'une espèce méditerranéenne appelée *Cedrus libani* dont le cèdre de l'Atlas et le cèdre de Chypre seraient des sous-espèces (DAVIS, 1965 ; GREUTER *et al*, 1984). Inversement, une classification courante distingue trois espèces méditerranéennes : *Cedrus atlantica* Manetti en Afrique du Nord, *C. libani* A. Rich. sur la Méditerranée orientale et *C. brevifolia* (Hook. F.) Henry endémique de l'île de Chypre (DEBAZAC, 1964 ; VIDAKOVIĆ, 1991). D'autres classifications ne distinguent que deux espèces méditerranéennes, *C. atlantica* et *C. libani*, faisant de *C. brevifolia* une « variété » de *C. libani* (TUTIN *et al*, 1964). L'étude de QIAO *et al* (2007) date la divergence entre *C. deodara* et les espèces méditerranéennes à environ 55 millions d'années, celle entre *C. libani* et *C. atlantica* autour de 20 millions d'années, contre 6 millions d'années pour la divergence entre *C. libani* et *C. brevifolia*.

Plus récemment, l'analyse cytologique des chromosomes (BOU DAGHER-KHARRAT *et al*, 2001) et l'étude de la diversité génétique des ADN du noyau des cellules et des chloroplastes (PANETSOS *et al* 1992 ; SCALTSOYIANNES, 1999 ; FADY *et al*, 2003 ; BOU DAGHER-KHARRAT *et al*, 2007 ; KARAM *et al*, 2019) tendent à conforter la classification en trois espèces principales où *C. deodara* se distingue très nettement du groupe d'espèces méditerranéennes au sein duquel on retrouve une distinction entre *C. libani* et *C.*

atlantica, tandis que les individus classiquement considérés comme *C. brevifolia* restent indiscernables de *C. libani* sur la base de ces critères génétiques.

Il est important de souligner que la classification taxonomique reflète essentiellement l'histoire évolutive ancienne des espèces, sans préjuger des particularités morphologiques ou physiologiques qui peuvent se développer au sein des espèces par des processus évolutifs plus récents. Le genre *Cedrus* nous en donne une illustration caractéristique. Du point de vue taxonomique *C. brevifolia* peut donc être rattaché à l'espèce *C. libani*. Mais du point de vue de la conservation et de la gestion durable des ressources génétiques, il est important de considérer spécifiquement cette ressource endémique de Chypre en raison de ses particularités (voir ci-dessous et article de N. Eliades dans ce volume p. 131). Ainsi, pour les questions de gestion des ressources génétiques on continue d'utiliser le nom de *C. brevifolia* malgré son rattachement phylogénétique à *C. libani*. Pour faciliter l'exposé, on parlera donc ici de trois taxons méditerranéens correspondant de fait à deux espèces.

Les espèces du genre *Cedrus* sont diploïdes et présentent $2n=24$ chromosomes et, comme la plupart des conifères, se caractérisent par une très grande taille du génome nucléaire (BOU DAGHER-KHARRAT *et al*, 2001). Signe d'une divergence évolutive peu marquée au sein du genre *Cedrus*, la quantité d'ADN varie très peu entre espèces contrairement à ce qu'on observe chez d'autres genres de la famille des Pinacées (BOU DAGHER-KHARRAT *et al*, 2001). Le génome chloroplastique est transmis par voie paternelle comme chez la plupart des conifères, ce qui permet de développer des marqueurs moléculaires particuliers pour le suivi des flux de gènes par pollen (FADY *et al*, 2003). Depuis peu, des outils modernes pour l'analyse globale du génome dérivés des méthodologies élaborées sur les espèces modèles de laboratoire commencent à être développés chez les cèdres (KARAM *et al*, 2015).

Un autre signe d'une divergence peu marquée entre les taxons méditerranéens de cèdres est l'absence de barrières à la reproduction. En effet, des essais de croisements contrôlés par pollinisation manuelle ont permis de démontrer la compatibilité en croisement des trois taxons (FADY *et al*, 2003). De plus, en utilisant les marqueurs moléculaires chloroplastiques précédemment mentionnés, cette même étude réalisée en France, où les

trois taxons ont été introduits à différentes périodes historiques (voir les articles de J.L. de Beaulieu, J. Ladier et J. Blondel dans le prochain numéro à paraître), a permis de montrer l'occurrence spontanée de graines hybrides issues de pollinisation libre et même d'identifier quelques rares sujets hybrides *C. atlantica* x *C. libani* âgés et reproducteurs dans une localité où les deux espèces co-existent depuis longtemps, ce qui démontre la viabilité et la fertilité des hybrides. Nous n'avons pas encore de démonstration que le processus d'hybridation soit allé plus loin par croisement en retour de ces hybrides sur les espèces parentes, mais on peut penser qu'aucune barrière biologique à la reproduction ne l'empêche. Nos travaux en cours non encore publiés suggèrent que l'hybridation *C. atlantica* x *C. libani* reste rare en France (les deux espèces étant aussi rarement à proximité l'une de l'autre).

L'existence d'hybrides interspécifiques spontanés dans les zones de co-introduction nous conduit à utiliser le terme de « complexe d'espèces » pour parler des cèdres méditerranéens. Actuellement, nous n'avons pas de connaissance sur la compatibilité en croisement entre les cèdres méditerranéens et le cèdre de l'Himalaya *C. deodara* : cela restera à étudier pour savoir s'il faut parler plus généralement du complexe d'espèces des cèdres en général ou si cela se limite aux taxons méditerranéens.

Caractéristiques et diversité génétique des cèdres méditerranéens

De façon générale, la plupart des essences forestières se caractérisent par une grande diversité génétique à différents niveaux : entre espèces au sein d'un genre, entre origines géographiques au sein de chaque espèce, et entre arbres au sein de chaque population. La grande diversité génétique au sein des espèces est d'ailleurs une particularité des arbres qui peut s'expliquer par leur long cycle de vie, leur longue phase juvénile avant la reproduction, et leur capacité de dispersion à longue distance du pollen ou des graines. Il est clair que chaque espèce est porteuse de spécificités adaptatives intrinsèques, mais la diversité intraspécifique doit être prise en compte dans l'analyse de ces grandes caractéristiques,

au risque de n'avoir qu'une vision caricaturale et fautive du potentiel adaptatif de chacune des espèces. En particulier dans le cas des complexes d'espèces il peut y avoir de nombreux types intermédiaires entre des formes caractéristiques marquées : ainsi le pin d'Alep est globalement plus résistant à la sécheresse que le pin brutia tandis que celui-ci résiste mieux aux gelées tardives que celui-là, mais il existe au sein de chacune des espèces des provenances qui tendent vers des comportements atypiques (BARITEAU, 1992). Cette diversité intraspécifique est importante à prendre en compte dans le genre *Cedrus* dont, comme on l'a vu, les espèces ont peu divergé au cours de leur évolution.

Les premières indications sur la diversité adaptative des espèces du genre *Cedrus* sont probablement à attribuer à Louis Emberger (1938) qui décrit la diversité des conditions écologiques dans lesquelles se trouvent les peuplements des différentes espèces. L'étude des déterminants génétiques de cette diversité d'adaptations locales s'appuie sur l'analyse des observations faites en plantations comparatives installées depuis les années 1970 (expérimentations où des plants issus de graines de différentes provenances ou espèces sont comparés dans un environnement commun, généralement dans un environnement plus sélectif que les conditions normales préconisées pour la plantation), et sur des essais en conditions environnementales finement contrôlées, sous serre ou en laboratoire, qui nous informent sur la diversité des mécanismes physiologiques. Les premiers travaux ont montré la grande diversité génétique de morphologie des aiguilles et des rameaux non seulement entre espèces mais aussi entre origines géographiques (provenances) au sein des espèces (ARBEZ *et al.*, 1978). Les résultats des plantations comparatives installées en France (BARITEAU *et al.*, 1999 ; 2007) montrent que, globalement, les provenances de *C. libani* poussent moins bien sur sols acides tandis que les provenances de *C. atlantica* y sont peu sensibles ; en revanche, les provenances de *C. libani* sont plus résistantes aux sécheresses estivales marquées. Par ailleurs, les provenances de *C. libani* tendent à avoir un débourrement végétatif nettement plus précoce que les provenances de *C. atlantica*, ce qui les rend plus sensibles aux gelées tardives mais avec une variabilité marquée entre provenances. Au sein de *C. libani*, dans les conditions expérimentales fran-

2 - Se référer aux fiches de conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières, régulièrement mises à jour, sur le site du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation <https://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers>

çaises, on observe des différences de comportement entre provenances de Turquie et du Liban (SABATIER *et al.*, 2003 ; BARITEAU *et al.*, 2007) et seules quelques provenances turques de l'Est du Mont Taurus sont recommandées pour le reboisement en France². Au sein de *C. atlantica*, les provenances françaises ont souvent une meilleure survie et une meilleure croissance que celles de l'aire d'origine (BARITEAU & FERRANDES, 1992). Dans ces plantations comparatives, les quelques provenances de *C. deodara* testées ont un comportement médiocre et *C. brevifolia* montre une croissance limitée.

Les études écophysiological fines portent sur un nombre réduit de provenances mais il en ressort que *C. atlantica* a la meilleure vigueur en condition hors stress et *C. brevifolia* la moins bonne. Inversement, les différents paramètres de résistance à la sécheresse sont moins bons chez *C. atlantica* que chez *C. brevifolia*, tandis que les provenances de *C. libani* ont un comportement intermédiaire dans les deux conditions, un peu moins vigoureuses que *C. atlantica* en condition bien arrosée mais plus résistantes au stress hydrique (LADJAL *et al.*, 2007). Des différences entre espèces sur le taux d'infestation par le puceron *Cinara laportei*, en condition naturelle et après infestation contrôlée, ont été rapportées par FABRE (1988) avec une tendance à des infestations plus fortes dans les provenances de *C. atlantica* que chez *C. brevifolia* et un comportement intermédiaire de *C. libani* (mais ce puceron n'a pas d'impact sur les peuplements).

Toute la diversité génétique ne s'exprime pas au travers de caractères observables ou mesurables (phénotypiques) : la majeure partie de la diversité des gènes reste inexprimée, mais cette part inexprimée à un moment donné de l'histoire évolutive de la population dans un environnement donné peut se révéler ultérieurement lorsque l'environnement change. Il est donc important d'évaluer aussi cette part inexprimée de la diversité génétique comme un réservoir potentiel d'adaptations futures. Les marqueurs moléculaires permettent cette évaluation. On a vu précédemment que la diversité génétique permet de clarifier les relations phylogénétiques par mesure de la différenciation génétique entre les espèces. On observe aussi des différences entre les espèces quant aux niveaux de leurs diversités intraspécifiques respectives : la diversité génétique globale est plus faible chez *C. deodara* et *C. atlantica* que chez les taxons de l'est du Bassin Méditerranéen (BOU DAGHER-KHARRAT *et al.*, 2007 ; KARAM *et al.*, 2019). Le gradient décroissant de la diversité génétique d'est en ouest du Bassin méditerranéen se retrouve chez d'autres conifères (sapins, pins, cyprès) et pourrait s'expliquer par la distribution des refuges glaciaires sources des voies de recolonisation (FADY, 2005). Contrairement à ce qu'on pourrait attendre, le taxon *C. brevifolia* endémique de l'île de Chypre et réduit à quelques populations de taille limitée présente une forte diversité

Photos 1 :

Cedrus atlantica dans son aire d'origine, Atlas (maroc) : à droite un peuplement bienvenant, à gauche un petit peuplement relique en compétition avec d'autres usages du sol : aurait-il la capacité de régénérer un couvert forestier si on lui laissait l'espace ?
Photos F. Lefèvre et F. Courbet.



génétique, identique voire légèrement supérieure à celle des autres populations de *C. libani* : ce taxon est plus vraisemblablement le résultat d'une divergence récente que la relique d'un taxon ancestral (BOU DAGHER-KHARRAT *et al.*, 2007 ; ELIADES *et al.*, 2011 ; KARAM *et al.*, 2019).

Au sein du groupe *C. libani*/*C. brevifolia*, toutes les études basées sur les marqueurs moléculaires convergent pour différencier très clairement un groupe de provenances du Liban et de Syrie et un groupe de provenances de Turquie auquel se rattache *C. brevifolia*. Au sein de *C. atlantica*, une structure hiérarchique est observée, avec une différenciation génétique entre les provenances d'Algérie et celles du Maroc et, au sein des provenances algériennes, une différenciation entre celles de l'Atlas Tellien et des Aurès, cette structure correspondant bien au scénario de l'évolution au Quaternaire déduit des données polliniques (CHEDDADI *et al.*, 2009 ; TERRAB *et al.*, 2008 ; KARAM *et al.*, 2019). La diversité génétique au sein de *C. deodara* est également structurée selon les origines géographiques, mais l'étude de cette structuration est encore récente (GINWAL *et al.*, 2020).

Facteurs des évolutions actuelles de la diversité génétique

Du fait de leur caractéristiques écologiques, les espèces du genre *Cedrus* ont des distributions fragmentées dans les massifs montagneux de leurs aires d'origine dans un contexte qui favorise les fluctuations de la diversité génétique : populations de taille parfois limitée, avec des ruptures de connectivité génétique par flux de pollen ou de graines, qui plus est dans le contexte Méditerranéen où les effets du changement climatique et des pressions anthropiques sont forts. Ainsi, la plus faible diversité génétique observée au sein de certaines populations de *C. libani* du Liban comparativement aux autres populations de la même espèce³ suggère un impact génétique de la fragmentation d'origine anthropique (FADY *et al.*, 2008). Des facteurs environnementaux sont aussi impliqués dans les dépérissements massifs récents observés dans certaines régions, notamment chez *C. atlantica* (voir article de O. Mhirit dans ce volume) : leur impact génétique est vraisemblable-

ment important mais n'a pas encore été étudié à notre connaissance.

Dans les zones d'introduction, c'est directement l'impact anthropique des modalités d'introduction qui détermine le niveau de diversité génétique, avec des situations diverses. Ainsi une population de *C. libani* du nord de la Turquie qui résulte vraisemblablement d'une introduction réalisée au III^e siècle avant notre ère présente une diversité génétique plus faible que les populations natives de la même espèce (FADY *et al.*, 2008), schéma classiquement attendu lors des introductions du fait d'un échantillonnage restreint des graines collectées pour le boisement. En revanche, une population française de *C. atlantica* issue d'une introduction au XIX^e siècle montre une diversité génétique supérieure à celle des populations de l'aire d'origine, ce qui s'explique par l'introduction d'un mélange de plusieurs provenances (LEFÈVRE *et al.*, 2004). Le peuplement du petit Luberon où *C. atlantica* fut introduit dans les années 1860 a la particularité d'avoir conservé des arbres représentant les générations successives depuis l'introduction, et l'étude dendrochronologique (étude des cernes) de ces arbres révèle une évolution rapide de la réponse au climat local d'une génération à l'autre (FALLOUR-RUBIO *et al.*, 2009).

Les caractéristiques biologiques des espèces conditionnent la réponse de leur diversité génétique aux perturbations démographiques, environnementales ou anthropiques. Une caractéristique biologique

3 - Si l'on veut distinguer les fluctuations génétiques actuelles (signal haute fréquence) des évolutions anciennes (signal basse fréquence), il est important de comparer la diversité génétique entre populations de la même espèce : pour détecter les signes d'une perte de diversité, le niveau de référence varie d'une espèce à l'autre.

Photo 2 :

Cedrus atlantica dans son aire d'introduction en France au XIX^e siècle, cédraie du Petit Luberon : arbre fondateur (à gauche), reconnaissable à ses dimensions et à ses grosses branches basses qui indiquent la faible densité de survivants après reboisement initial, et trois générations successives d'arbres qui constituent le peuplement actuel.

Photo INRAE URFM.



importante pour la dynamique évolutive est le système de reproduction, avec trois particularités mises en évidence chez *C. atlantica* (KROUCHI *et al*, 2004). La production de graines fluctue entre années de façon synchronisée entre arbres d'un même peuplement et de peuplements voisins d'une même région (on parle de « *masting* »). Par ailleurs, il existe une diversité de formes sexuelles, avec un continuum entre de rares individus fonctionnellement mâles (aucun cône femelle observé sur plusieurs années) et de rares individus fonctionnellement femelles (aucun chaton mâle observé), avec une majorité d'individus ayant les deux fonctions reproductrices en proportions relatives variées (et stables). Enfin, les contributions relatives de chaque arbre à la pluie de graines varient entre années ce qui donne plus de chance à chaque arbre de contribuer à la régénération efficace (à condition que la régénération cumule plusieurs années de graines !), augmentant ainsi la diversité génétique. Une production cyclique du pollen a été observée chez *C. deodara* (KHANDURI & SHARMA, 2009).

Une autre caractéristique importante est la forte capacité de dispersion des graines : chez *C. atlantica*, la distance moyenne de dispersion des graines est estimée à environ 200 m avec des dispersions possibles à bien plus longue distance (GERBER *et al*, 2003). Cette grande capacité de dispersion tend à homogénéiser la distribution de la diversité génétique dans l'espace au sein des peuplements, mais la discontinuité temporelle de l'installation de nouveaux semis, due aux fluctuations climatiques annuelles et combinée aux fluctuations annuelles de la reproduction, peut conduire à une structuration spatiale de la diversité génétique comme cela a été observé chez *C. brevifolia* (ELIADES *et al*, 2018).

Dans un peuplement de *C. atlantica*, un taux d'autofécondation moyen de 9.5% a été observé mais avec une grande variabilité entre arbres au sein du peuplement entre 0 et 48%, l'autofécondation conduisant à une légère baisse de vigueur des semis consanguins (FERRIOL *et al*, 2011) ; un taux d'autofécondation de 6% a été estimé chez *C. libani* (BILGEN *et al*, 2012).

Photos 3 :

Types sexuels chez *Cedrus atlantica* : sur la photo de gauche, l'arbre porte des cônes et des chatons mâles ; sur la photo de droite l'arbre de gauche ne porte que des cônes tandis que celui de droite ne porte que des chatons mâles.
Photos F. Lefèvre.



Actions de conservation et gestion durable des ressources génétiques des cèdres méditerranéens

La situation des ressources génétiques de cèdres est très variable autour de la Méditerranée. À l'est, *C. libani* est considéré comme « vulnérable » sur la Liste rouge des espèces établie par l'UICN (GARDNER 2013). Certains peuplements de *C. libani* sont menacés par le changement climatique mais, d'un autre côté, l'aire potentielle d'utilisation de l'espèce en plantation pourrait s'étendre (Lopez-Tirado *et al.*, 2021). Au Liban, comme en Syrie, on trouve essentiellement des peuplements reliques et l'effort de gestion est mis principalement sur des opérations de conservation et de restauration des peuplements (voir article de M. Bou Dagher-Kharrat dans ce volume p. 151). En Turquie, cette espèce est plus largement utilisée en plantation et ce sont alors les questions d'amélioration génétique et de gestion durable qui prédominent (BOYDAK 2003). *C. brevifolia* est également considérée comme « vulnérable » par l'UICN (CHRISTOU & GARDNER 2011) et, du fait de son caractère endémique et de son aire très restreinte sur un massif de l'île de Chypre, ce taxon fait l'objet d'un statut de protection particulier et de programmes de conservation spécifiques (voir article de N. Eliades dans ce volume p. 139).

À l'ouest du Bassin Méditerranéen, *C. atlantica* est considéré comme « en danger » dans son aire d'origine par l'UICN (THOMAS 2013) du fait de sa distribution très fragmentée, de l'observation de populations en déclin démographique résultant de pressions anthropiques et de dépérissements massifs d'origine multifactorielle (climat, parasites) notamment dans les peuplements des zones les plus xériques aux marges Sud de l'aire (LINARES *et al.* 2011). Des actions d'inventaire et de gestion des ressources génétiques sont entreprises (voir article de O. Mhirit dans ce volume p. 107). En France, la situation des ressources génétiques est atypique et intéressante pour trois raisons. D'une part, l'introduction lors des reboisements du programme RTM au milieu du XIX^e siècle s'est appuyée sur un mélange de plusieurs origines géographiques ce qui a renforcé la diversité génétique initiale. D'autre part, l'introduction s'est faite dans des conditions environnementales ayant provoqué une forte

mortalité et une sélection génétique au sein de cette diversité initiale (à des altitudes plus basses que dans l'aire d'origine, sur des sols érodés). Ces deux aspects, mélange génétique initial et environnement sélectif, sont à l'origine de processus évolutifs qui commencent à différencier une diversité génétique dans l'aire d'introduction après seulement quelques générations d'arbres (LEFÈVRE *et al.*, 2004). Enfin, la sylviculture de certaines cédraies historiques comme celle du Petit Luberon a conservé sur place un nombre important d'arbres fondateurs ainsi que les générations successives : ces cédraies combinent différentes valeurs, non seulement économique, esthétique et paysagère, mais aussi pour la connaissance en tant que situation exceptionnelle pour l'étude *in situ* des mécanismes d'évolution rapide chez les arbres forestiers dans un nouvel environnement, question de recherche fondamentale dans le contexte du changement climatique (KARAM, 2014).

Conclusion

Nous écrivions en préambule que peu d'équipes travaillent sur la diversité génétique des cèdres et que ces recherches sont plutôt récentes. Malgré cela, la connaissance se développe sur le sujet, s'appuyant aussi sur les outils les plus récents d'une discipline scientifique en plein essor. Les cèdres sont même proposés comme modèle d'étude des mécanismes micro-évolutifs chez les arbres. On peut donc s'attendre à ce que la connaissance continue de progresser rapidement sur la diversité génétique, les menaces et le potentiel évolutif de ces espèces.

La diversité génétique des cèdres et son évolution récente, intimement liée, directement ou indirectement, aux pratiques forestières et à l'usage des terres par les sociétés humaines en font une parfaite illustration de la notion de « ressource génétique » : ressource pour l'homme et pour l'écosystème. Les articles suivants de ce volume montrent aussi combien les cèdres illustrent parfaitement la diversité des « valeurs » que l'on peut associer aux ressources génétiques, bien au-delà des seules valeurs marchandes. On peut ainsi qualifier les cédraies de ressources précieuses à de multiples points de vue, mais aussi de ressources fragiles voire en danger notamment dans leur aire d'origine. Il est urgent de développer les actions

de conservation, restauration et gestion durable de ces ressources génétiques, la gestion durable pouvant être définie comme une gestion « par et pour » la diversité génétique.

Comme on l'a vu, les actions prioritaires à mener varient selon les régions, avec un certain découplage entre les zones d'origine à fort enjeu de conservation et de restauration et des zones d'utilisation à fort enjeu de gestion durable. On peut vraisemblablement penser que le contexte du changement climatique risque de renforcer les menaces dans les zones de conservation et, simultanément, étendre les zones d'utilisation (c'est déjà le cas en France où le Cèdre est identifié comme essence de diversification hors région Méditerranéenne). Il est donc essentiel d'établir des partages de connaissance, de savoir-faire, de ressources entre les acteurs de ces différentes zones. Une démarche solidaire en quelque sorte pour relever le grand défi de permettre aux cèdres de s'adapter, là où ce sera possible, tout en préservant la plus grande diversité génétique possible pour répondre aux besoins futurs que l'on ne peut prévoir.

F.L., B.F., M.B.K.

François LEFÈVRE
Bruno FADY
INRAE,
Ecologie des Forêts
Méditerranéennes,
URFM, Avignon
France

Magda BOU DAGHER-
KHARRAT
Faculté des Sciences
de l'Université Saint
Joseph, USJ, Beyrouth
Liban

Auteur
de correspondance :
francois.lefevre.2@
inrae.fr

Bibliographie

- Arbez M, Ferrandes P, Uyar N (1978). Contribution à l'étude de la variabilité géographique des cèdres. *Annales des Sciences Forestières* 35:265-284.
- Bariteau M (1992) Variabilité géographique et adaptation aux contraintes du milieu méditerranéen des pins de la section *halepensis* : résultats (provisoires) d'un essai en plantations comparatives en France. *Annales des Sciences Forestières* 49:261-276.
- Bariteau M, Ferrandes P (1992). Les cèdres. In: Gallais A, Bannerot H (eds) *Amélioration des Espèces Végétales Cultivées*, INRA Editions, Paris, France. pp 732-743.
- Bariteau M, Panetsos KP, M'Hirit O, Scaltsoyiannes A (1999) Variabilité génétique du Cèdre de l'Atlas en comparaison avec les autres cèdres méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne*, XX, 4, 175-190
- Bariteau M, Vauthier D, Pommery J, Rei F, Royer J (2007). Les meilleures provenances de cèdres pour le reboisement en France méditerranéenne. *Forêt Entreprise* 174: 21-26
- Bilgen BB, Kurt Y, Kaya N (2012) Mating system in natural populations of Taurus cedar (*Cedrus libani* A. Rich). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 36:379-387
- Bou Dagher-Kharrat M, Grenier G, Bariteau M, Brown S, Siljak-Yakovlev S, Savouré A (2001) Karyotype analysis reveals interspecific differentiation in the genus *Cedrus* despite genome size and base composition constancy. *Theor Appl Genet* 103:846-854
- Bou Dagher-Kharrat M, Mariette S, Lefèvre F, Fady B, March GG, Plomion C, Savouré A (2007) Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genet Genomes* 3:275-285
- Boydak M (2003) Regeneration of Lebanon cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) on karstic lands in Turkey. *For Ecol Manag* 178:231-243
- Cheddadi R, Fady B, François L, Hajar L, Suc JP, Huang K, Demarteau M, Vendramin GG, Ortu E (2009) Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from quaternary pollen records and modern genetic diversity. *J Biogeogr* 36:1361-1371
- Christou A, Gardner M (2011) *Cedrus libani* var. *brevifolia*. The IUCN red list of threatened species 2011:e.T34148A9844497
- Davis PH (1965) *Flora of Turkey and East Aegean Islands*. In: University Press, Edinburgh, pp 71-72
- Debazac EF (1964) *Manuel des conifères*. ENGREF, Nancy.
- Eliades NG, Gailing O, Leinemann L, Fady B, Finkeldey R (2011) High genetic diversity and significant population structure in *Cedrus brevifolia* Henry, a narrow endemic Mediterranean tree from Cyprus. *Plant Systematics and Evolution* 294:185-198.
- Eliades NG, Fady B, Gailing O, Leinemann L, Finkeldey R (2018) Significant patterns of fine-scale spatial genetic structure in a narrow endemic wind-dispersed tree species, *Cedrus brevifolia* Henry. *Tree Genet Genomes* 14:15
- Emberger L (1938) Contribution à la connaissance des cèdres et en particulier du Deodar et du Cèdre de l'Atlas. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale*, 18^e année, 198:77-92.
- Fabre JP (1988) Possibilités d'infestation par les pucerons : *Cedrobium laportei* Remaudière, *Cinara cedri* Mimeur (Homoptera, Lachnidae), chez le genre *Cedrus*. *Annales des Sciences Forestières* 45:125-140.
- Fady B (2005) Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? *Taxon* 54: 905-910.
- Fady B, Lefèvre F, Reynaud M, Vendramin GG, Bou Dagher-Kharrat M, Anzidei M, Pastorelli R, Savouré A, Bariteau M (2003) Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in *Cedrus* plantation forests. *Theor Appl Genet* 107:1132-1138
- Fady B, Lefèvre F, Vendramin GG, Ambert A, Régnier C, Bariteau M (2008) Genetic consequences of past climate and human impact on eastern Mediterranean *Cedrus libani* forests. Implications for their conservation. *Conserv Genet* 9:85-95.
- Fallour-Rubio D, Guibal F, Klein EK, Bariteau M, Lefèvre F (2009) Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology* 22:553-563.
- Ferriol M, Pichot C, Lefèvre F (2011). Variation of selfing rate and inbreeding depression among

- individuals and across generations within an admixed *Cedrus* population. *Heredity* 106:146-157.
- Gardner M (2013) *Cedrus libani* var. *libani*. In *The IUCN red list of threatened species* 2013:e.T42305A2970821
- Gerber S, Latouche-Hallé C, Lourmas M, Morand-Prieur ME, Oddou-Muratorio S, Schibler L, Bandou E, Caron H, Degen B, Frascaria-Lacoste N, Kremer A, Lefèvre F, Musch B (2003). Mesure directe des flux de gènes en forêt. Les Actes du BRG 4:349-368.
- Ginwal HS, Sharma R, Chauhan P, Rai KC, Barthwal S (2020). Chloroplast microsatellites reveal genetic diversity and population structure in natural populations of Himalayan Cedar (*Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don) in India. *Silvae Genetica* 69:86-93.
- Greuter W, Burdet HM, Long G (1984) Gymnospermae Dicotylidoneae (Acanthaceae – Gneoraceae). In: Med-Checklist 1. Pteridophyta. Edition de Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève, Geneva
- Karam MJ (2014). Approche moléculaire des mécanismes de micro-évolution chez une espèce d'arbre introduite, *Cedrus atlantica* Manetti. Thèse, SupAgro Montpellier, 224p.
- Karam MJ, Lefèvre F, Bou Dagher-Kharrat M, Pinosio S, Vendramin GG (2015) Genomic exploration and molecular marker development in a large and complex conifer genome using RADseq and mRNaseq. *Mol Ecol Resour* 15:601–612
- Karam MJ, Aouad M, Roig A, Bile A, Bou Dhagher-Kharrat M, Klein EK, Fady B, Lefèvre F (2019) Characterizing the genetic diversity of Atlas cedar and phylogeny of Mediterranean *Cedrus* species with a new routine multiplex of 16 SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 15:60-72.
- Khanduri VP, Sharma CM (2009) Cyclic pollen production in *Cedrus deodara*. *Sexual Plant Reproduction* 22:53-61.
- Krouchi F, Derridj A, Lefèvre F (2004) Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management* 197:181-189.
- Ladjal M, Deloche N, Huc R, Ducrey M (2007) Effects of soil and air drought on growth, plant water status and leaf gas exchange in three Mediterranean cedar species: *Cedrus atlantica*, *C. brevifolia* and *C. libani*. *Trees - Structure and Function* 21:201–213
- Lefèvre F, Fady B, Fallour-Rubio D, Ghosn D, Bariteau M (2004). Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. *Heredity* 93:542-550.
- Linares JC, Taïqui L, Camarero JJ (2011) Increasing drought sensitivity and decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Forests* 2:777–796
- Lopez-Tirado J, Vessella F, Stephan J, Ayan S, Schirone B, Hidalgo PJ (2021) Effect of climate change on potential distribution of *Cedrus libani* A. Rich in the twenty-first century: an ecological niche modeling assessment. *New Forests* 52:363-376.
- Panetsos KP, Christou A, Scaltsoyiannes A (1992) First analysis on allozyme variation in cedar species (*Cedrus* sp.). *Silvae Genetica*, 41(6), 339-342.
- Qiao CY, Ran JH, Li Y, Wang XQ (2007) Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany* 100:573-580.
- Sabatier S, Baradat P, Barthelemy D (2003) Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science* 60:19-29.
- Scaltsoyiannes A (1999) Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genetica* 48:61–68
- Terrab A, Hampe A, Lepais O, Talavera S, Vela E, Stuessy TF (2008) Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): combined molecular and fossil data reveal a complex quaternary history. *Am J Bot* 95:1262–1269
- Thomas P (2013) *Cedrus atlantica*. In *The IUCN red list of threatened species* 2013: e.T42303A2970716
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Weeb DA (1964) *Flora Europea*, vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Vidakovic M (1991) Conifers. In: Brekaló B (eds) *Morphology and variation*. Graficki Zavod, Hrvatske, pp 129–136

Photo 4 :
Greffes de cèdres
à Peyrat-le-Chateau.
Photo INRAE.



Résumé

Cet article fait la synthèse des connaissances sur la diversité génétique des cèdres. Du point de vue de la phylogénie du genre *Cedrus*, les études génétiques différencient clairement une espèce himalayenne, *C. deodara*, et deux espèces méditerranéennes, *C. atlantica* à l'Ouest et *C. libani* à l'Est à laquelle se rattache *C. brevifolia*. Ce dernier taxon mérite néanmoins d'être identifié comme tel du point de vue de la gestion et de la conservation des ressources génétiques. Les cèdres sont des espèces de montagne, leur distribution fragmentée du fait de la topographie, dans certains cas renforcée par les impacts humains, façonne la diversité génétique au sein de chacune des espèces. Différents mécanismes conduisent à une évolution de la diversité génétique des cèdres, tant dans leurs aires d'origine que dans les zones d'introduction : on en voit par exemple les premiers signes chez le cèdre de l'Atlas introduit en France. Les cèdres représentent des ressources génétiques de grande « valeurs » (au sens large, marchandes et non marchandes, pour l'homme et pour l'écosystème) pour les forêts méditerranéennes. Ces ressources génétiques peuvent être menacées dans leur aire d'origine, tandis que l'intérêt pour leur utilisation s'accroît dans les zones d'introduction, notamment en France comme essence de diversification face au changement climatique. Des actions de conservation et de gestion durable de ces ressources génétiques sont donc nécessaires dans les aires d'origine et dans les zones d'introduction.

Summary

The genetic diversity of cedars

This article gives an overview of current knowledge about the genetic diversity of cedars. Concerning the phylogeny of the *Cedrus* genus, genetic studies quite clearly differentiate a Himalayan species, *C. deodara*, and two Mediterranean species, *C. atlantica* to the west and *C. libani* to the east, to which latter species *C. brevifolia* is attached. This last taxon should nevertheless be identified apart as regards its management and the conservation of genetic resources. Cedars are mountain-dwellers ; their fragmented distribution, deriving from the topography and reinforced in some areas by human impact, has conditioned the genetic diversity within each species. Various mechanisms have led to the evolution of this genetic diversity, as much in the cedars' original habitats as in the areas where they have been introduced : for example, indications of such changes have been observed in the Atlas stands planted in France. For Mediterranean forests, cedars represent genetic resources of great worth i.e. « value » in the word's broadest meaning - commercial and non-commercial, both for man and for ecosystems. Whereas such genetic resources can be under threat in their original areas, in their zones of introduction, notably in France, the advantage in using them as species for diversification in the face of climate change will increase. Action for the conservation and sustainable management of these genetic resources is thus necessary in their areas of origin and in their zones of introduction.