



HAL
open science

Contribution à l'étude de la variabilité chez le cèdre de l'Atlas au Maroc

Nezha El Bakkali

► **To cite this version:**

Nezha El Bakkali. Contribution à l'étude de la variabilité chez le cèdre de l'Atlas au Maroc. Sylviculture, foresterie. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah de Fès (Maroc), 2020. Français. NNT : . tel-03773145

HAL Id: tel-03773145

<https://hal.science/tel-03773145>

Submitted on 8 Sep 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



N° d'Ordre : 15/2020

Formation Doctoral : Ressources Naturelles Environnement et Développement Durable – (RNE2D)

Discipline : Biologie

Spécialité : Gestion et Valorisation des Bioressources

Laboratoire : Biotechnologie, Environnement, Agroalimentaire et Santé (LBEAS)

THESE DE DOCTORAT

Présentée par
El Bakkali Nezha

Contribution à l'étude de la variabilité chez le cèdre de l'Atlas au Maroc

Soutenue le 27 / 02 / 2020 devant le jury composé de :

<i>Pr. Yamina Msatef</i>	<i>FSDM- Fès</i>	<i>Présidente</i>
<i>Pr. Hamid Mazouz</i>	<i>FS- Meknès</i>	<i>Rapporteur</i>
<i>Pr. Laila Nassiri</i>	<i>FS- Meknès</i>	<i>Rapporteuse</i>
<i>Pr. Amina Bari</i>	<i>FSDM- Fès</i>	<i>Rapporteuse</i>
<i>Pr. Meryem Benjelloun</i>	<i>FST- Fès</i>	<i>Examinatrice</i>
<i>Pr. Mohammed Bendriss Amraoui</i>	<i>FSDM- Fès</i>	<i>Directeur de thèse</i>

Résumé

Introduction: Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) G.Manetti ex Carrière) est une espèce endémique des montagnes du Maroc et de l'Algérie ; essence résineuse noble par excellence qui suscite l'intérêt à plusieurs égards. En effet, par sa bonne production en bois d'œuvre de qualité remarquable, sa longévité et sa résistance à la compression, il constitue une source vitale des populations et assure une activité économique considérable. Cette ressource naturelle très importante est malheureusement menacée par plusieurs facteurs de dépérissement dont l'activité anthropique et l'évolution rapide du climat vers la sécheresse.

Objectif : L'objectif de cette thèse vise l'identification des caractères morphologiques et anatomiques adaptatifs permettant de discriminer entre les populations du cèdre Marocaines distantes géographiquement.

Matériels et Méthodes : Ce travail a été réalisé sur plusieurs étapes :

- La première étape est une étude préliminaire consiste en un test des traits morpho-anatomiques des aiguilles reconnues discriminant des espèces de conifères chez le cèdre de l'Atlas et la recherche des nouveaux caractères pour bien cerner la variabilité au sein du cèdre de l'Atlas. Cette étude est faite dans les forêts naturelles du Moyen Atlas central.
- La deuxième étape est l'analyse de la variation des traits morphologiques et anatomiques intra et inter-populations du *Cedrus atlantica* dans les Atlas marocains et la recherche de la liaison entre la variation de ces traits avec la géographie et les conditions environnementales. Elle a été réalisée au niveau de quatre populations du cèdre de l'Atlas situées dans le Moyen Atlas central, le Moyen Atlas oriental et le Haut Atlas.
- La troisième étape est la réalisation d'une étude de la variation de certains caractères adaptatifs des aiguilles du cèdre de l'Atlas à travers l'étude de trois populations dans le Moyen Atlas central présentant des conditions environnementales différentes et des niveaux de diversité génétiques différents.
- La quatrième étape est la réalisation d'une étude morphométrique effectuée sur quinze caractères morpho-anatomiques de l'aiguille du cèdre de l'Atlas dans quatre populations naturelles dans les montagnes du Moyen et du Haut Atlas.

Les analyses statistiques utilisées dans les cinq étapes de l'étude ont été faites par le logiciel SPSS. V 20.

Résultats : Dans un premier temps, l'étude préliminaire a permis de dégager des informations sur les traits anatomiques des aiguilles du cèdre de l'Atlas, et de nous aider à mieux comprendre et poursuivre notre étude. La deuxième étape était l'évaluation de l'influence de

la variation géographique sur la morphologie et l'anatomie des aiguilles du *Cedrus atlantica*. Cette évaluation a montrée des variations intra et inter populations significatives pour le nombre de lignes stomatiques, la longueur de l'aiguille, la largeur de l'aiguille, l'épaisseur de la cuticule, le nombre des aiguilles par rosette. Ce résultat a révélé au moins trois caractères séparant significativement les populations et a individualisé trois groupes principaux. La troisième étape était l'étude de la variation de certains caractères adaptatifs des aiguilles du cèdre. Elle a montré que le nombre d'aiguilles/rosette, la longueur et la largeur de l'aiguille présentent la plus grande variation avec le test de Tukey. L'analyse discriminante a révélé que le nombre d'aiguilles/rosette, la longueur de l'aiguille et l'aire du cylindre central sont des caractères hautement discriminants entre les populations d'Azrou et d'Ifrane et confirment leur isolement. Ces adaptations des traits morphologiques et anatomiques des aiguilles du cèdre de l'Atlas des régions d'Azrou et d'Ifrane se sont révélées en harmonie avec leur spécificité génétique révélée précédemment. La dernière étape était l'étude comparative de la variabilité des aiguilles des populations du Moyen et du Haut Atlas. Les résultats de cette étude a montré que la longueur de l'aiguille (NI), la largeur du cylindre central (Bw) et la hauteur de la paroi de la cellule de l'hypoderme (Ht) discriminent les populations Aït Oufella (en bordure sud du Moyen Atlas) et Aït Ayach (Haut Atlas) des deux autres populations Moudemame et Tamrabta (Moyen Atlas). Ces populations confirment l'existence de deux écotypes distincts génétiquement de *C. atlantica* géographiquement distants dans les montagnes de l'Atlas du Maroc. L'écotype appartenant à Aït Oufella et Aït Ayach confère à cette espèce une place de choix dans les projets de revalorisation des populations méditerranéennes, en particulier sur les zones semi-arides.

Conclusion : Les résultats de cette étude démontrent que les traits morphologiques et anatomiques des aiguilles permettant l'évaluation de la diversité intra et inter-population chez le cèdre de l'Atlas Marocain. Ils ont aussi une importance capitale dans les programmes de sélection ainsi que dans les études relatives à la microévolution du genre *Cedrus* au Maroc.

Mots clés : Aiguille ; Anatomie ; Cèdre de l'Atlas ; Morphologie ; Géographie ; Population ; Variabilité.

Abstract

Background: Atlas cedar (*Cedrus atlantica* (Endl.) G. Manetti ex Carrière) is an endemic species from the mountains of Morocco and Algeria; Noble resinous essence par excellence which arouses interest in several respects. Indeed, by its good production of remarkable quality lumber, its longevity and its resistance to compression, it constitutes a vital source of the populations and ensures a considerable economic activity. This very important natural resource is unfortunately threatened by several wasting factors including anthropogenic activity and the rapid evolution of the climate towards drought.

Aim: The objective of this thesis aims to identify the adaptive morphological and anatomical characters allowing to discriminate between the populations of cedar Moroccan geographically distant.

Materials and Methods: This work was carried out over several steps:

- The first step is a preliminary study consists of a test of the morpho-anatomical features of recognized needles discriminating coniferous species in the Atlas cedar and the search for new characters to properly understand the variability within the Atlas cedar. This study is done in the natural forests of the central Middle Atlas.
- The second step is the analysis of the variation of the intra and inter-populations morphological and anatomical features of *Cedrus atlantica* in the Moroccan Atlas and the search for the link between the variation of these traits with geography and environmental conditions. It was carried out at the level of four populations of Atlas cedar located in the central Middle Atlas, the Middle Eastern Atlas and the High Atlas.
- The third step is to carry out a study of the variation of certain adaptive characters of Atlas cedar needles through the study of three populations in the central Middle Atlas with different environmental conditions and distinct levels of genetic diversity.
- The fourth stage is the realization of a morphometric study carried out on fifteen morpho-anatomical characters of the needle of the Atlas cedar in four natural populations in the mountains of the Middle and High Atlas.

The statistical analyzes used in the five stages of the study were done by SPSS software. V 20.

Results: First, the preliminary study made it possible to extract information on the anatomical features of the Atlas cedar needles, and to help us better understand and continue our study. The second step was to assess the influence of geographic variation on the morphology and anatomy of the needles of *Cedrus atlantica*. This evaluation showed significant intra and inter

populations variations for the number of stomatal lines, the length of the needle, the width of the needle, the thickness of the cuticle, the number of needles per rosette. This result revealed at least three characteristics that significantly separated the populations and identified three main groups. The third step was to study the variation of certain adaptive characters of cedar needles. It showed that the number of needles/rosette, the length and the width of the needle show the greatest variation with the Tukey test. The discriminant analysis revealed that the number of needles/rosette, the length of the needle and the area of the central cylinder are highly discriminating characters between the populations of Azrou and Ifrane and confirm their isolation. These adaptations of the morphological and anatomical traits of the cedar needles of the Atlas of the Azrou and Ifrane regions were found to be in harmony with their genetic specificity previously revealed. The last step was the comparative study of the variability of needles in the populations of the Middle and High Atlas. The results of this study showed that the length of the needle (NI), the width of the central cylinder (Bw) and the height of the wall of the hypodermic cell (Ht) discriminate the Aït Oufella populations (at the edge south of the Middle Atlas) and Aït Ayach (High Atlas) of the two other populations Moudemame and Tamrabta (Middle Atlas). These populations confirm the existence of two genetically distinct ecotypes of *C. atlantica* geographically distant in the Atlas mountains of Morocco. The ecotype belonging to Aït Oufella and Aït Ayach gives this species a special place in projects to revalue Mediterranean populations, in particular in semi-arid areas.

Conclusion: The results of this study demonstrate that the morphological and anatomical characters of the needles allowing the assessment of intra and inter-population diversity at Atlas cedar in Morocco. They are also of paramount importance in breeding programs as well as in studies relating to the microevolution of the genus *Cedrus* in Morocco.

Key Words: Needle; Anatomy; Atlas cedar; Morphology; Geography; Population; Variability.

Remerciements

Je tiens à remercier vivement, mon directeur de thèse, le **Professeur Mohammed Bendriss Amraoui**, pour l'intérêt qu'il a toujours porté à mon travail et tout l'effort qu'il a fourni pour que j'arrive à l'aboutissement de cette thèse.

Mes vifs remerciements vont aussi à Monsieur le Doyen Mohammed Benlemlih et au staff administratif du centre d'Etudes Doctorales de la Faculté des Sciences Dhar Mahraz de Fès dans laquelle j'étais formée durant ces années.

Je remercie infiniment les membres de jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail. Je remercie Monsieur le **Professeur Hamid Mazouz**, Madame le **Professeur Laila Nassiri** et Madame le **Professeur Amina Bari** qui ont accepté de juger ce travail en tant que rapporteurs, Merci pour votre disponibilité.

Je remercie chaleureusement Madame le professeur **Meryem Benjelloun** de m'avoir fait l'honneur d'examiner ce travail de thèse.

Je remercie également Madame le **Professeur Yamina Msatuf** pour avoir accepté de présider ce jury. Veuillez trouver ici, l'expression de ma profonde gratitude.

Enfin, mais avant tout, mes remerciements les plus sincères vont à mes chers parents, à mes frères et mes sœurs qui me soutiennent depuis toujours et dans toutes les circonstances. À mes amis (es) et collègues, je vous suis extrêmement reconnaissante du soutien reçu dans les moments faciles et plus difficiles.

Valorisation scientifique

Cette thèse a donné lieu aux publications scientifiques suivantes :

Articles publiés :

- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas. Acta Soc Bot Pol. 2018;87(3):3591. <https://doi.org/10.5586/asbp.3591>

Articles soumis :

- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Some resin canal and endoderm sclerenchyma cell types of needle distinguish *Cedrus atlantica* populations in Morocco. Soumis à Trees-Structure and Function.

Articles en cours de correction :

- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Needle structure highlights ecological adaptability and micro-evolution of natural populations of *Cedrus atlantica* in Morocco. Soumis à Ecologia mediterranea.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Morphological and anatomical variations of needle characters of *Cedrus atlantica* (Endl.) G.Manetti ex Carrière identify two ecotypes in Morocco. Soumis à Dendrobiology.

Communications orales :

- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Étude des cellules sclérenchymateuses dans l'aiguille du cèdre du Moyen Atlas Marocain. Journée scientifique : Biotechnologie et Valorisation des Phyto-ressources, à la FSDM, Maroc, 25 Décembre 2017.
- **El Bakkali N**, Lyamoudi A, El-Mousaddak S, Saouab F.Z, Chakri M, Bendriss Amraoui M. Variation Géo-climatique au métabolisme de l'azote du cèdre. Journée nationale : Impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes, à la FST de Fès, Maroc, 23 Novembre 2016.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M., Janati Idrissi A. Variabilité morphologique et anatomique des aiguilles du cèdre de l'Atlas dans le Moyen Atlas karstique. Colloque National Karst et Développement Territorial, à la Faculté Polydisciplinaire de Taza, Maroc, 24-25 Novembre 2015.

Communications affichées :

- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Variation morphologique de l'aiguille du cèdre au Moyen Atlas central. Journée scientifique : Biotechnologie et Valorisation des Phytoressources, à la FSDM, Maroc, 25 Décembre 2017.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Etude de la variabilité morphologique de l'aiguille du cèdre au Moyen Atlas central. Deuxième forum du Pôle de Biotechnologie, à la FSDM, Maroc, 20 Décembre 2016.
- **El Bakkali N**, Lyamoudi A, El Amrani B, Senghor C, Zaouri S, Zarhmoul S, Bendriss Amraoui M. Variation Géo-climatique au métabolisme du carbone du cèdre. Journée nationale : Impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes, à la FST de Fès, Maroc, 23 Novembre 2016.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Le changement climatique affecte la morphologie et l'anatomie des aiguilles du cèdre. Colloque International : Les changements climatiques : quelles stratégies pour un développement durable ? À la FSDM, Maroc, 2-3 Novembre 2016.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Morphologie et anatomie du cèdre de l'Atlas des différents habitats. Premier Congrès International des études sur l'eau et l'environnement, à ENSA d'Al Hoceima, Maroc, 21-22 Avril 2016.
- **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Evolution des canaux résinifères dans les aiguilles du cèdre. Premier Congrès International des études sur l'eau et l'environnement, à ENSA d'Al Hoceima, Maroc, 21-22 Avril 2016.
- **El Bakkali N**, Saouab F.Z., Bendriss Amraoui M. L'aiguille du cèdre module sa morphologie et non son anatomie au changement de la nature de la roche mère au moyen Atlas. Congrès international : Biotechnologie au service de la société, à la FST de Fès, Maroc, 22-24 Octobre 2015.

Contribution aux autres communications

- Saouab F.Z., **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Influence de la lumière sur la croissance des aiguilles chez *Cedrus Atlantica* L. **Communication orale.**
Journée nationale : Impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes à la FST de Fès, Maroc, 23 Novembre 2016.

- Lyamoudi A., **El Bakkali N**, Bendriss Amraoui M. Interactions des champignons Ectomycorrhizienne Saprophytes affecte la régénération et la croissance de *Cedrus atlantica* L. Manetti en peuplement naturel. **Communication orale.**

Journée nationale : Impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes à la FST de Fès, Maroc, 23 Novembre 2016.

- Saouab F.Z., **El bakkali N.**, Zaouri S., Bendriss Amraoui M. La lumière affecte le cycle de vie des aiguilles de *Cedrus atlantica* L. Manetti en peuplement naturel. **Communication affichée.**

Congrès international : Biotechnologie au service de la société, à la FST de Fès, Maroc, 22-24 Octobre 2015.

Listes des illustrations par partie

Partie I : Aperçu bibliographique

Liste des figures :

Figure 1. Aire du cèdre autour du bassin méditerranéen (Derridj, 1990), modifiée.....	4
Figure 2. Aire de répartition du cèdre de l'Atlas (M'Hirit, 1999).....	6
Figure 3. Représentation d'un arbre de cèdre Rameau (1), Cône (2), Ecorce (3), Jeune cèdre (4) et d'un cèdre âgé (5).	13
Figure 4. Description des caractères étudiés par Arbez et al. (1978), modifiée	16
Figure 5. Le modèle de dépérissement des arbres forestiers (Zine El abidine, 2003).	28

Liste des tableaux :

Tableau 1. Caractères botaniques et biologiques des quatre espèces du cèdre (Farjon, 1990 et Toth, 2005)	4
Tableau 2. Caractéristiques ombrothermiques des différents blocs de cédraies naturelles du Maghreb (M'hirit, 1994).....	8

Partie II : Zone d'étude

Liste des figures :

Figure 1. Localisation du Moyen Atlas	30
Figure 2. Carte du Nord du Maroc montrant les grands domaines structuraux (a) ; Carte géologique simplifiée du Moyen Atlas et les structures autour (b) (Harmand et Moukadiri, 1986).....	31
Figure 3. Formations végétales du Moyen Atlas central (Lecompte, 1986).....	32
Figure 4. Subdivision dans le domaine atlasique (Piqué et al. 2007)	34
Figure 5. Localisation des placettes d'étude (cercles en rouge) dans le Moyen Atlas central et oriental.....	36
Figure 6. Localisation des placettes d'étude (cercles en rouge) dans la bordure sud du Moyen Atlas (1) : placette d'Aït Oufella et du Haut Atlas oriental (2) : placette d'Aït Ayach.	37

Partie III : Expérimentation

Chapitre I. Mise en évidence des caractères morpho-anatomiques chez le cèdre de l'Atlas

Liste des figures :

Figure 1. Section transversale présentant les principaux constituants anatomiques d'une aiguille du cèdre de l'Atlas	42
Figure 2. Etapes de préparation des sections transversales avec la méthode de coupe à main levée	42
Figure 3. Coefficient de variation des caractères étudiés pour les aiguilles du cèdre de l'Atlas. a : Caractères morpho-anatomiques étudiés ; b : Caractères anatomiques liés aux canaux résinifères. Les acronymes sont décrits dans le tab. 1.....	44

Liste des tableaux :

Tableau 1. Caractères des aiguilles analysées.....	41
Tableau 2. Analyse descriptive des caractères des aiguilles du cèdre de l'Atlas étudiés dans le Moyen Atlas. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1.....	43

Chapitre II. La structure de l'aiguille met en évidence l'adaptabilité écologique et la microévolution des populations naturelles de *Cedrus atlantica* au Maroc

Liste des figures :

Figure 1. Diagramme de dispersion des deux premières coordonnées principales (C ₁ et C ₂) de l'ACP pour les traits étudiés dans les quatre populations de <i>Cedrus atlantica</i>	55
Figure 2. Relations entre les populations du <i>Cedrus atlantica</i> (A : Aït Ayach, T : Tazekka, O : Aït Oufella et M : Moudemame) sur les distances euclidiennes les plus courtes par rapport aux caractéristiques morphologiques et anatomiques des aiguilles.....	56

Liste des tableaux :

Tableau 1. Localisation et caractéristiques géographiques des populations étudiées du cèdre de l'Atlas au Maroc. T : température moyenne annuelle, Tmax : température moyenne maximale, Tmin : température moyenne minimale, P : précipitation moyenne annuelle.	50
Tableau 2. Caractères morphologiques et anatomiques étudiés.....	50
Tableau 3. Statistique descriptive des caractères analysés. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1 et Tab. 2	52
Tableau 4. ANOVA à un facteur pour les caractères de l'aiguille dans les populations étudiées du cèdre de l'Atlas. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 2.....	53
Tableau 5. Différence entre les caractères analysés des aiguilles des populations étudiées avec le test de Tukey (*P \geq 0,01; **P \geq 0,05). Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1 et Tab. 2.....	53
Tableau 6. Coefficient de corrélation de Pearson entre les paires de caractères étudiés. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 2.....	54
Tableau 7. Valeurs des coefficients de corrélation de Pearson entre les caractères des aiguilles et les facteurs géologiques et météorologiques (latitude, longitude, altitude, précipitations moyennes annuelles (P) et températures moyennes annuelles (T)). Les valeurs significatives sont représentées par P < 0,05 : * et P < 0,01 : **. Les acronymes sont décrits dans le tab. 2	54
Tableau 8. Chargements sur les trois premières composantes d'ACP	55

Chapitre III. Recherche des caractères d'adaptation de *Cedrus atlantica* Manetti dans le Moyen Atlas Marocain

Liste des figures :

Figure 1. Distribution et localisation des populations échantillonnées (Mou : Moudemame ; Kha : Kharzouza et Tam : Tamrabta). Les lignes pointillées délimitent les aires de répartition naturelles de <i>C. atlantica</i> en Afrique du Nord.	64
Figure 2. Diagramme climatique de la région d'Ifrane (a) [3] et de la région d'Azrou (b) [4] au cours de l'année 2012	65
Figure 3. Caractères mesurés de la section de l'aiguille. Hd- hypoderme ; Mp- mésophylle ; Cc- cylindre central ; Sc- Cellules sclérenchymateuses ; Vb- bandes vasculaires ; Nw- largeur de l'aiguille.....	65
Figure 4. Sections transversales des aiguilles : (a,b): Kha ; (c,d): Mou ; (e,f): Tam, avec un grossissement de x40 (a,c, et e) et de x100 (b, d, f).	68
Figure 5. Dispersion des individus des populations étudiées du <i>C. atlantica</i> dans les deux premiers axes discriminants (U_1 , U_2).....	70

Liste des tableaux :

Tableau 1. Conditions environnementales des populations échantillonnées de <i>C. atlantica</i> Manetti dans les régions d'Azrou et d'Ifrane	64
Tableau 2. Statistiques descriptives des caractères morphologiques analysés des aiguilles échantillonnées dans les trois populations	66
Tableau 3. Statistiques descriptives des caractères anatomiques analysés des aiguilles échantillonnées dans les trois populations. Les valeurs des surfaces doivent être multipliées par $10^3 \mu\text{m}^2$	67
Tableau 4. Valeurs de coefficient de corrélation de <i>Pearson</i> entre les caractères des aiguilles des trois populations	69
Tableau 5. Valeur <i>P</i> de comparaison multiple par le test de Tukey pour les 10 caractères des aiguilles des trois populations du <i>Cedrus atlantica</i>	70

Chapitre IV. Caractérisation morpho-anatomique des aiguilles de *Cedrus atlantica* du Moyen et Haut Atlas Marocain

Liste des figures :

Figure 1. Localisation des populations étudiées : Moudemame (M) ; Tamrabta (T) ; Aït Oufella (O) et Aït Ayach (A). Les lignes pointillées délimitent les aires de répartition naturelles de <i>C. atlantica</i> en Afrique du Nord.....	79
Figure 2. Caractères mesurés de la section de l'aiguille. A (Nh – hauteur de la section de l'aiguille ; Bw – largeur du cylindre central ; Bh – hauteur du cylindre central) ; B (Cw – largeur du canal résinifère) ; Ch – hauteur du canal résinifère ; Dy – distance entre le canal résinifère et la bande vasculaire) ; C (Ct – épaisseur de la cuticule ; Ew – largeur de la cellule épidermique ; Eh – hauteur de la cellule épidermique ; Hh – hauteur de la cellule	

hypodermique ; Hw – largeur de la cellule hypodermique ; Ht – épaisseur de la paroi du cellule hypodermique ; D (Ce – hauteur de la cellule endodermique), S1= 4000 μm	81
Figure 3. Dispersion des individus des populations étudiées du <i>C. atlantica</i> sur les deux premiers axes discriminants (U_1, U_2).....	86
Figure 4. Relations entre les populations du <i>Cedrus atlantica</i> (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A) sur les distances euclidiennes les plus courtes des caractéristiques morphologiques et anatomiques des aiguilles.....	86

Liste des tableaux :

Tableau 1. Caractéristiques de quatre populations échantillonnées de <i>C. atlantica</i> sur les transects du Moyen au Haut Atlas Marocain.....	80
Tableau 2. Description statistique des caractères analysés de <i>Cedrus atlantica</i> (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A)	83
Tableau 3. Valeur <i>P</i> du test de Tukey à comparaisons multiples pour les 15 caractères d'aiguilles des quatre populations de <i>Cedrus atlantica</i> (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A).....	84
Tableau 4. Pouvoir de discrimination (λ : Lambda de Wilks. <i>P</i> : signification de λ) entre les caractères analysés des aiguilles des populations étudiées.....	85

Liste des abréviations

ACP : Analyse en composante principale

ADN : Acide désoxyribonucléique

AFLP : Polymorphisme de longueur des fragments amplifiés

ANOVA : Analyse de la variance

cpSSR : Répétition de séquence simple de chloroplaste

Csa : Climat tempéré chaud à été chaud et sec

Csb : Climat tempéré chaud avec été sec

D²_{SH} : Valeurs moyennes des distances par paires

FAO : Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

F_{ST} : Distances génétiques

GC : Guanine-cytosine

HCEFLCD : Haut Commissaire aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification

IDH : Isocitrate dehydrogenase

LAP : Leucine aminopeptidase

MDH : Malate dehydrogenase

PGI : Phosphoglucose isomerase

RAPD : ADN polymorphique amplifié de façon aléatoire

trnH-psbA : Espaceur intergénique

6PGD : 6-Phosphogluconate déhydrogenase

Sommaire

Introduction générale	1
------------------------------------	---

Partie I : Aperçu bibliographique

I. Biogéographie du cèdre	3
I.1. Historique et taxonomie du genre <i>Cedrus</i>	3
I.2. Aire de répartition du cèdre	3
I.2.1. Aire naturelle	3
I.2.1.1. Dans le bassin Méditerranéen	3
I.2.1.2. En Afrique du nord.....	4
I.2.2. Aire d'introduction.....	6
I.3. Ecologie du cèdre de l'Atlas.....	7
I.3.1. Répartition en altitude.....	7
I.3.1.1. En Algérie	7
I.3.1.2. Au Maroc	7
I.3.2. Exigences bioclimatiques.....	7
I.3.3. Exigences édaphiques	9
I.3.4. Groupements végétaux du cèdre de l'Atlas	9
I.3.5. Associations mycorhiziennes.....	10
II. Biologie du cèdre.....	12
II.1. Croissance des peuplements	12
II.1.1. Arbre	12
II.1.2. Branches.....	13
II.1.3. Distribution foliaire dans l'arbre.....	14
II.2. Morphologie et anatomie des aiguilles	15
II.2.1. Description morphologique et anatomique des aiguilles	15
II.2.2. Utilisation de la morphologie et de l'anatomie des aiguilles dans la distinction des espèces de <i>Cedrus</i>	17
II.3. Régénération du cèdre	19
III. Ecophysiologie du cèdre	20
III.1. Réaction à la sécheresse	20
III.2. Comportement au stress thermique	22

III.3. Comportement vis-à-vis des attaques fongiques	23
IV. Variabilité génétique du cèdre	23
V. Dépérissement des cédraies au Maroc.....	26
V.1. Problèmes du dépérissement	26
V.2. Causes du dépérissement.....	26
V.2.1. Facteurs abiotiques	26
V.2.2. Facteurs biotiques	27
V.2.3. Coupe excessive	27
VI. Conclusion.....	28

Partie II : Zone d'étude

II.1. Localisation de la cédraie d'étude	29
II.1.1. Aperçu sur les massifs du Moyen Atlas	29
II.1.1.1. Reliefs	29
II.1.1.2. Végétation.....	31
II.1.1.3. Climat.....	32
II.1.2. Aperçu général sur le Haut Atlas Oriental.....	33
II.1.2.1. Reliefs	33
II.1.2.2. Végétation.....	34
II.1.2.3. Climat.....	35
II.2. Aperçu méthodologique global	35
II.3. Analyse statistique des résultats	37

Partie III : Expérimentation

Chapitre I. Mise en évidence des caractères morpho-anatomiques chez le cèdre de l'Atlas.....	39
I.1. Résumé.....	39
I.2. Introduction.....	39
I.3. Matériels et méthodes	40
I.4. Résultats.....	42
1.4.1. Observations microscopiques	42

I.4.2. Etude de la variation des caractères morpho-anatomiques dans les aiguilles de <i>Cedrus atlantica</i>	43
I.5. Discussion	45

Chapitre II. La structure de l'aiguille met en évidence l'adaptabilité écologique et la microévolution des populations naturelles de *Cedrus atlantica* au Maroc.....47

II.1. Résumé	47
II.2. Introduction	47
II.3. Matériel et méthodes	50
II.3.1. Échantillonnage et mesures	50
II.3.2. Analyse des données	51
II.4. Résultats.....	51
II.4.1. Variabilité intra-population.....	51
II.4.2. Variabilité inter-populations	52
II.4.3. Structure géographique des caractères étudiés	53
II.5. Discussion.....	56

Chapitre III. Recherche des caractères d'adaptation de *Cedrus atlantica* Manetti dans le Moyen Atlas Marocain.....60

III.1. Résumé	60
III.2. Introduction	60
III.3. Matériels et méthodes.....	62
III.4. Résultats	66
III.5. Discussion	70

Chapitre IV. Caractérisation morpho-anatomique des aiguilles de *Cedrus atlantica* Manetti du Moyen et du Haut Atlas Marocain75

IV.1. Résumé.....	75
IV.2. Introduction.....	75
IV.3. Matériels et méthodes	77
IV.3.1. Échantillonnage et mesures	77
IV.3.2. Analyses statistiques.....	78
IV.4. Résultats	82

IV.4.1. Variation intra-population	82
IV.4.2. Différenciation inter-population.....	84
IV.5. Discussion	87
Conclusions générales et recommandations	91
Références bibliographiques	93
Annexes	118

Introduction générale

Le genre *Cedrus* est considéré comme étant le plus ancien après le genre *Pinus* (Gaussen, 1967). C'est l'un des onze genres communément admis dans la famille des Pinacées (Farjon, 2001) et comprend quatre espèces : *Cedrus deodara*, *Cedrus libani*, *Cedrus brevifolia* et *Cedrus atlantica* (Endl.) G.Manetti ex Carrière avec une distribution très isolée dans l'Himalaya circum-méditerranéenne et occidentale (Farjon, 1990 ; Farjon, 2001).

Plusieurs études indiquent l'origine Nord-Est asiatique du *Cedrus*, un groupe de plantes horticoles très important économiquement et écologiquement, et montrent que toutes les espèces de *Cedrus*, appartenant à la fois aux régions méditerranéenne et himalayenne, étaient beaucoup plus largement réparties dans la zone de haute latitude entre Europe, Asie et Afrique avant de migrer en Afrique du Nord à la fin du Tertiaire (Charco, 2001 ; Manzi, 2011). Cette rétraction de la zone de distribution de ce genre et la formation des disjonctions dans sa gamme s'est produite en tant que résultat de l'augmentation du refroidissement climatique (Jasińska et al., 2013). L'isolement croissant entre les populations de cèdres de l'Ouest, Est-Méditerranée et de l'Asie centrale étaient probablement une raison pour la formation de taxons actuels (Jasińska et al., 2013).

En Afrique du Nord, le cèdre de l'Atlas, depuis son existence forme une source vitale des populations et assure une activité économique importante, du fait de ses qualités remarquables : sa résistance à la compression sa bonne production de bois et sa longévité (Benhalima, 2004). Le cèdre de l'Atlas est maintenant distribue en cinq groupes inégaux, fragmentés en régions géographiques distinctes. Au Maroc, la plus grande surface est localisée au Moyen et Haut Atlas (116 000 ha) et le second dans le Rif (15 000 ha). En Algérie, son superficie naturelle n'occupe qu'environ 33 000 ha de l'Atlas tellien et 17 000 ha de Massif des l'Aurès (Ezzahiri et Belghazi, 2000).

Depuis le début des années 1980, le cèdre connaît un dépérissement préoccupant, diffus ou concentré, responsable d'un recul de ses peuplements. Le dépérissement atteint des proportions anormalement élevées dans un certain nombre de massifs forestiers de la région de Midelt et dans les Moyen et Haut-Atlas (Rhanem, 2011).

Certes, la pression anthropique s'accroît sur l'écosystème cèdre, mais conjuguée aux problèmes phytosanitaires et à l'aridification du milieu, elle contribue à la déstabilisation de cet écosystème et menace sa pérennité. Le rapport de L'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature), publié en 2013, a en effet rajouté le cèdre de l'Atlas dans sa liste rouge des espèces en voie de disparition et a par ailleurs dressé un constat alarmant dans les

cédraies du Moyen Atlas qui est une région abritant une des plus grandes réserves d'eau au Maroc (Thomas, 2013). Malgré ces contraintes peu d'études ont été réalisées pour cerner les causes majeures de la réduction du cèdre dans son aire naturelle.

Récemment, beaucoup d'études taxonomiques à caractères botaniques et génétiques ont abouti à l'établissement de certains liens de parentés entre les espèces méditerranéennes des conifères (Jasińska et al., 2013 ; Boratińska et al., 2015; Ghimire et al., 2014). De même, des caractères morphologiques et anatomiques et génétiques de l'aiguille ont été mis au point pour la différenciation entre les espèces méditerranéennes du genre *Cedrus* et entre les individus de la même espèce pour la sélection de génotype résistant aux facteurs du déperissement tel que les contraintes hydriques et thermiques mais ces recherches restent encore peu incertaines et fragmentaires (Gaussen, 1964 ; Ladjal et al. 2000, 2005 ; Ladjal 2001 ; Qiao et al., 2007 ; Bou Dagher-Kharrat, 2007 ; Jasińska et al., 2013). L'objectif de cette thèse est d'utiliser la caractérisation morphologique et anatomique de l'aiguille pour (i) la mise en évidence d'une variabilité morphologique et anatomique entre des populations distincts ou proches géographiquement de *Cedrus atlantica*, (ii) la recherche de nouveaux caractères anatomiques pouvant discriminer entre des populations, (iii) la distinction anatomique entre des populations différentes de point de vue génétique dans le Moyen et le Haut Atlas et (iv) la caractérisation morpho-anatomique des aiguilles dans l'adaptation du Cèdre de l'Atlas aux contraintes hydriques et thermiques.

Ce travail sera présenté dans ce manuscrit de la façon suivante :

- **Partie I** : « **Aperçu bibliographique** » qui présentera des généralités sur l'écologie, la croissance et la diversité du cèdre.
- **Partie II** : « **Zone d'étude** » qui traitera la méthodologie utilisée pour réaliser nos objectifs
- **Partie III** : « **Expérimentation** » qui présentera les résultats obtenus sous forme de cinq chapitres comme suit :

Chapitre I : Mise en évidence des caractères morpho-anatomiques chez le cèdre de l'Atlas

Chapitre II : La structure de l'aiguille met en évidence l'adaptabilité écologique et la microévolution des populations naturelles de *Cedrus atlantica* au Maroc

Chapitre III : Recherche des caractères d'adaptation de *Cedrus atlantica* Manetti dans le Moyen Atlas Marocain

Chapitre IV : Caractérisation morpho-anatomique des aiguilles de *Cedrus atlantica* Manetti du Moyen et du Haut Atlas Marocain

Et enfin une conclusion générale et recommandations.

Partie I : Aperçu Bibliographique

I. Biogéographie du cèdre

I.1. Historique et taxonomie du genre *Cedrus*

Le genre *Cedrus* est considéré comme étant le plus ancien après le genre *Pinus* (Gaussen, 1967). Des fossiles de cèdre furent découverts dans les formations du Pléistocène en Europe et dans le massif du Hoggar au Sahara, mais il n'est pas certain que le cèdre n'ait jamais eu une aire continue (Gaussen, 1967). Cependant, Arbez et al. (1978), Quezel (1980), Bariteau et Ferrandes (1992) le classe en 4 espèces montagnardes dont trois méditerranéennes. Le genre *Cedrus* appartient à un petit groupe de trois autres genres caractérisé par la présence de rameaux courts portant des feuilles toutes identiques (et non des brachyblastes comme dans le genre *Pinus*), persistantes chez *Cedrus* et caduques chez *Larix* (10-12 espèces) et *Pseudolarix* (1 espèce en Chine continentale) (Quezel, 1998). Les enregistrements du crétacé sur le cèdre ont été décrits comme du bois pétrifié de l'Asie du Nord-est, de l'Amérique du Nord-Ouest, et de l'Amérique du Nord (Blokhina et al., 2007). D'après Bou Dagher-Kharat (2001) et Fady (2005), le genre *Cedrus* est composé d'un groupe de trois taxons méditerranéens et d'une espèce à aire de répartition Himalayenne et ces trois taxons méditerranéens présentent une très grande proximité phylogénétique, d'origine Quaternaire. Selon Jasińska et al. (2013), les taxons *Cedrus* sont des exemples de reliques tertiaires et leurs ancêtres ont été très largement distribués en Europe, en Asie et en Afrique avant le Quaternaire et la réduction de la zone de distribution de ce genre et la formation des disjonctions dans sa gamme ont eu lieu à la fin du Tertiaire en raison du refroidissement climatique. L'isolement croissant entre les populations de Cèdres de l'Ouest, Est-Méditerranée et de l'Asie centrale étaient probablement une raison pour la formation de taxons actuels (Jasińska et al., 2013).

I.2. Aire de répartition du cèdre

I.2.1. Aire naturelle

I.2.1.1. Dans le bassin Méditerranéen

Le genre *Cedrus* recouvre quatre espèces qui occupent des surfaces inégales dans l'étage montagnard de la région méditerranéo-himalayenne : *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti au Maroc et en Algérie, *Cedrus libani* Loudon au Liban, en Syrie et en Turquie, *Cedrus brevifolia* Henry au Chypre et *Cedrus deodara* Loud. en Afghanistan et dans l'Himalaya occidental (Fig. 1) (Aussnac, 1984). En termes de surface, le Maroc et la Turquie sont au premier plan avec plus de 130.000 ha dans chacun des deux pays (M'Hirit et Blerot, 1999). Ces quatre espèces se distinguent selon différents critères repris dans le tableau 1.

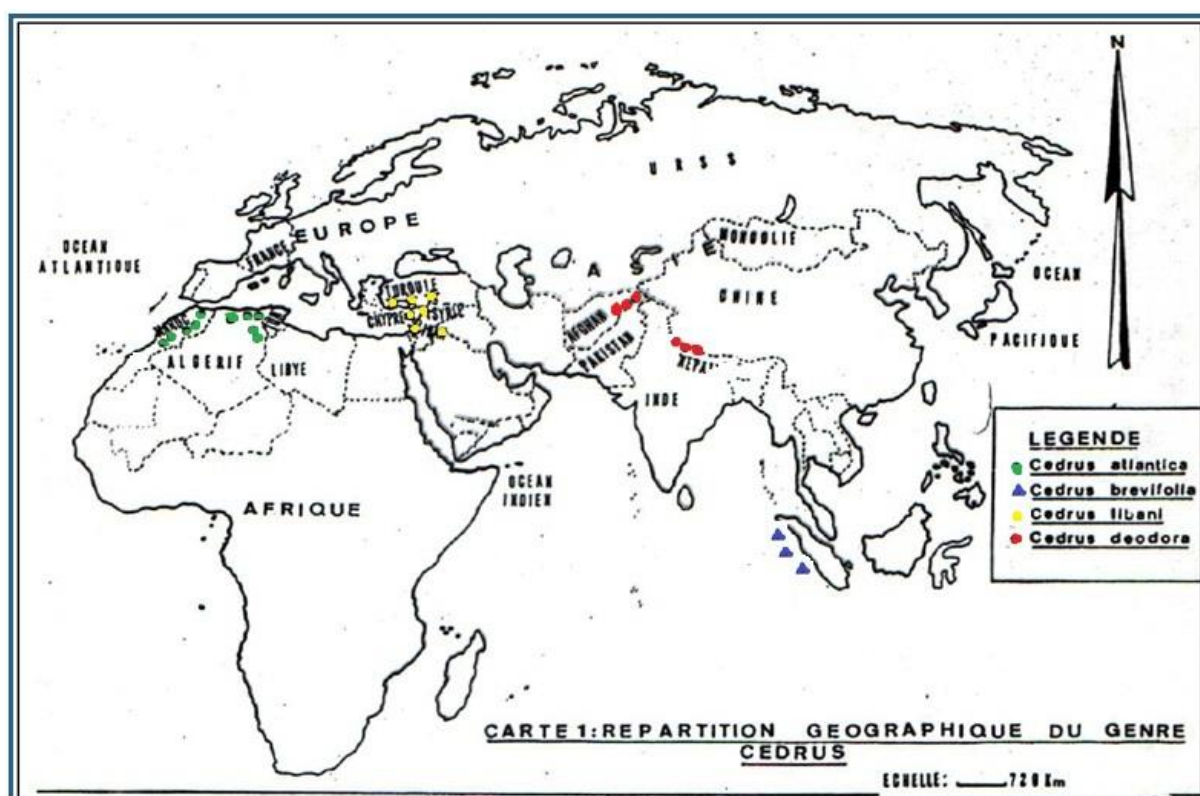


Figure 1. Aire du cèdre autour du bassin méditerranéen (Derridj, 1990), modifiée.

Tableau 1. Caractères botaniques et biologiques des quatre espèces du cèdre (Farjon, 1990 et Toth, 2005)

Espèces	<i>C. atlantica</i>	<i>C. libani</i>	<i>C. brevifolia</i>	<i>C. deodara</i>
Taille des aiguilles (cm)	1 à 2.5	1 à 3.5	1 à 2.5	0.5 à 1.5
Cônes- longueur (cm)	5 à 8	8 à 12	5 à 10	7 à 13
- diamètre (cm)	3 à 5	3 à 6	3 à 6	5 à 9
Graine- longueur (cm)	0.8 à 1.3	1.0 à 1.4	0.8 à 1.4	1.0 à 1.5
- envergure (cm)	2.5 à 3.5	3.5 à 4.0	3.0 à 4.0	3.5 à 4.5
Epoque de pollinisation	mi-septembre	mi-septembre	Début septembre	Début novembre
Durée de maturité	2 ans	2 ans	1 an	2 ans

I.2.1.2. En Afrique du nord

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti), depuis son existence forme une source vitale des populations et assure une activité économique importante, du fait de ses qualités remarquables : sa résistance à la compression sa bonne production de bois et sa durabilité naturelle très élevée et par son odeur aromatique marquée et persistante (El Azzouzi et Keller, 1998 ; Benhalima, 2004).

En effet, le cèdre de l'Atlas représente la principale source du bois d'oeuvre au Maroc (80 % de la production nationale) (El Azzouzi et Keller, 1998 ; M'Hirit et Benzyane, 2006). Les qualités technologiques de son bois sont très utilisées en menuiserie extérieure et intérieure (plafonds sculptés, portes et portails, escaliers et parquets), en ébénisterie (fabrication des meubles rustiques et des accessoires décoratifs) (Fidah, 2016), sans compter les nombreux produits secondaires extraits de son bois lors de sa carbonisation : le charbon de bois (23%), les brais (3,5%), les huiles moyennes et lourdes (5%), les huiles légères (1,4%), l'acétone (0,8%) et l'alcool méthylique (0,5%) (El Azzouzi et Keller, 1998).

Le cèdre de l'Atlas ou Arz el Atlas en arabe ou Idkil ou Idil en berbère, est une espèce résineuse pinacée endémique des montagnes de l'Afrique du Nord. Il constitue indiscutablement l'essence noble des forêts marocaines et algériennes (Benchekroun, 1993 ; Benabid A, 1994 ; M'Hirit et Benzyane, 2006 ; Terrab et al., 2006).

Selon Emberger, (cité par Taleb, 2004), la position taxonomique du cèdre de l'Atlas est :

- Embranchement : des Spermaphytes ;
- Sous-embranchement : des Gymnospermes ;
- Classe : des Vectrices ;
- Ordre : des Coniférales ;
- Famille : des Pinacées ;
- Sous-famille : des Abiétées ;
- Tribu : des Laricées ;
- Genre : *Cedrus* ;
- Espèce : *Cedrus atlantica* Manetti.

Bien que sa valeur taxonomique exacte soit controversée, certains auteurs comme : Holmbe en 1931, Maire en 1952 et Davis en 1952 cités par Quezel (1980) ont ce taxon intégré dans une seule espèce : *Cedrus libanotica* Link.

Le cèdre de l'Atlas s'organise en sept blocs, dont quatre dans les montagnes du Maroc et trois dans les montagnes de l'Algérie (Fig. 2). Cette répartition montre clairement que cette espèce présente une aire très disjointe et liée essentiellement à l'orographie du Maghreb (Boudy, 1950 ; M'hirit, 1982 ; M'Hirit, 1994 ; Panestos et al., 1992).

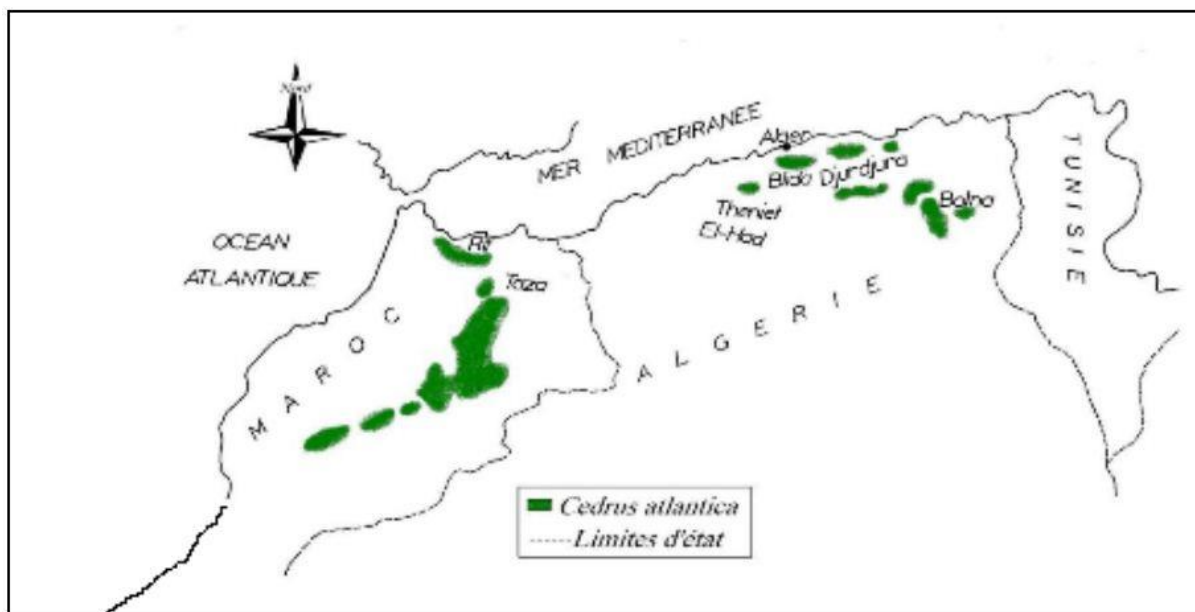


Figure 2. Aire de répartition du cèdre de l'Atlas (M'Hirit, 1999)

En Algérie, la superficie totale exacte de *C. atlantica* reste discutable. Ezzahiri et Belghazi (2000) ont rapporté une superficie de 50.000 ha. M'hirit (1994) a donné une aire de 40.000 ha. Khanfouci (2005) donne une superficie de 29.000 ha. Benabid (1994) et Médiouni et Yahi, (1994) avancent 27.000 ha. Elle ne serait seulement que 20.000 ha pour Quezel (1998). Ce dernier auteur, précise que les cédraies de l'Atlas tellien sont relativement bien conservées (Ouarsenis et Teniet el Had, 1.000 ha ; Atlas de Blida, 1.000 ha ; Djurdjura, 2.000 ha ; Babors, 500 ha), alors que celles de l'Atlas Saharien sont en régression drastique (Monts du Hodna, 5.000 ha ; Belezma, 5.000 ha et Aurès, 5.000 ha).

Au Maroc cette espèce couvre près de 132.000 à 160.000 ha (Messat, 1994 ; M'hirit, 1994). Il occupe deux blocs d'inégale importance. Le premier dans le Moyen Atlas et le grand Atlas oriental avec 122.100 ha, le second dans le Rif occidental et central avec une superficie de l'ordre de 11.500 ha (M'Hirit, 1994, 2006).

I.2.2. Aire d'introduction

Le cèdre de l'Atlas a été considéré depuis longtemps l'une des espèces de reboisement les plus utilisées dans la région méditerranéenne (Ripert et Boisseau, 1994). Il est introduit pour la première fois dans le sud de la France en 1862 sur une superficie de 10 à 15 ha dans le reboisement de la forêt communale de Bédoin (Vaucluse) et dans la chênaie pubescente du Mont-Ventoux (Toth, 1971, 1994). Il a été introduit également au Portugal en 1935 (Toth, 2005), en Italie en 1964 (Andrea et Roberto, 1994 ; Brunetti et al., 2001), en Espagne, au États Unis (M'hirit, 1994), en Bulgarie en 1876 (Delkov et Grozev, 1994) et en Hongrie en

1955 (CSABA, 1994) et en Tunisie (Dahman et Khouja, 1994 ; Lasram, 1994). De plus, l'implantation de cette espèce est rapportée également en Russie dans le Caucase (Lasram, 1994 ; M'hirit, 1994), en Yougoslavie, en Belgique et en Allemagne (Khanfouci, 2005). Mais la France reste le pays où le cèdre de l'Atlas bénéficie du plus grand intérêt et où il occupe de vastes étendues (Krouchi, 2010).

I.3. Ecologie du cèdre de l'Atlas

I.3.1. Répartition en altitude

I.3.1.1. En Algérie

Le cèdre occupe partout le sommet des montagnes (Derridj, 1990). La limite inférieure se situe entre 1400 et 1500 m en versant Nord et à partir de 1600 m en versant Sud (Houamel, 2012). Au Djurdjura, le cèdre de l'Atlas débute à 1400 m sur le versant Nord et à 1600 m sur le versant sud (Derridj, 1990). La limite supérieure se situe entre 1300 et 1400 m en versant Nord de l'Atlas Tellien, (Emberger, 1938), et quelques pieds isolés peuvent toutefois descendre dans les ravins jusqu'à 950 m d'altitude (Maire, 1926). Et à partir de 1400-1500 m sur le versant Sud de l'Atlas Tellien et dans l'Aurès, et il monte jusqu'aux plus hautes altitudes de l'Algérie de 2200 m (Emberger, 1938). A Tala-Guilef (versant Nord-Ouest du Djurdjura), la cédraie s'étend depuis 1100 m environ dans les ravins, jusqu'à 1800 m au sommet du Pic des cèdres. Cependant au-dessus de 1400-1500 m la cédraie prend toute son individualité (Bouheraoua, 1993).

I.3.1.2. Au Maroc

La forêt de cèdre représente une amplitude altitudinale importante et apparaît, de façon assez schématique, la limite inférieure du cèdre est de 1500 m sur le Rif, 1600 m sur le Moyen Atlas et 1700 m sur le Haut Atlas oriental. Cette espèce peut descendre plus bas, mais il ne détermine pas alors de véritables formations forestières particulières (Quezel, 1998). Sa limite supérieure comme l'a indiqué Emberger, il atteint 2440 m au sommet du Tidighin sur le Rif et va jusqu'à 2600 et 2800 m selon Boudy (1952). Alors que selon Peyre (1979) et M'hirit (1982), cette limite supérieure est de 2600 m sur le revers Sud du Bou Iblane et à partir de laquelle le cèdre se trouve sous forme d'individus isolés ; sur le Haut Atlas oriental il atteint des altitudes analogues.

I.3.2. Exigences bioclimatiques

Emberger (1938, 1939) était le premier qui a défini les exigences bioclimatiques de *Cedrus atlantica* et elles sont précisées ensuite par de nombreux auteurs ; citons en particulier

les travaux de Pujos (1964), Lecompte (1969), Donadieu (1977), Ducrey (1994). Le cèdre de l'Atlas s'inscrit dans divers étages bioclimatiques : les étages semi-arides à hiver froid et humide, sub-humide à hiver froid, humide à hiver froid et humide à hiver frais (Aussenac, 1984). De plus, M'hirit (1994) indique que le cèdre de l'Atlas se développe principalement dans les variantes froides des ambiances climatiques subhumides, humides et perhumides et que son optimum bioclimatique est l'étage montagnard méditerranéen entre 1600 et 2000 m. Quezel (1998) mentionne que les cédraies les plus productives et bien individualisées du point de vue floristique se rapportent principalement à l'étage humide (cédraies de basse altitude) alors que les autres (moyenne et haute altitude) plutôt à l'étage sub-humide, humide voir per-humide. En Algérie cet auteur note aussi que les cédraies de l'Atlas saharien (Hodna, Belezma, Aurès) montrent indissociablement des particularités écologiques en comparaison avec celles de l'Atlas tellien, en particulier pour le bioclimat de type sub-humide et semi-aride où la continentalité est plus accusée. Les cédraies de l'Atlas Tellien bénéficient d'un climat plus humide et plus doux que celui des cédraies de l'Atlas Saharien en raison de leur proximité de la mer (M'hirit, 1982 ; Meddour, 1994). Les caractéristiques ombrothermiques des différents blocs de cédraies Nord africaines sont résumées dans le tableau 2.

Tableau 2. Caractéristiques ombrothermiques des différents blocs de cédraies naturelles du Maghreb (M'hirit, 1994).

Types de cédraies	Latitude (N)	Limites altitudinales (m)	Précipitations annuelles (mm)	Températures extrêmes °C	
				M	m
Rif occidental	35°01-35°53	1400 à 2300	1390 à 1786	28,3° à 24,1°	-5,6° à -0,2°
Rif central	34°55-35°35	1.500 à 2.400	1257 à 1707	28.8 – 3.7	-5,6° à -0,4°
Rif oriental	33°50-35°07	1.700 à 2.200	906 à 1311	26,6° à 4,6°	-5° à -1,8°
Moyen-Atlas tabulaire	33°08-33 °44	1.500 à 2.000	871 à 1.066	30,9° à 27,6°	-4,7° à -0,5°
Moyen-Atlas oriental	32°36-33°05	1.800 à 2.000	615 à 927	28,7° à 26,5°	-6,4° à 3°
Haut-Atlas oriental	32°16-32°53	1.800 à 2.400	499 à 799	29,6° à 23,2°	-8,3° à -3,1°
Aurès-Belezma	35°30	1.350 à 2.300	499 à 790	29,6° à 23,2°	-8,3° à -3,1°
Djurdjura-Babors	36°30	1.400 à 2.200	1.200 à 1.700	16,8°	-8,5°

I.3.3. Exigences édaphiques

Le cèdre de l'Atlas couvre tous les types de sols à l'exception des marnes et des argiles compactes (Pujos, 1966) et ne vient pas dans les sols tourbeux ou humides (Gaussen, 1967). Selon Putod (1979) il peut s'accommoder même de sols peu évolués qu'il continue à améliorer.

D'après Van Lerberghe (2007), le cèdre réussit sur les sols caillouteux et accepte les sols arides, même calcaires si la profondeur prospectable par les racines est suffisante et qu'il est assez indifférente à la nature chimique des sols.

Les cédraies circum-méditerranéennes sont d'une façon générale localisée sur substrats calcaires (Quezel, 1980). En outre, le cèdre colonise des substrats très variés, schistes néocomiens, grès blancs, grès et quartzites calcaires massifs, calcaires dolomitiques et dolomie, marno-calcaires et marnes (Nedjahi, 1994). En Afrique du Nord, le cèdre de l'Atlas se rencontre aussi bien sur les calcaires plus au moins compacts du lias ou marneux du jurassique moyen, que sur les schistes calcaires ou gréseux ou les grès. Au Maroc 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 ; et sur des grès blancs, des dolomies, des calcaires francs, des calcaires dolomitiques et des marnes en Algérie (Bariteau et al., 1999). Indifférent aux substrats, le cèdre de l'Atlas est toutefois surtout localisé sur calcaire, notamment sur le Moyen Atlas, le Haut Atlas et l'Atlas tellien algérien. Il est présent sur les grès du Rif comme sur les basaltes du Moyen Atlas tabulaire (Quezel, 1998). Il est encore indifférent à la nature lithologique du sol et à ses propriétés chimiques (Quezel, 1998 ; Addar et al., 2016). Il occupe des substrats et des sols variés tels que des basaltes, des marnes, des dolérites, des schistes, des calcaires ou encore des grès (Demartean et al., 2007). D'après Aoubouazza (2017), sur les sols calcaires-dolomitiques, la cédraie est toujours plus dense et dans un bon état sanitaire et sur les sols fersiallitiques, limoneux-argileux tassés, ou argileux marneux compacts elle est souvent claire ou absente, alors que pour les sols bruns développés sur roches calcaires dolomitiques et basaltes altérés fissurés et fracturés la sensibilité du cèdre au dépérissement est faible.

I.3.4. Groupements végétaux du cèdre de l'Atlas

Les espèces végétales associées au cèdre sont différentes selon les conditions écologiques, c'est à dire la pluviométrie, l'altitude et les conditions édaphiques. La richesse floristique des cédraies est estimée à un millier d'espèces dont environ 10 % d'arbres, 15 %

d'arbustes et arbrisseaux et 75 % de plantes herbacées annuelles ou pérennes (M'Hirit et al., 1999). Les groupements végétaux s'intègrent, d'après leurs critères floristiques et en fonction de leurs exigences écologiques, soit dans l'ordre des *Querce taliaalicis*, soit dans la classe des *Querce teapubescentis* et dans l'ordre de *Quercus cedratalia atlanticae* (Lecompte et Lepoutre, 1975 ; Phipps et Bourgeois, 1977 ; Barbero et al. 1980 ; Quezel et al., 1987 ; M'hirit, 1990). Ils peuvent être classés selon Bariteau et al. (1999) 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 cèdraie à chêne vert avec *Ilex aquifolium* et *Acer monspessulanum* dans le Moyen-Atlas et le Rif Marocain.
- Les communautés de la cèdraie mésophile dans le Moyen Atlas, le Rif, l'Ouarsenis où dominant les espèces *Argyrocystis battandieri* et *Ilex aquifolium*.
- Les communautés de la cèdraie orophile dans la dorsale calcaire du Rif, du Moyen-Atlas Oriental et les Aurès avec des genévriers : *Juniperus thurifera*, *Juniperus oxycedrus* et des xérophiles épineux.

I.3.5. Associations mycorhiziennes

En conditions naturelles le cèdre de l'Atlas forme plusieurs types d'ectomycorhizes aléatoirement. L'introduction artificielle de champignons ectomycorhiziens en association avec les racines des plants forestiers au stade de la pépinière est susceptible de les aider à pallier le choc de transplantation (Mousain et al., 1994), mais ses plants sont rarement ectomycorhizés même après des inoculations artificielles à cause de la croissance rapide du système racinaire et sa richesse en composés phénoliques (Abourouh, 1994). L'intérêt de la mycorhization contrôlée a été mis en évidence dans de nombreuses régions du monde pour diverses espèces ligneuses (pins, épicéas, douglas, chênes, ...) (Le Tacon et al., 1983 ; Le Tacon et al., 1991 ; Mousain et al., 1994).

La présence des champignons ectomycorhiziens dans les sites de la cèdraie peut donner aux jeunes plantules une tolérance à la sécheresse (Lamhamedi et al., 1991 ; Lamhamedi et al., 1992 a, b). Ces symbiotes se caractérisent d'après Lamhamedi et Chbouki (1994) par une phase extramatricielle extensive permettant aux racines de mieux exploiter les réserves hydriques du sol et d'améliorer l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs. Les hyphes peuvent pénétrer dans les microspores de sol où les racines ne peuvent accéder. Ces champignons, en cas de stress hydrique sévère sécrètent des hormones qui agissent sur le

fonctionnement des stomates pour diminuer les pertes en eau par transpiration (Lamhamedi et Chbouki, 1994). Selon Lepoutre (1963), la présence de ces champignons dans le site favorise la régénération du cèdre par tache. De même, Abourouh (1988) a recensé plus de 70 champignons qui peuvent former des mycorhizes avec le cèdre.

La réussite de la mycorhization de semis de cèdre selon Boukcim et al. (2002) dépend du potentiel infectieux des isolats mycorhiziens vis-à-vis des racines, de l'optimisation des conditions de culture in vitro de ces isolats et du choix de formulations efficaces des inoculums.

L'efficacité d'inoculum dans la mycorhization du cèdre varie en fonction de l'espèce fongique et par les teneurs des inocula en mycélium viable (Boukcim et al., 2002). La culture des racines de *Cedrus atlantica* dans un sol de forêt de cèdre dans des conditions gnotoxéniques permis à ces racines de former une association mycorhizienne avec *Tricholoma tridentinum* Singer var. *cedretorum* Bon quand ce champignon a été inoculé dans le sol sous forme de mycélium. Mais lorsque les plantes ont été cultivées sur un substrat artificiel ou lorsque le mycélium a été immobilisé dans un gel d'alginate de calcium cette association mycorhizienne n'a pas été observée (Nezzar-Hocine et al., 1998). La mycorhization contrôlée du cèdre avec les cultures de mycélium est plus difficile qu'avec d'autres espèces de conifères telles que *Pinus*, *Picea* et *Pseudotsuga* (Strullu, 1991), en raison des caractéristiques spécifiques de développement précoce du système racinaire de la plante hôte. Les propriétés physico-chimiques et biologiques du sol forestier peuvent favoriser la mycorhization de cèdre (Mosse et al., 1981 ; Harley, 1984 ; Perrin et al., 1996). L'étude de Gaba-Chahboub et al. (2016) sur l'inoculation ectomycorhizienne des plants du cèdre de l'Atlas a montré que les taux de mycorhization pour les champignons *Cortinarius cedretorum*, *Amanita vaginata* et *Inocybe geophylla*, ont variés entre 55 et 65 % et que l'inoculation avec ces trois champignons ectomycorhiziens augmente significativement les concentrations foliaires de phosphore et d'azote.

II. Biologie du cèdre

II.1. Croissance des peuplements

II.1.1. Arbre

Le cèdre de l'Atlas, est un arbre à port conique pyramidal à l'état jeune (M'Hirit, 2006) et devient tortueux et tabulaire chez les individus les plus âgés (Debazac, 1964 ; Abdessemed, 2010). Il peut atteindre les 60 m dans les conditions écologiques les plus favorables (Abdessemed, 2010). En peuplement forestier, les cèdres continuent de croître légèrement au-delà de 90 ans (Ripert et Boisseau, 1991). Le diamètre du tronc prend souvent des formes considérables pouvant atteindre 1 m (Maire, 1952). Au Maroc, il a été découvert récemment que le diamètre du cèdre peut atteindre 10,32 m dans la région Khénifra [2].

L'unité architecturale de cette espèce est caractérisée par cinq catégories d'axes végétatifs qui sont : le tronc, la branche, le rameau long, la ramille et le rameau court (Krouchi, 2010). Son écorce est de couleur grise et de forme écailleuse lisse qui se crevasse avec l'âge (M'Hirit, 2006) (Fig. 3). Les caractères botaniques du cèdre de l'Atlas sont décrits par Quezel et Santa (1962), Debazac (1964) et Jacamon (1987) comme suit :

- Le rhytidome (l'écorce) est de couleur gris clair, écailleux puis crevassé. Les rameaux sont longs d'une coloration grise jaunâtre à pubescence dense, assez longue avec une coloration beige claire. Les feuilles, ou aiguilles, sont de forme subteragones, vertes ou glauques, de moins de 2,5 mm de longueur avec un apex aigu.
- Les bourgeons sont petits, ovoïdes, globuleux de couleur beige claire ou brune.
- Les fleurs males sont des chatons cylindriques dressés, d'un jaune verdâtre.
- Les inflorescences femelles sont des chatons ovoïdes (cônes) dressés d'un vert pâle, de 5 à 8 cm de longueur et atteignent au plus 10 cm, cylindriques à sommet aplati ou déprimé. Elles sont de couleur verte puis brune à maturité, ces derniers durent 2 ans après la floraison.
- Le bord supérieur de l'écaille est bordé d'un liséré châtain foncé.
- La graine de 10 à 14 mm de longueur, subtriangulaire, marron roux se termine par une aile large et très résineuse. Le poids de 1000 graines est évalué entre 60 à 100g.
- La plantule de 7-10 cotylédons est d'une longueur de 25 à 40 mm. L'épicotyle, bien développé, est muni de nombreuses aiguilles primaires.

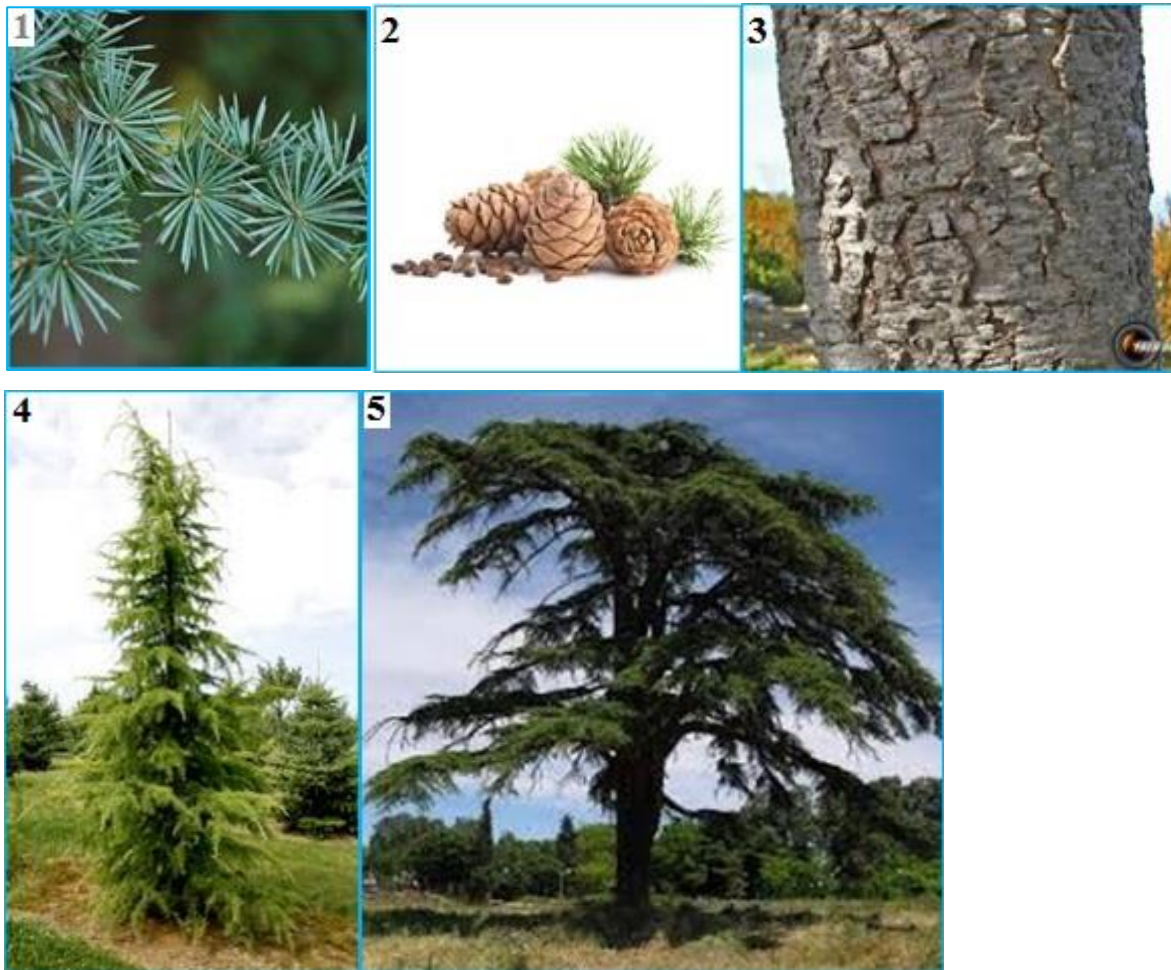


Figure 3. Représentation d'un arbre de cèdre : Rameau (1), Cône (2), Ecorce (3), Jeune cèdre (4) et d'un cèdre âgé (5)

II.1.2. Branches

La dynamique de la croissance des branches dépendent étroitement de leur position verticale le long du tronc de l'arbre (Maguire et al., 1994 ; Monserud et Marshall, 1999 ; Courbet et al., 2007 ; Courbet et al. 2012). De la même manière, la survie des branches et donc l'aspect des nœuds, serrés ou lâches, dépendent à la fois de leur taille et de leur position (Mäkinen et Colin, 1999). L'arbre adulte présente une cime constituée d'étages de branches de plus en plus ramifiées de son sommet vers sa base (M'Hirit et al., 1994). Dans sa partie haute, la plante s'édifie conformément à son unité architecturale (M'Hirit et al., 1994 ; Sabatier et Barthélémy, 1995). Selon Remphrey et Powell (1984 ; 1985), les ramifications du cèdre de l'Atlas sont très similaires à celles des espèces *Larix*. Chez ces deux espèces (*Cedrus* et *Larix*), les branches axillaires comprennent deux types d'axes : les pousses longues et les pousses courtes (Sabatier et Barthélémy, 1993). Les pousses courtes ont tendance à être

situées sur la partie proximale des pousses parentales (Remphrey et Powell, 1985 ; Sabatier et Barthélémy, 1993). Les branches âgées ont tendance à être plus volumineuses, plus ramifiées dans la partie basse et médiane de la plante, et à acquérir une structure plus complexe due à un nouvel événement morphologique (M'Hirit et al., 1994). En effet, à l'extrémité de la branche, un des bourgeons sub-apicaux de l'unité de croissance paraît plus volumineux et plus proche de l'apex. Au moment de son débourrement, son méristème donne naissance à un rameau dont la pousse annuelle a un diamètre, une longueur et un degré de ramification très proches de ceux de la pousse annuelle de la branche et qui possède un angle d'insertion plus resserré que celui des autres rameaux longs de la pousse porteuse. Son développement va concurrencer celui de l'axe édificateur (M'Hirit et al., 1994). Ce phénomène aboutit généralement à la formation d'une fourche au niveau de la branche. La position dans l'espace des rameaux dupliqués change ; dans le cas d'une branche oblique elle est basse ou latérale-basse, alors que dans le cas d'une branche horizontale elle est latérale. Au fil du temps, ce phénomène de réitération partielle envahit peu à peu les branches et permet leur étalement. Ce processus de duplication partielle s'inscrit dans le développement normal de la branche (M'Hirit et al., 1994). Il est fréquent chez de nombreux Conifères (Edelin, 1977). La modification du fonctionnement du tronc, s'exprime par la formation d'une cime tabulaire marquant la fin de la croissance en hauteur (Sabatier et Barthélémy, 1995) caractéristique des cèdres âgés.

II.1.3. Distribution foliaire dans l'arbre

Au cours de la saison de végétation, l'axe épicotylé vertical s'allonge. Il porte des aiguilles aciculées alternes disposées en spirales qui pourront persister deux à trois ans. La longueur de ces dernières et des entre-noeuds qui leur sont associés varie le long de la tige. Cette dernière porte à sa base des aiguilles longues séparées par des entre-noeuds courts, en son milieu des aiguilles séparées par des entre-noeuds longs et à son sommet de petites aiguilles qui protègent le bourgeon apical, séparées par des entre-noeuds courts (M'Hirit et al., 1994). À la fin de la saison de croissance, la structure annuelle des pousses peut varier de longue et très ramifiée à un mélange de pousses axillaires sylleptiques courtes à longues et non ramifiées, et peut être réduit à un groupe d'aiguilles en spirale (Sabatier et Barthélémy, 1999 ; Courbet et sabatier, 2007). Généralement ces aiguilles sont groupées en rosettes denses de 30 à 40 aiguilles de 10 à 20 mm sur des rameaux courts (M'Hirit, 2006). Krouchi (2010) a fait des mesures de la longueur des aiguilles au niveau de la cédraie de Tala-Guilef sur deux échantillons, l'un est de 30 arbres et l'autre est de 79 arbres ; les résultats obtenus sont respectivement 17 mm et 19,32 mm.

Selon Mhirit (1982, 1994) la période moyenne de la croissance du cèdre de l'Atlas au Maroc est relativement courte et ne dépasse guère 1 mois dans le Haut Atlas et le moyen Atlas oriental (les conditions climatiques de cette zone n'autorisent pas une seconde phase de croissance), entre 1 et 3 mois dans le Moyen Atlas central, et de 2 à 3,4 mois dans le Rif.

II.2. Morphologie et anatomie des aiguilles

II.2.1. Description morphologique et anatomique des aiguilles

Les caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles sont importants pour les études systématiques et pour évaluer la variation géographique et la dynamique des populations d'espèces de conifères comme : *Pinus yunnanensis*, *Pinus peuce*, *Pinus Tabuliformis* (Huang et al., 2015 ; Ghimire et al., 2015 ; Nicholić et al. 2016 ; Zhang et al., (2017).

La variabilité morphologique chez les conifères comme : Les *Abies*, les *Pinus* et les *Cedrus* a été largement prouvée (Aussenac, 1973 ; Arbez et al., 1978 ; Ladjal et al. (2005) ; Aidrous-Larbi, 2007 ; Farjon, 2010; Sękiewicz et al. 2013 ; Androsiuk et al. 2011 ; Boratyńska et al., 2015 ; Huang et al. 2015). Cependant chez *C. atlantica* ce type de variabilité n'est amplement étudié que dans certains pays comme la France, l'Algérie, la Turquie et très rares au Maroc à inexistant. Arbez et al. (1978) ont pu démontrer une variabilité géographique existant au sein du genre *Cedrus* en se basant sur les caractères biométriques de l'aiguille, la morphologie des aiguilles et du rameau de jeunes arbres, comme : Longueur des aiguilles de l'auxiblaste (1), angle d'insertion des aiguilles de l'auxiblaste (2), longueur de la partie cornée de l'apex de l'aiguille de l'auxiblaste, nombre d'aiguilles d'une rosette, longueur de l'aiguille la plus longue de la rosette précédente, nombre maximum de lignes de stomates sur une face de l'aiguille la plus longue de la rosette précédente, pubescence du rameau de l'année, nombre d'aiguille d'une rosette du rameau de 2 ans, longueur de la partie cornée de l'aiguille la plus longue de la rosette précédente, longueur du mésoblaste allongé le plus long (Fig. 4).

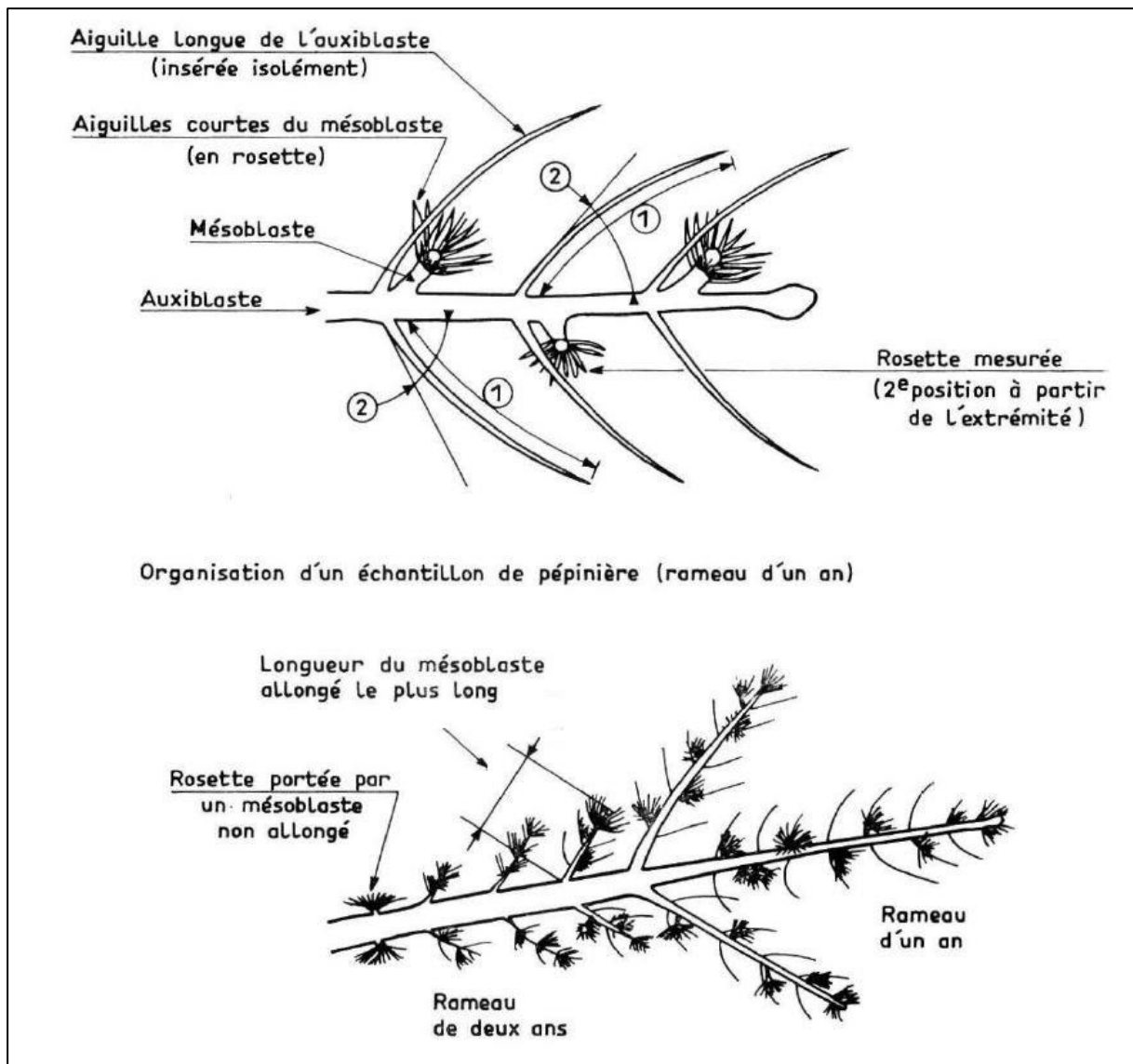


Figure 4. Description des caractères étudiés par Arbez et al. (1978), modifiée.

D'après ces auteurs (Arbez et al., 1978) la longueur des aiguilles de l'auxiblaste et la longueur des aiguilles en rosette insérées sur le mésoblaste diminue notablement d'Algérie au Maroc comme s'il existait un gradient de variation continu de ce caractère d'Est en Ouest de l'aire de répartition du cèdre. Au Maroc, la provenance de Maoutfond (Haut Atlas) se caractérise par des aiguilles plus courtes et un plus grand nombre de lignes de stomates et le nombre d'aiguilles par rosette varie en sens opposé : il est maximum au Maroc et diminue en Algérie (Arbez et al., 1978). Selon Bercu et al. (2010), l'anatomie des feuilles des conifères est similaire dans la structure de base mais elle diffère quelque peu en termes de détails. Pour le genre *Abies*, les espèces peuvent être différenciées par la nature de l'hypoderme lignifié et par le nombre et la position des canaux résinifères. Alors que, pour *Picea*, la forme de la

feuille, la disposition des stomates, le nombre, la position et la nature des canaux résinifères sont les éléments clés de la différenciation des espèces (Ghimire et al., 2015). D'après Jasińska et al. (2013) les caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles constituent un outil précieux pour distinguer entre *Cedrus atlantica*, *C. libani* et *C. brevifolia*.

II.2.2. Utilisation de la morphologie et de l'anatomie des aiguilles dans la distinction des espèces de *Cedrus*

La position taxonomique des cèdres méditerranéens est toujours sujette d'un débat infini (Davis, 1965 ; Scaltsoyiannes, 1998 ; Farjon, 2010 ; Jasińska et al., 2013 ; Dagher-Kharrat et al., 2001 ; Fady et al., 2003 ; Dagher-Kharrat et al., 2007 ; Qiao et al., 2007). Actuellement la description morpo-anatomique est considéré comme un puissant outil pour debatre ce sujet. Cela concerne principalement la position de *Cedrus brevifolia*, endémique des montagnes de Chypre, et *C. atlantica* des montagnes de l'Afrique du Nord-Ouest. *C. brevifolia* a été décrit sur la base des caractéristiques de l'aiguille et du cône comme variété *C.libani* var. *brevifolia* Hook. f. puis il est avancé au rang des espèces (Gaussen, 1964), mais plus souvent il est traité comme sous-espèce *C. libani* subsp. *brevifolia* (Hook.F.) Meikle (Greuter et al., 1984) ou comme une variété de *C. libani* (Farjon, 2010). *Cedrus atlantica*, décrit à l'origine comme *Pinus atlantica* Endl, puis transféré à *Cedrus*, a également été considéré comme une espèce indépendante (Gaussen, 1964 ; Farjon, 2010), comme la sous-espèce *C. libani* A. Rich. Subsp. *atlantica* (Endl.) Batt Et Trab. (Coode et Cullen 1965 ; Eckenwalder, 2009) ou variété *C. libani* var. *atlantica* (Endl.) Crochet f. *libani* (Farjon, 2010).

Les caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille (longueur de l'aiguille, largeur et hauteur de la section transversale de l'aiguille, largeur et hauteur de la bande vasculaire incluant l'endoderme...) ont été des outils précieux pour distinguer de nombreuses espèces des taxons (Maheshwari et Biswas, 1970 ; Farjon, 2010 ; Vidaković, 1991 ; Brunetti et al., 2001) ainsi que de *Cedrus* (Jasińska et al., 2013) et les résultats de cette étude concernant les implications taxonomiques avec un accent particulier sur *C. atlantica*. La longueur de l'aiguille de *C. atlantica* s'est avérée être intermédiaire entre celles de *C. libani* et de *C. brevifolia*, tandis que les valeurs les plus élevées de la largeur et de la hauteur de la section transversale de l'aiguille, de la largeur et de la hauteur de la bande vasculaire, y compris de l'endoderme, ont été trouvées chez *C. libani* et les plus faibles chez *C. atlantica*. Néanmoins les minima et maxima absolus de ces caractères ont été détectés chez *C. brevifolia* alors que *Cedrus brevifolia* a des canaux résinifères entourés principalement par des cellules à paroi mince, inversement à *Cedrus atlantica* et *C. libani* (Jasińska et al., 2013). Le nombre de

stomates détectés sur la section transversale de l'aiguille et les cellules fibreuses à l'intérieur de la bande vasculaire étaient plus élevés chez *C. libani* et plus faibles chez *C. atlantica* et *C. brevifolia*. Les valeurs moyennes les plus élevées des dimensions et des proportions des cellules de l'hypoderme et de l'épaisseur de la cuticule ont été détectées chez *C. atlantica*. L'agglomération sur les distances euclidiennes les plus courtes entre ces caractères d'aiguille des populations d'espèces de *Cedrus* a montré une relation plus étroite entre *C. brevifolia* et *C. atlantica* géographiquement distant que celle de *C. libani* (Jasińska et al., 2013).

Les aiguilles du *Cedrus atlantica* sont bleuâtres ou vertes argentées, ne dépassent généralement pas 2,5 cm de long, entre 19 et 28 dans une spirale (Nicolson, 1986 ; Vidaković, 1991). Cette espèce indigène des montagnes de l'Atlas du nord-ouest de l'Afrique est décrite comme une variété *C. atlantica* var. *Glauca* par Bercu et al. (2009, 2010) qui ont comparé ses caractères anatomiques d'aiguille à certaines feuilles de gymnosperme. Selon Laurence (2015), il existe plusieurs sélections horticoles en fonction des différentes formes de la couronne et de la couleur de l'aiguille.

Laurence (2015), basée sur la couleur et la morphologie de l'aiguille, décrit au moins six cultivars de *C. atlantica* dans les taxons Clé de jardin de *Cedrus* : *C. atlantica* f. *glauca* 'Glauca Pendula' (aiguilles de moins de 3 cm de long, bleu nettement glauque), *C. atlantica* 'Fastigiata', 'Glauca Fastigiata' et clones (aiguilles de moins de 3 cm de long, nettement bleu à bleu-vert), *C. atlantica* f. *glauca* (feuilles nettement glauques, bleu glacial à bleu argenté), *C. atlantica* f. *atlantica* (feuilles vertes à vert légèrement bleuâtre ou vert grisâtre). Un hybride reconnu de *C. atlantica* et *C. libani*, aux caractères intermédiaires, est appelé *C. x intermedia* Senecl et certains taxonomistes les considèrent comme une sous-espèce d'une seule espèce (Laurence, 2015).

Gaussen a trouvé deux écotypes morphologiquement bien différenciés en Afrique du Nord (Gaussen, 1967) : le type Meridionalis du Haut Atlas Marocain et l'Atlas Algérien saharien, et le type plus récent Tellica, situé dans l'Atlas tellien du Maroc (Moyen Atlas et le Rif) et l'Algérie (Ouarsenis, Atlas Blidéen, Djurdjura, Babors). Les dimensions des grains de pollen du cèdre de l'Atlas augmentent considérablement entre l'Atlas saharien et l'Atlas tellien (Derridj et al., 1991), tandis que les cônes sont systématiquement plus petits dans les stations de l'Atlas saharien (Derridj, 1993). De plus, deux groupes distingués par leur structure morphologique et phytoécologique ont également été trouvés dans le Moyen Atlas central : le groupe du Moyen Atlas tabulaire au Nord et le groupe du Moyen Atlas plissé au Sud constitué de reliefs plus individualisés (Pujos, 1966 ; Peyre, 1979 ; Achhal et al., 1980).

II.3. Régénération du cèdre

A partir du mois d'Octobre, les bractées des inflorescences femelles commencent à s'ouvrir progressivement pour recevoir les grains de pollen libérés par les chatons mâles. Ces derniers se détachent une fois la pollinisation terminée (Toth, 1984). Le cycle de reproduction s'accomplit en 3 ans. Selon Boudy (1952), la fécondation des fleurs se produit en automne. Durant l'année suivante, le cône se forme et à l'automne de la deuxième année, il reste vert sur l'arbre. Durant la troisième année, se produisent la maturation des cônes et leur désarticulation (Ezzahiri et Belghazi, 2000 ; Toth, 2005 ; Philipe, 2006 ; Aidrous Larbi, 2007 ; Krouchi, 2010).

La longévité de cet arbre paraît fabuleuse dépasse certainement 600 à 700 ans, on lui attribue 1000 ans et plus (Chebouki, 1994 ; Arnaud, 1997), il peut donner des graines fertiles jusqu'à un âge avancé (Boudy, 1952). La durée de la période juvénile est de 15 à 30 ans (Toth, 2005). La période de croissance du cèdre s'étale de la fin du mois d'avril à la fin du mois de septembre (Aussenac et al., 1981) et cette croissance est étroitement liée aux données pluviométriques de l'année (Toth, 1987). Les pluviosités printanières et surtout estivales ont une importance dans le maintien et la croissance des semis de cette espèce (Addar et al., 2016). En effet, le déficit hydrique estival représente un véritable obstacle (Aussenac et Valette, 1982 ; Toth, 1987 ; Ezzahiri et Belghazi, 2000). En plus une végétation très dense, à sous-étage pauvre en lumière, aboutit à la réduction de l'activité photosynthétique (La Mela Veca et al., 2013). A l'opposé, un couvert trop clair peut être nuisible aux semis par les radiations nocives (ratio rouge clair/rouge sombre) qui peuvent atteindre le sol et altérer leur croissance (Lamhamedi et Chbouki, 1994 ; Gómez-Aparicio et al., 2006). La variation de l'abondance et de la croissance des semis est liée aux effets combinés de la compétition racinaire et des conditions de lumière (Karschon, 1973) qui déterminent l'installation et le développement de la régénération naturelle sous couvert (Baraloto, 2003 ; La Mela Veca et al., 2013).

La régénération est la condition fondamentale de la pérennité des peuplements. La floraison et la fructification ont été étudiées par Toth (1978) chez *Cedrus atlantica*, qui a montré l'importance du gel pour la désarticulation et la dissémination des graines. L'absence de gelées à faible altitude pouvant compromettre la régénération des peuplements et constituant ainsi une limitation à la pérennité des reboisements en conditions climatiques trop douces. Dans le contexte géographique où il se développe actuellement, le semis de cèdre peut être confronté, selon les cas, à des froids tardifs, une sécheresse précoce, des froids

précoces ou à une combinaison de ces trois contraintes climatiques. En conditions naturelles, selon Lepoutre et Pujos (1964), la graine ne peut germer et la plantule se développer que lorsque la température maximum journalière est relativement élevée : 9,5°C pendant 9 à 10 jours. Alors qu'une autre étude faite sur les conditions écologiques, climat, sol, action humaine (Pujos, 1966), révèle que la durée prolongée d'enneigement suivie d'une fonte rapide et d'une élévation de température, d'où une période de sécheresse précoce, écourte le temps favorable et nécessaire à la germination des graines et à l'implantation des semis. Il faut ajouter que l'un des grands obstacles à l'installation des semis est aussi un manque de réglementation sévère des parcours des troupeaux (moutons et chèvres) (Toth, 1980). D'autres études effectuées sur la levée de dormance et la conservation des graines (Zaki, 1970) ont mis en évidence que les graines de cèdre présentent une dormance profonde et qu'un froid humide est nécessaire à la levée. Le vieillissement peut être aussi néfaste à la pérennité des cédraies, suggérant une sylviculture rationnelle visant l'élimination des arbres dépérissants (Toth, 1980).

III. Ecophysiologie du cèdre

L'étude de Sabatier (2003) sur les provenances françaises de *Cedrus atlantica* et les provenances turques et libanaises de *Cedrus libani* plantées en France, montre que le polycyclisme est fortement lié aux conditions climatiques de l'année de croissance pour les provenances françaises et turques contrairement aux provenances libanaises et que le polycyclisme est un caractère adaptatif des Cèdres à des conditions de croissance difficiles.

III.1. Réaction à la sécheresse

Le cèdre de l'Atlas ne contrôle pas très efficacement ses pertes en eau et son adaptation à la sécheresse réside essentiellement dans sa capacité à puiser l'eau en profondeur via son système racinaire (Ducrey, 1994). Le stress hydrique d'origine édaphiques ou atmosphérique affecte d'abord la photosynthèse du mésophylle (Ducrey, 1994). L'étude de Aussenac et Finkelstein (1983) en absence du stress hydrique sur la provenance Himalaya, a montré que le taux de photosynthèse maximal obtenu est de 6,0 mg CO₂ h⁻¹ dm⁻² et de à 15,1 mg CO₂ h⁻¹ dm². Et que les cèdres du pourtour méditerranéen photosynthétisent jusqu'à des potentiels de base très bas et dès l'apparition de la sécheresse (-10 bars) cette activité chute, mais peut se poursuivre faiblement au-delà de -50 bars. Alors que la photosynthèse chez le cèdre de Himalaya (*Cedrus deodara*) chute plus rapidement aux faibles déficits et devient négligeable au-delà de -35 bars. D'après Ducrey (1994), il ya une importante activité photosynthétique (10% des valeurs maximales) pour des potentiels hydriques de base de -3,5 MPa pour *Cedrus*

deodara, -5,0 MPa pour *Cedrus atlantica* et *Cedrus brevifolia* et de -6,0 MPa pour *Cedrus libani*.

Chez le cèdre, la régulation stomatique de la transpiration est plutôt moyenne contrairement aux pins (Ducrey, 1988). L'étude de jeunes plantes de cèdre méditerranéen (*Cedrus atlantica*, *C. brevifolia*, *C. libani*) par Ladjal et al. (2005) a montré qu'une sécheresse extrême entraîne une diminution de la conductivité hydraulique de la tige (Ks) et de la conductance stomatique (Gs) et que la faible vulnérabilité à l'embolie basée sur la perte de Ks a été enregistrée sur les rameaux de l'année. Le seuil pour la fermeture des stomates (10 % de Gs maximum) a été atteint à un potentiel hydrique de base (Ψ_{pd}) de -2,5 MPa chez *C. atlantica* et de -3,1 MPa chez *C. libani*, tandis que l'autre provenance a des valeurs de Ψ_{pd} intermédiaires. *Cedrus brevifolia*, avec un Ψ_{pd} (-3,0 MPa) proche de celle de *C. libani* et a la plus haute conductance stomatique parmi toutes les espèces étudiées (Ladjal et al., 2005). Sur la base de la valeur du potentiel hydrique critique, le cèdre de l'Atlas contrôle moins efficacement par les stomates, les pertes en eau par transpiration (Mcdowell et al., 2008).

Le cèdre peut réagir à la sécheresse en interrompant sa croissance en longueur (Sabatier et al., 2003), ou en diminuant la taille de ses aiguilles et donc son évapotranspiration. D'après Zine El Abidine et al. (2014), si la sécheresse est sévère et prolongée, cette espèce est sujette au dépérissement à cause de l'affaiblissement physiologique prolongé et au phénomène de l'embolie des trachéides (Froux et al., 2005 ; Mcdowell et al., 2008). Chez le cèdre de l'Atlas, une perte de 50 % de la conductivité hydraulique des trachéides se produit lorsque le potentiel hydrique atteint la valeur de -38 bars (Froux et al., 2005).

Selon Ducrey (1994), le cèdre résiste à des stress hydriques très importants. Il peut supporter des dessèchements atteignant -40 bars. Mais d'autres rapportent que le stress hydrique se manifeste à partir de -16 bars, puis le taux d'humidité diminue jusqu'à la fermeture des stomates, vers -30 bars les tissus ne peuvent plus retenir leur eau de constitution intracellulaires et les arbres meurent rapidement. A partir de graines récoltées au sein de la cédraie artificielle française, Ladjal (2001) a étudié le comportement écophysologique de plants du cèdre de l'Atlas âgés de 3 ans et a conclu que ce dernier s'adapte bien à la sécheresse. En 2005, Ladjal et al., en étudiant les caractéristiques hydrauliques de jeunes plantes de cèdre méditerranéen (*Cedrus atlantica*, *C. brevifolia*, *C. libani*) ont rapporté qu'une sécheresse modérée du sol pendant 10 semaines induit une acclimatation marquée par une réduction de la conductivité hydraulique de la tige (Ks), en particulier chez *C. libani*, et une diminution de la taille de la trachéide chez *Cedrus atlantica* rendant cette espèce plus

vulnérable à l'embolie. Ils ont montré également qu'avec un approvisionnement optimal en eau on n'observe pas de grandes différences entre ces espèces concernant la (Ks) et la conductivité hydraulique spécifique de la feuille (KI). Selon Courbet et al. (2012), la sécheresse peut former des nécroses cambiales qui provoquent des écoulements de résine le long du tronc du cèdre.

La croissance racinaire est interdépendante et évolue selon l'état hydrique du plant (Burdett, 1990). La croissance du système racinaire et de la partie aérienne et l'activité photosynthétique sont arrêtées lorsque le potentiel hydrique du sol atteint respectivement -3 MPa, -2 MPa et 63,5 MPa (Aussenac et Valette, 1982 ; Aussenac et El Nour, 1986 a, b). Pour la croissance en hauteur, Aussenac et Finkelstein (1983) ont trouvé que cette dernière est freinée lorsque le potentiel de base des plants atteint -13 bars et elle devient nulle au-delà de -21 bars. D'une façon générale, Aussenac et Finkelstein (1983) ont trouvé que la photosynthèse se poursuit à des niveaux de sécheresse plus importants que la croissance en hauteur. Alors que selon Ducrey (1994), la croissance en hauteur est arrêtée en dessous de -2,1 MPa.

III.2. Comportement au stress thermique

Le cèdre de l'Atlas est sensible au stress hydrique et à l'augmentation de la température (Ladjal et al., 2000). Selon Boudy (1950), Pujos (1964), Toth (1980) et Derridj (1990) cette espèce croît sous des températures moyennes annuelles comprises entre 8 et 4 C°. Les cédraies peuvent tolérer les valeurs des températures moyennes des minima du mois le plus froid, qui sont comprises entre « -1 » et « -8 » C° (Quezel, 1980 ; Benabid, 1994). D'après Gausson (1967) et Putod (1979), le cèdre résiste à « -25 C° » en atmosphère sèche et il vit dans ses pays d'origine avec des extrêmes absolus de « -25 C° » et « +35 C° ».

Ladjal et al. (2000), ont étudié la thermotolérance du photosystème II (PSII) pendant la sécheresse dans des conditions contrôlées chez *Cedrus brevifolia* Henry, *C. libani* Loudon et *C. atlantica* Manetti, ils ont trouvés que la température à laquelle le rendement quantique de la photochimie PSII a été réduite de 15 % de sa valeur à 25° C, 3 à 4° C plus élevées chez les plantes traitées contre la sécheresse que chez les plantes bien arrosées. Et que lorsque les semis de ces trois espèces ont été exposés à une température supérieure à 45° C pendant 5 h, le rendement quantique maximal de la photochimie PSII et le taux d'assimilation nette du CO₂ ont été significativement réduit dans les semis non conditionnés, alors que pour les semis dans les conditions de sécheresse pratiquement n'a pas affecté par le traitement thermique.

Parmi ces espèces étudiées par Ladjal et al. (2000), *Cedrus atlantica* était la plus sensible à la chaleur, alors que *C. brevifolia* est le moins sensible.

III.3. Comportement vis-à-vis des attaques fongiques

Les champignons sont impliqués dans diverses affections du cèdre de l'Atlas. Ils s'attaquent à tous les organes sur lesquels ils provoquent de nombreux symptômes et des dégâts très importants. Parmi ces champignons, *Laricifomes officinalis* (Vill. : Fr.) Kotl. et Pouz., et *Fomitopsis pinicola* (Sow.) Karst. provoquent sur les troncs du cèdre sur pied des pourritures cubiques brunes à rouges, mais c'est *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk qui est le champignon lignivore du même groupe, le plus important sur *C. atlantica* au Maroc. Ce champignon provoque une pourriture annulaire appelée "Mjej" qui s'étend lentement dans le bois. Elle commence par un brunissement suivi de la décomposition du bois de formation ancienne le long des anneaux de croissance annuels (Abourouh et Morelet, 1999). D'après Lamhamedi et Chbouki (1994), ce champignon "Mjej" et d'autres provoquent des perturbations physiologiques qui touchent principalement la translocation des produits de la photosynthèse vers les cônes et le transport de l'eau et des éléments nutritifs vers les aiguilles ce qui réduit le nombre de cônes et la qualité des graines. En plus de ces champignons, il ya *Phellinus chrysoloma* qui infecte uniquement le bois du cœur des cèdres et épargne l'aubier (Hartman, 1990).

IV. Variabilité génétique du cèdre

En dépit de l'importance écologique et économique du cèdre et des connaissances déjà acquises sur son écophysiologie et développement, il y a encore peu de connaissances sur l'ampleur et la structuration de sa variabilité génétique (Fao, 1989). Les deux premières études qui font le point sur la diversité génétique sur la base de marqueurs biochimiques, les isozymes sont celles de Panetsos et al. (1992, 1993). Dans la première étude de Panetsos et al. (1992), la variabilité des isozymes a été étudiée par électrophorèse chez les quatre espèces de Cèdre à l'aide de tissus diploïdes. Ils ont trouvés que les systèmes enzymatiques les plus discriminants furent : Leucine aminopeptidase (LAP), Malate dehydrogenase (MDH), 6-Phosphogluconate dehydrogenase (6PGD), et Phosphoglucose isomerase (PGI). Les marqueurs utilisés ne montrent pas en évidence de différence entre : *C. atlantica* et *C. libani*, et que les espèces *C. brevifolia*, *C. libani* et *C. atlantica* montrèrent des niveaux de différenciation intra-spécifique élevés, alors que *C. deodara* ne montre aucune variabilité. La deuxième étude de Panetsos et al. (1993) basée sur des tissus haploïdes (megagamétophytes) fut limitée à l'analyse isoenzymatique sur *C. libani* et *C. atlantica* qui montrèrent que : le

niveau de variation (hétérozygotie) dans les deux espèces était fort, les variations entre populations sur le même caractère (hétérozygotie) étaient considérables, les systèmes enzymatiques les plus discriminants entre les deux espèces et les plus pertinents pour le marquage de la variabilité génétique étaient : Isocitrate dehydrogenase (IDH), 6PGD, LAP et enfin que les deux espèces *C atlantica* et *C libani* étaient bien distinctes l'une de l' autre.

Récemment, les analyses moléculaires et les archives de fossiles ont suggéré que les populations de *C. atlantica* du Rif et du Tell Atlas central et oriental, en plus de celles qui se sont produites avant l'Holocène en Tunisie et dans l'Algérie orientale, représentent les plus anciens noyaux persistants d'Afrique du Nord (Terrab et al., 2008). De telles interprétations impliquent que *C. atlantica* aurait persisté pendant la dernière période glaciaire dans ces refuges distincts situés le long de la côte de la mer Méditerranée occidentale, puis s'étendrait du sud vers l'ouest. L'analyse des caryotypes par Bou Dagher-Kharrat et al. (2001) a évalué la teneur en ADN et le pourcentage de GC des quatre espèces de *Cedrus*. La taille du génome est homogène entre les populations représentatives des quatre espèces avec une moyenne de $32,6 \pm 0,6$ picogramme par 2 Chromosomes ou $15,7 \times 10^9$ paires de bases par 1 Chromosome. Les études cytogénétiques ont montré un nombre de chromosomes diploïdes de $2n = 2x = 24$ chez 11 populations échantillonnées sur les quatre espèces (Bou Dagher-Kharrat et al., 2001). Les compléments chromosomiques ont une morphologie et une symétrie similaires. Cependant, les fluorochromes ont révélé des modèles de bandes spécifiques dans chacune des quatre espèces de cèdres. Les motifs de bande de fluorochrome indiquent que *C. atlantica* pourrait être reconnue comme une espèce distincte, et *C. brevifolia* comme sous-espèce de *C. libani*, bien que les trois espèces soient étroitement liées (Bou Dagher-Kharrat et al., 2001). Dans d'autres travaux, et sur la base des valeurs de la diversité génétique, les populations de *C. atlantica* et *C. deodara* sont trouvées moins diversifiées que les populations de *C. libani* et *C. brevifolia* (Bou Dagher-Kharrat et al., 2007). L'étude des flux de gènes entre les différentes unités taxonomiques par l'utilisation des graines de pollinisation ouverte, provenant des hybrides *Cedrus atlantica*, *Cedrus libani* et *C. libani* x *C. atlantica* de trois forêts de plantation française et également par du pollen de *C. libani* et *Cedrus brevifolia* pour polliniser les arbres de *C. atlantica* (Fady et al., 2003). La descendance a été analysée en utilisant trois différents types de marqueurs moléculaires : ADN polymorphique amplifié de façon aléatoire (RAPD), polymorphisme de longueur des fragments amplifiés (AFLP) et la répétition de séquence simple de chloroplaste (cpSSR). L'ADN chloroplastique s'est avéré paternellement hérité chez *Cedrus* de la descendance de croisements contrôlés (Fady et al.,

2003). Cette étude a montré qu'il n'y avait aucune indication de fortes barrières d'isolement reproductif entre les trois taxons du *Cedrus* Méditerranéen et le flux de gènes entre *C. atlantica* et *C. Libani* représente 67 à 81 % des semis viables pollinisés ouverts dans deux forêts de plantations (Fady et al., 2003). Dans une autre étude sur la diversité géographique et les relations génétiques entre les espèces *Cedrus* estimées par AFLP sur les tissus haploïdes (megagamétophytes), la diversité génétique a été décrite dans 17 populations de cèdres couvrant la gamme géographique des quatre espèces du genre *Cedrus* (Bou Dagher-Kharrat et al., 2006). Les analyses de la différenciation génétique ont montré que *Cedrus deodara* constitue un groupe de gènes distinct des cèdres méditerranéens. Au sein de ces derniers cèdres, ils ont distingué deux groupes: le premier est composé de *C. atlantica*, tandis que le second est composé de *C. libani* et *C. brevifolia*. Ces deux derniers taxons étant génétiquement similaires malgré une divergence importante précédemment observée pour les caractères morphologiques et physiologiques et la plus faible variabilité de l'intrapopulation a été trouvée dans la population de *C. deodara* analysée (Bou Dagher-Kharrat et al., 2006). Étonnamment, *C. brevifolia*, le taxon endémique de l'île de Chypre qui se trouve sous forme de populations petites et fragmentées, a montré l'un des plus hauts niveaux de diversité. Ce schéma inattendu de diversité et de différenciation observé pour *C. brevifolia* suggère une divergence récente plutôt qu'une population reliquaire en déclin (Bou Dagher-Kharrat et al., 2006). Entre autre la possibilité d'hybridation (Fady et al., 2003), ainsi que les résultats récents de la cytologie (Bou Dagher-Kharrat et al., 2006), des isoenzymes (Scaltsoyiannes, 1999), de l'AFLP (Bou Dagher-Kharrat et al., 2007), de la phylogénie de l'ADNcp et l'ADNmt (Qiao et al., 2007) ont souligné les relations génétiques étroites entre les taxons du cèdre méditerranéen et suggèrent pour eux le rang taxonomique sous-spécifique. Les études sur la diversité génétique et la phytogéographie de *C. atlantica* (Terrab et al., 2008), la diversité génétique de *C. libani* (Semaan et Dodd, 2008) et *C. brevifolia* (Eliades et al., 2011) ont décrit le haut niveau de variation génétique et les différences significatives entre les populations étudiées des espèces comparées. L'étude de Terrab et al. (2006) a montré un niveau élevé de diversité génétique chez *Cedrus atlantica* en comparaison avec les travaux de Panetsos et al. (1992) ; Scaltsoyiannes (1999) ; Lefèvre et al. (2004) ; Renau-Morata et al. (2005) ; Fady (2005) et attribuent cela aux différences de méthodologies appliquées et au fait que les échantillonnages ont été réalisés dans des régions différentes.

V. Dépérissement des cédraies au Maroc

V.1. Problèmes du dépérissement

Le dépérissement des forêts est devenu un phénomène planétaire complexe dont l'origine est à rechercher dans l'interaction de plusieurs stress environnementaux sévères qui affectent négativement la santé des arbres conduisant souvent à leur mortalité (Landmann, 1994). À cet effet, les sécheresses épisodiques et récurrentes prolongées associées à des hautes températures figurent parmi les principaux facteurs responsables de l'affaiblissement physiologique des arbres et de l'augmentation de leur vulnérabilité aux autres processus physiologiques de dépérissement (Mcdowell et al., 2008 ; Adams et al., 2010 ; Allen et al., 2010 ; Choat et al., 2012 ; Chbouki, 1994 ; Dubé, 2007). Chez les conifères, les facteurs biotiques détruisant les graines durant la phase de pré-dispersion, sont essentiellement représentés par des insectes ravageurs des graines et des cônes (Roques, 1983). Au Maroc, les premiers symptômes du dépérissement sur le cèdre de l'Atlas ont été observés dans le Moyen Atlas (Ifrane. Azrou) en 2001 (Badraoui et Assali, 2007 ; Benabid, 1994). D'après Chaaouan et al. (2011), le cèdre a perdu 0,3 % de sa superficie initiale, ou de 7,2 ha en quarante ans. À cet égard, ce phénomène s'est amplifié à la suite des sécheresses répétées qu'a connu le Maroc à partir des années 1980 (Zine El Abidine, 2003 ; Anonyme, 2007).

V.2. Causes du dépérissement

Le phénomène du dépérissement est beaucoup plus compliqué, et il est loin d'être la résultante d'un simple facteur. Il peut s'expliquer par l'interaction de plusieurs facteurs de stress de nature biotique et abiotique agissant de façon indépendante, additive, synergique ou antagoniste (Fig. 5) (Zine El Abidine, 2003).

V.2.1. Facteurs abiotiques

Divers facteurs abiotiques interviennent dans la déstabilisation des écosystèmes forestiers et le déclenchement des phénomènes de dégradation. Parmi ses facteurs, il se dégage le stress climatique. Ce dernier intervient par la sécheresse qui peut sévir longtemps (Garrec et al., 1989 ; Thomas et al., 2002; Lebourgeois et Becker, 1996 ; Varela, 2008 ; Garrigue et al., 2008 ; Le Meignen et Micas, 2008), par les températures extrêmes de l'air et du sol qui limitent les processus physiologiques particulièrement la photosynthèse, la transpiration, la respiration et l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs (Lamhamedi et Chbouki, 1994). Le stress chimique traduit par l'acidification des sols (Casparly, 1991), et le dépôt acide sec et humide (Rice et Lewis, 1988 ; Garrec et al., 1989; Walters et McCarthy,

1997 ; Thomas et al., 2002), est d'autant un facteur contribuant à l'affaiblissement des arbres. En plus de ces facteurs s'ajoute selon Thomas et al. (2002), le facteur « altitude » qui semble affecter parfois indirectement le fonctionnement physiologique de l'arbre.

V.2.2. Facteurs biotiques

Les facteurs biotiques représentés par les insectes xylophages et phyllophages (Mouna, 1994 ; Benhalima, 2004 ; Graf et Mzibri, 1994), les champignons (El Yousfi, 1994 ; Dubé, 2007) et les maladies cryptogamiques fongiques, bactériennes ou virales (Walters et Mccarthy, 1997) sont parmi les agents responsables de l'altération physiologique des arbres forestiers.

Au Maroc, les attaques de *Thaumetopoea* sp. sur les pins et le cèdre ont été dévastatrices pendant les années coïncidant avec une période de sécheresse (Zine El Abidine, 2003). Ceci est expliqué, d'après Candau (2008), par l'effet de l'augmentation des températures durant la période de sécheresse sur la croissance des premiers stades larvaires de l'insecte, permettant ainsi d'atteindre un stade de développement plus avancé avant la période hivernale et d'accroître ainsi la survie durant cette période. Ceci augmente par conséquent l'ampleur des dégâts. En plus, la sécheresse crée des conditions thermiques plus favorables pour la croissance, la reproduction et la résistance des insectes (Zine EL Abidine, 2003), qui accélèrent davantage le dépérissement des arbres (Chararas, 1982).

V.2.3. Coupe excessive

La coupe excessive du bois représente un autre facteur de disparition des peuplements du cèdre et de diminution de sa superficie, du fait qu'il constitue d'une part un excellent bois d'œuvre recherché pour la construction urbaine et navale (Abdessemed, 1981), et d'autre part la deuxième source d'énergie au Maroc, soit 30 % du bilan énergétique national (Dubé, 2007). A côté de ces facteurs, Benabid (2002) et Benhalima (2004) ajoutent également que le singe Magot de berbérie *Macaca sylvanus* dans certaines régions (Michlifén et Ain Kahla), provoque des dégâts parfois spectaculaires aux arbres en les écorçant intensivement surtout aux jeunes stades. L'action de cet animal n'est pas nouvelle mais date depuis les années 1940 (Dubé, 2007).

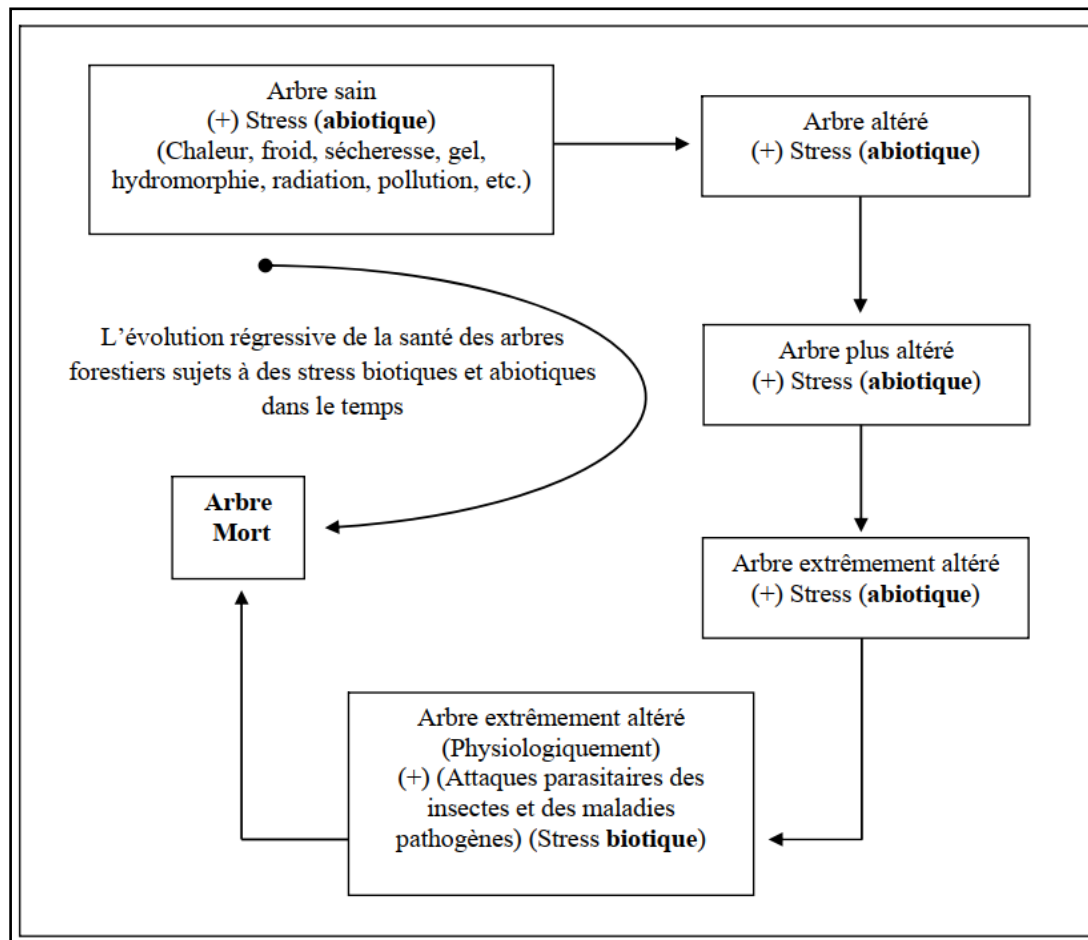


Figure 5. Le modèle de dépérissement des arbres forestiers (Zine El abidine, 2003).

VI. Conclusion

En dépit de l'importance du cèdre qui se découle de l'intérêt bioécologique et socio-économique de cette espèce elle-même et de ses qualités qui lui permettent d'occuper de plus en plus une place prééminente dans la forêt-méditerranéenne, et même de sa résistance aux incendies, la qualité de son bois, la valeur esthétique de ses peuplements. Il y a encore peu de connaissances sur l'ampleur et la structuration de sa variabilité génétique (Fao, 1989). En effet, le cèdre de l'Atlas est limité par la température et les précipitations ce qui le pousse à modifier sa morphologie pour acquérir des caractères d'adaptation. En revanche, les études liées à la morphologie et à l'anatomie de cette espèce restent très limitées et même inexistantes, elles s'orientent vers la comparaison de *Cedrus atlantica* avec les autres espèces des cèdres mais donne peu d'importance à la variabilité de *Cedrus atlantica*. De plus, à ce jour, aucune recherche n'a été effectuée sur la variation de la morphologie des aiguilles entre des populations génétiquement distinctes de *C. atlantica*.

Partie II : Zone d'étude

II.1. Localisation de la cédraie d'étude

La superficie de la cédraie du Maroc est de 130.000 ha répartis sur plusieurs massifs. La zone concernée par cette étude fait partie des trois massifs forestiers naturels sur lesquelles on a travaillé :

- Le massif d'Azrou et d'Ifrane au Moyen Atlas central, il s'agit des plus importants massifs forestiers de cèdres car ils s'étendent sur plus de 60000 ha (Benabid, 2000).
- Le massif de Tazekka au Moyen Atlas oriental avec une superficie de 800 ha (M'Hirit, 1994).
- Le massif d'Aït Ayach qui représente a bordure du Parc National du Haut Atlas oriental qui a une superficie de 26000 ha (Quezel et al., 1987).

II.1.1. Aperçu sur les massifs du Moyen Atlas

II.1.1.1. Reliefs

Le Moyen Atlas est une chaîne montagneuse orientée Nord-Est (NE) - Sud-Ouest (SW) et allongée sur environ 350 km. Il est délimité par la plaine de Saïs et le front de la nappe rifaine au Nord et par le bassin de Guercif au Nord-Est, les hauts plateaux à l'Est et la méséta côtière à l'Ouest, enfin la dépression de la Moulouya au Sud et Sud-Est (Arboleya et al., 2004) (Fig. 1).

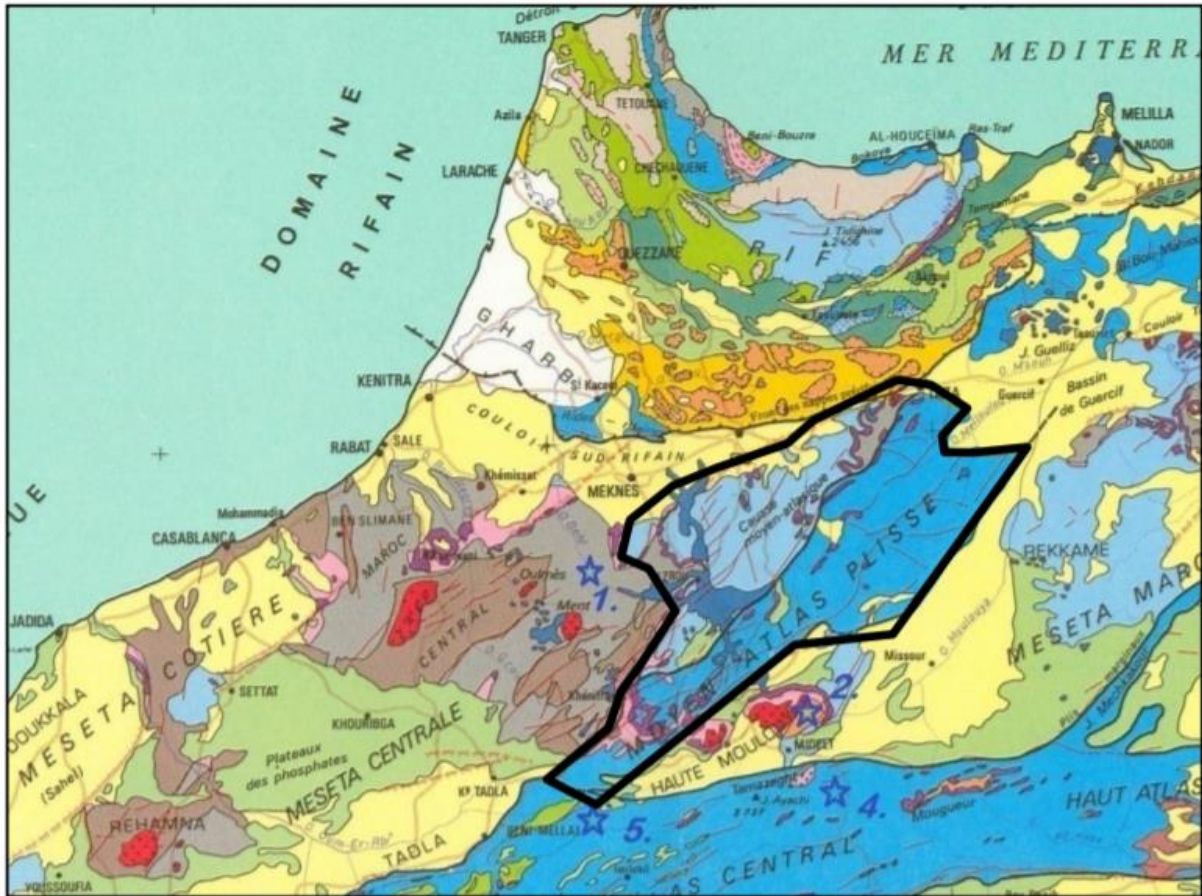


Figure 1. Localisation du Moyen Atlas

La majeure partie de la région du Moyen Atlas est constituée par la couverture mésozoïque et les formations tertiaires (Arboleya et al., 2004). Les affleurements reposent sur un substratum paléozoïque (Fig. 2) (Benkaddour, 1993). Ces formations paléozoïques affleurent généralement dans le massif de Tazekka et les boutonnières d'El Hajeb, de Bsabis, ...etc (Mouhssine et al., 2015).

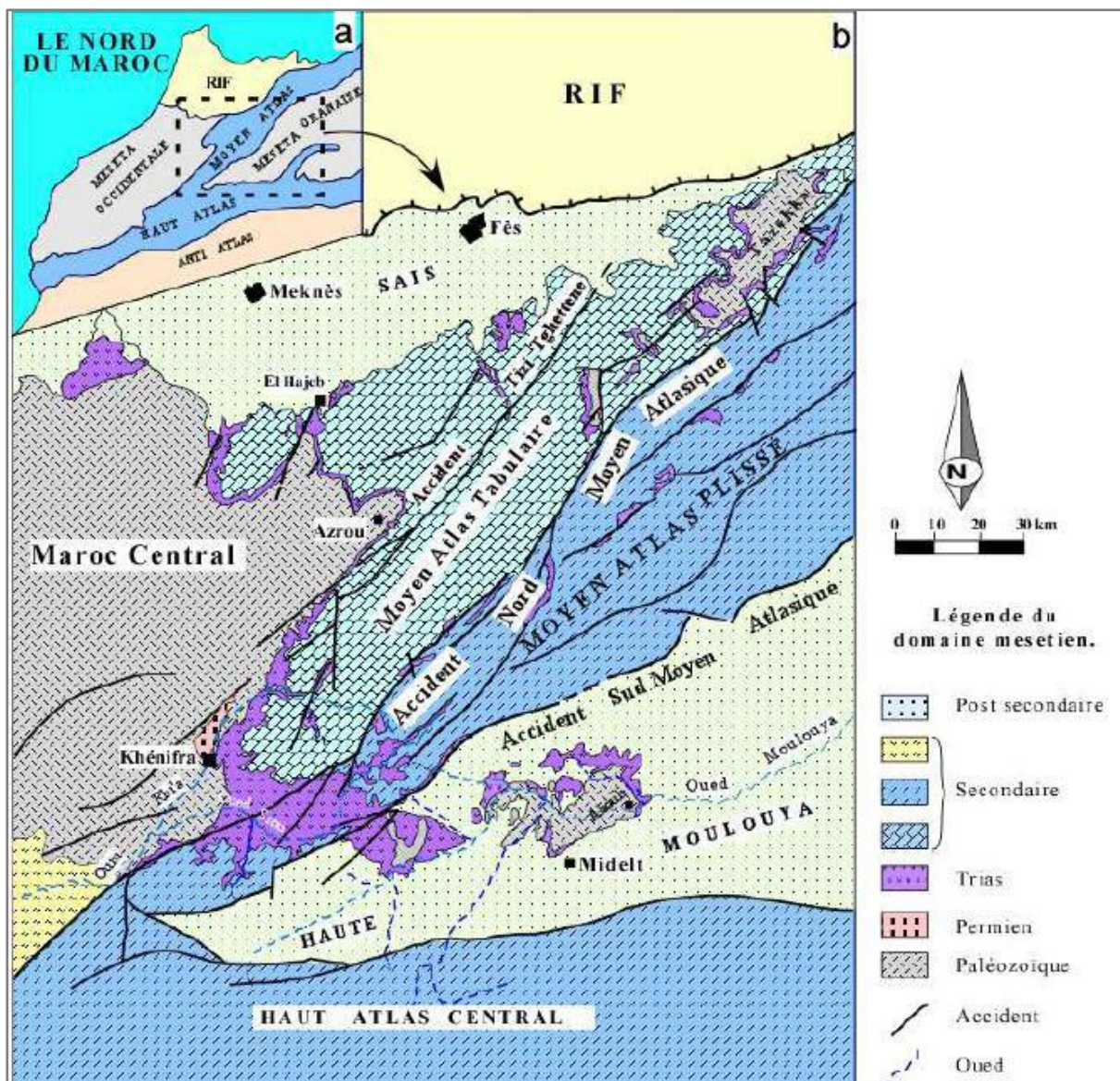


Figure 2. Carte du Nord du Maroc montrant les grands domaines structuraux (a) ; Carte géologique simplifié du Moyen Atlas et les structures autour (b) (Harmand et Moukadiri, 1986).

II.1.1.2. Végétation

Le Moyen Atlas offre tous les étages de végétation reconnus dans une région méditerranéenne (Fig. 3) : forêts, préforêts, matorrals, pelouses, steppes, zones humides, halophytes suite à sa position géographique particulière, la grande variabilité des conditions climatiques et variété de substrats géologiques. D'après Lamb et al. (1991), le couvert végétal du Moyen Atlas est marqué par la coexistence de forêts de cèdre de l'Atlas, de chêne vert, de chêne zène et de Pin maritime du Maghreb. Plus précisément le massif de Tazekka (Moyen Atlas oriental) a pour particularité de réunir dans un espace réduit six espèces forestières

majeures du Maroc : le cèdre de l'Atlas, le chêne zène, le Chêne liège, le chêne vert, le chêne kermès et le Thuya (Fougrach et al. 2007), ce massif représente 17 % de la flore vasculaire du Maroc (Fougrach et al. 2007).

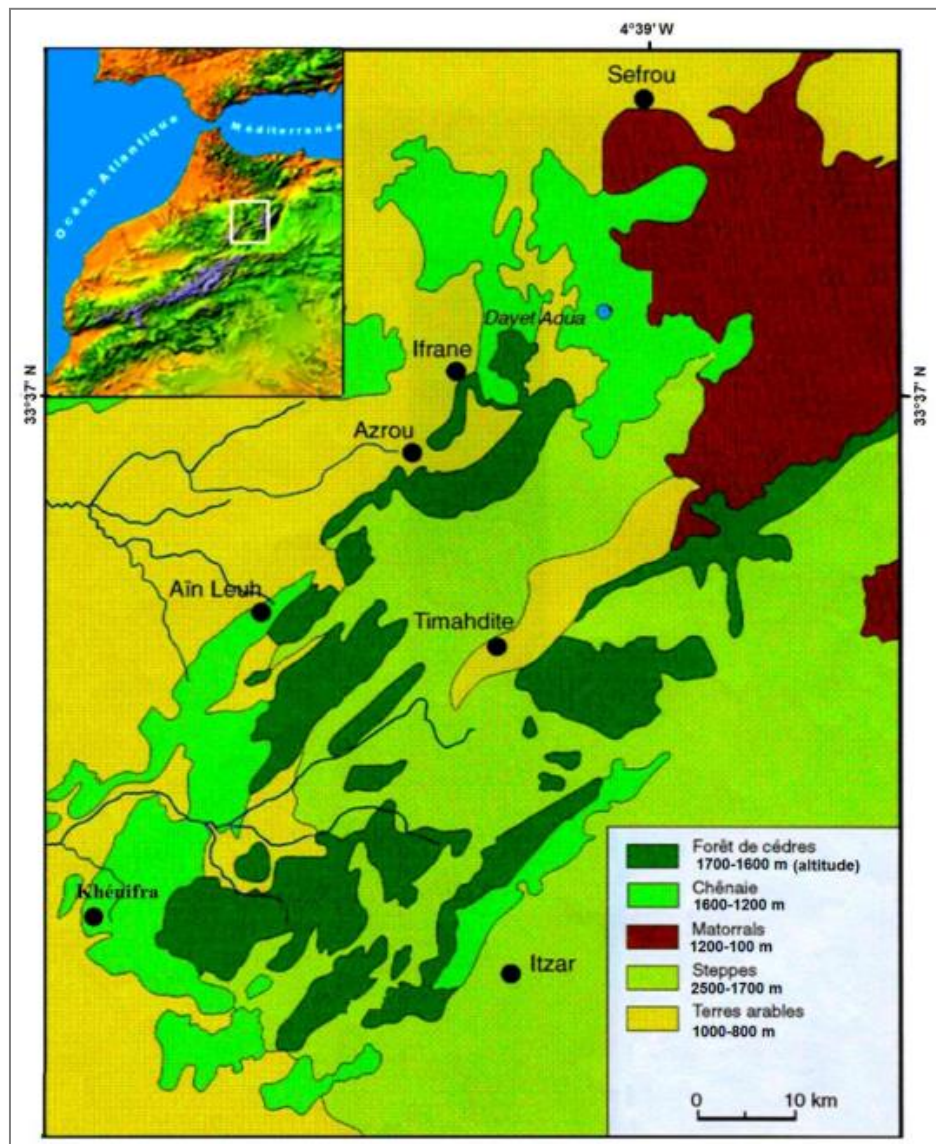


Figure 3. Formations végétales du Moyen Atlas central (Lecompte, 1986).

II.1.1.3.Climat

Le climat dans le Moyen Atlas est de type méditerranéen de montagne, il se caractérise par un climat humide et froid. Ce climat selon Martin (1981), est dû essentiellement à sa position altitudinale, sa situation géographique et son exposition aux influences marines. Les nuages venant de l'ouest donnent des précipitations abondantes (pluie, neige) au contact du Moyen Atlas. La barrière naturelle que forme la chaîne Atlasique crée une dissymétrie sur le plan climatique : la façade atlantique exposée aux vents venant du NW est plus arrosée ; quant

à la façade SE qui est soumise à l'influence du climat saharien (Baali, 1998). Les précipitations au niveau du Moyen Atlas peuvent être sous diverses formes (pluies ou neige) selon l'altitude. Il reçoit une quantité de précipitations importante allant de 700 mm à 1150 mm par rapport aux basses terres voisines qui ne dépasse pas 700 mm annuellement (Baali, 1998). Généralement la neige apparaît à partir de 1200 m ; mais cette limite connaît des fluctuations altitudinales selon les années (Baali, 1998). Les précipitations des neiges les plus prolongées se produisent dans la façade Ouest de l'escarpement d'Azrou et dans la zone Sud du Moyen Atlas. La fonte de ces neiges est due à des vents chauds venant du Haut Atlas et du Sahara orientale à la fin du mois de mars et avril (Rhoujjati, 2007). Le Moyen Atlas est une région où la température est principalement influencée par l'altitude, elle est plus basse par rapport aux plaines et aux plateaux avoisinants (plaine de Saïs et plateau de Moulouya) ayant des températures moyennes annuelles plus élevées : 17,8°C à Fès et Meknès (altitude de 400 à 530 m) et 17,3°C à Khénifra (860 m d'altitude). En général, la température est caractérisée non seulement par sa variabilité d'un point à l'autre, mais aussi par de grands écarts entre les températures maximales et minimales journalières, mensuelles ou annuelles (Baali, 1998). Selon Rhoujjati (2007), la température moyenne annuelle sur l'ensemble des Causses est de 12°C. Alors que la moyenne annuelle des températures minimales relevées au cours de la saison des pluies (d'Octobre à Mai) est de 3,8°C à Ifrane, 6,9°C à Imouzzet et 9,4°C à Azrou.

II.1.2. Aperçu sur le massif du Haut Atlas Oriental

II.1.2.1. Reliefs

Le Haut Atlas oriental appartenant au système atlasique (Fig. 4). Il se soulève massivement au nord, au dessus de la haute plaine de la Moulouya, quaternaire dans sa majeure partie. Au sud il surplombe les plaines sahariennes. À l'ouest, il est séparé du Haut Atlas central par le plateau des lacs. Vers l'est il se termine par les reliefs sahariens limités au nord par les Hauts plateaux (Rhanem, 2010). Il s'étend depuis l'Est de la ville de Bou Arfa jusqu'à la frontière maroco-algérienne (Mnissar Himyari et al., 2002). Du point de vue géologique, le Haut Atlas oriental se caractérise dans sa constitution par la prédominance des séries sédimentaires du jurassique avec, localement, des affleurements et des dépôts quaternaires (Rhanem, 2010). Il est bordé par les formations mésozoïques présentes encore sous forme de reliefs isolés jurassiques au centre de la dépression de Tamlelt (Du Dresnay, 1963). Il a constitué durant le Mésozoïque une fosse allongée, accidentée de paléoreliefs émergés, conséquence de l'héritage de l'orogénèse hercynienne. D'après Du Dresnay (1975), cette fosse est comblée du Trias au Crétacé par des séries carbonatées puis détritiques. La

phase finale de remplissage durant le Bathonien donne des sédiments de moins en moins profonds et de plus en plus terrigènes (Du Dresnay, 1979).

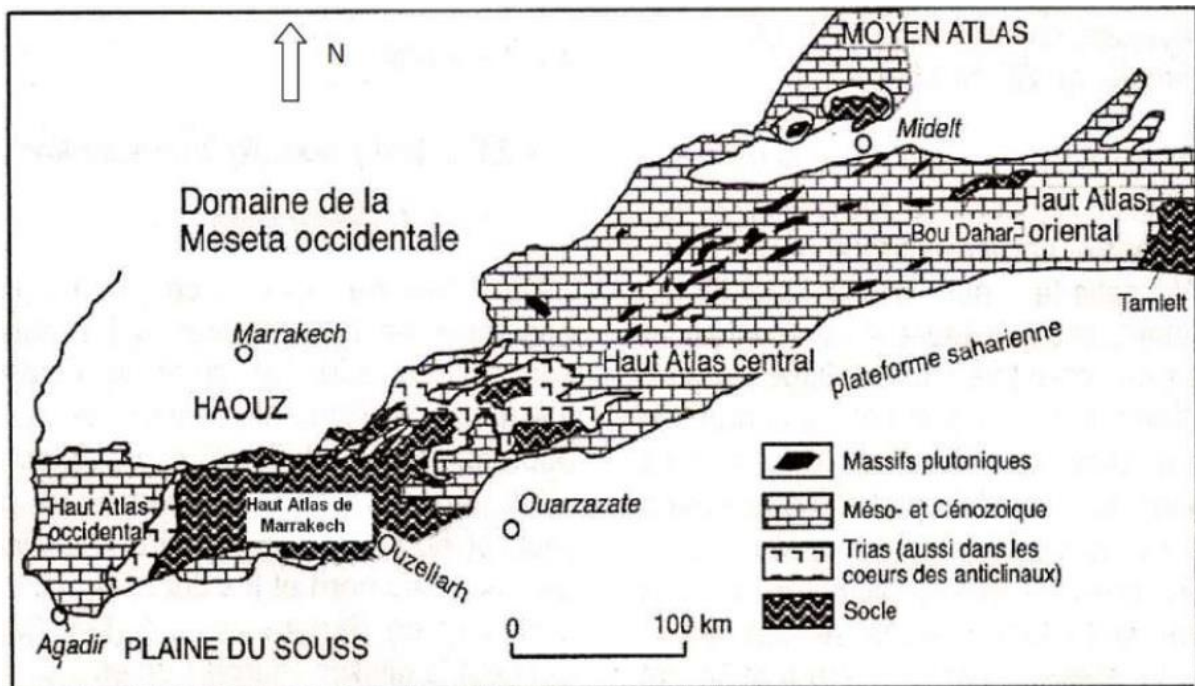


Figure 4. Subdivision dans le domaine atlasique (Piqué et al., 2007)

II.1.2.2. Végétation

La végétation du Haut Atlas oriental comprend des forêts de cèdre, de chêne vert et de Genévrier et de vastes étendues de steppes au-dessus de 3000 mètres d'altitude. La forêt de cèdre est la principale formation végétale sur le site, elle est la seule cédraie au Maroc qui occupe un vaste territoire de montagne rocheuse, tout en étant à la limite de son aire de répartition [1]. D'après Benabid (2000), le Haut Atlas Oriental se caractérise par la présence des écosystèmes différents. Un écosystème où le *Cedrus atlantica* est en voie de disparition présentant de plusieurs cèdres morts sur pieds, un autre à *Cedrus atlantica* et *Quercus rotundifolia* en voie de disparition dans lequel le cèdre atteint les stades de steppisation et de thérophytisation et un troisième écosystème à *Cedrus atlantica* et *Quercus rotundifolia* profondément perturbé, avec dégradation et érosion des sols qui favorise l'apparition du Pin d'Alep sur le versant, et la régénération du chêne vert et du cèdre de l'Atlas dans le vallon. Selon notre observation, le massif d'Aït Ayach qui se développe à moins de 7 km du Cirque de Jaaffar se caractérise par la présence de *C. atlantica* et de *Quercus ilex L.*

II.1.2.3. Climat

Le climat dans le Haut Atlas oriental est de type supraméditerranéen et montagnard méditerranéen, il se caractérise par un bioclimat semi-aride froid (Benabid, 2000 ; Taleb et Fennane, 2003). La zone de contact entre le Haut Atlas de Midelt et le bassin de la Moulouya est de type semi aride selon El Gasmi et al. (2013). Les précipitations au Haut Atlas oriental peuvent être sous formes de pluies ou neige selon l'altitude. Il reçoit une quantité des précipitations annuelles allant de 499 mm à 799 mm (M'Hirit, 1994). D'après Taillefer (1964), à Outerbate localité de Haute montagne dans le Haut Atlas oriental, on compte plus de 100 jours de gel et un cinquième des précipitations tombe sous forme de neige. La pluviométrie moyenne annuelle est de l'ordre de 345 mm au poste d'Anzar Oufounes, et 198 mm au poste de Midlet. La région se caractérise par deux périodes pluvieuses s'étendant de septembre à novembre et mars à mai, pendant laquelle les quasiment totalité des épisodes pluvieux sont observées et qui produisent une pluviométrie cumulée de l'ordre de 70 % de la pluviométrie annuelle. La saison sèche s'étend du mois de Juin à Aout et se distingue par une diminution des pluies qui ne dépassent guère 30 % de la pluie annuelle. L'épisode du janvier et février est caractérisée par le froid et la gelé (EL Gasmi et al., 2013). D'après M'Hirit (1994), le Haut Atlas oriental se caractérise par des températures maximas allant de 29,6°C à 23,2°C et des températures minimas allant de -8,3°C à -3,1°C.

II.2. Aperçu méthodologique global

Le matériel végétal, objet de cette étude, est le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, (Endl.) Manetti ex Carriere), qui est une essence endémique du Maroc et de l'Algérie (Lanier, 1994 ; Ripert et Boisseau, 1994 ; Labhar, 1998).

L'étude entreprise porte sur les aiguilles de différentes populations naturelles de cette espèce appartenant à différents zones déterminées dans le Moyen et le Haut Atlas (Fig.5 ; 6). Concernant l'échantillonnage, il a été effectué en fin Mars, Juin et Septembre 2014 et en Mai 2015. Le nombre des pieds choisis aléatoirement est de 70 pieds dans le Moyen Atlas et 20 pieds dans le Haut Atlas. Par la suite à partir de chaque pied on a récolté dix rosettes appartenant aux rameaux les plus âgés. Au laboratoire, les échantillons sont ensuite conservés et stockés à -20°C dans l'alcool à 70° jusqu'à leur utilisation. Le nombre des aiguilles prélevées de chaque rosette et le nombre des sections à réaliser sur chaque aiguille sont déterminé selon l'objectif ciblé de chaque manipulation. La réalisation et le traitement des préparations anatomiques sont décrits dans le chapitre I.3. Les analyses statistiques utilisées

dans cette thèse sont décrits en détails dans la partie « Matériels et méthodes » de chaque section de chapitre « Résultats et discussions ».

Pour aboutir aux objectifs menés, nous avons réalisé plusieurs sorties au Moyen Atlas central et oriental (Fig. 5), en bordure sud du Moyen Atlas et au Haut Atlas Oriental (Fig. 6).



Figure 5. Localisation des placettes d'étude (cercles en rouge) dans le Moyen Atlas central et oriental.



Figure 6. Localisation des placettes d'étude (cercles en rouge) dans la bordure sud du Moyen Atlas (1) : placette d'Aït Oufella et du Haut Atlas oriental (2) : placette d'Aït Ayach.

II.3. Analyse statistique des résultats

L'analyse statistique des résultats des mesures a fait appel à plusieurs outils complémentaires:

- Un calcul des paramètres statistiques descriptifs : moyenne, minimum, maximum et écartype.
- Les coefficients de variation (CV) de chaque trait au sein des populations ont été déterminés.

- L'analyse des corrélations linéaires de Pearson entre les caractères morpho-anatomiques de l'aiguille.
- L'analyse de la variance (ANOVA) à un facteur a été utilisée pour analyser les différences intra et inter populations pour chaque trait.
- L'analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée sur la moyenne de chaque arbre et les facteurs environnementaux.
- L'analyse post-hoc a été réalisée à l'aide du test de Tukey pour des comparaisons multiples.
- Le pouvoir discriminatoire d'un caractère particulier a été déterminé dans l'analyse de la discrimination avec un niveau de signification de $P \leq 0,01$ et $P \leq 0,05$.
- Les relations entre les populations ont été estimées sur le diagramme de dispersion de la fonction de discrimination dans l'espace entre les premières variables, après une analyse de discrimination par étapes sur l'ensemble des traits (Tabachnik et Fidell, 1996).
- Le dendrogramme des distances euclidiennes les plus proches a été réalisée en utilisant tous les caractères, selon la méthode de Ward, afin de vérifier les affinités entre les populations de *C. atlantica*.

Le logiciel statistique utilisé pour l'analyse statistique est IBM SPSS 20. 0.

Partie III : Expérimentation

Chapitre I. Mise en évidence des caractères morpho-anatomiques chez le cèdre de l'Atlas

I.1. Résumé

Nous avons étudié la variation de 34 caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) à partir de 28 arbres dans les forêts naturelles du Moyen Atlas Marocain. L'observation et l'évaluation des caractères macro et micro-morphologiques et anatomiques ont été réalisées sous microscope optique sur 92 aiguilles. Les arbres étudiés présentent une diversité considérable pour les caractères d'aiguilles. La variation la plus élevée a été trouvée pour 11 caractères et la plus faible pour 23 traits avec un pourcentage de variation qui ne dépassent pas 20 %.

I.2. Introduction

Les études taxonomiques ont surtout porté sur l'étude des traits morphologiques et anatomiques. Plusieurs auteurs (Gaussen, 1964 ; Maheshwari et Biswas, 1970 ; Krüssmann, 1985 ; Vidaković, 1991 ; Eckenwalder, 2009 ; Marin et al., 2009; Farjon, 2010) se sont basés sur des traits morphologiques dans la réalisation des clés de détermination des cèdres. En plus de ces traits, Jasińska et al. (2013) ont ajouté un ensemble des caractères morpho-anatomiques et ont détecté qu'ils discriminent anatomiquement les taxons. De même, Eo et Hyun (2013), ont montré que les différences dans les caractéristiques des feuilles reflètent l'adaptabilité des espèces dans des habitats complexes, ainsi que leur histoire évolutive. Récemment, selon Huang et al. (2015) et Zhang et al. (2017) les caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles sont importants pour évaluer la variation des populations des espèces de conifères et les variations de ces traits sont considérées comme la conséquence de l'évolution génétique et peuvent être utilisées pour la variation géographique et les études écologiques. Les traits morphologiques et anatomiques permettent la différenciation entre les espèces méditerranéennes de *Cedrus* et l'implication taxonomique de *C. atlantica* (Jasińska et al., 2013). Ce dernier a été se différencier par des caractères morphologiques liés aux arbres, rameaux, cônes et aiguilles (Farjon, 1990 ; Dirr, 1990 ; Hillier, 1991 ; Loureiro, 1990 ; Loureiro, 1994). En revanche les études liées à l'anatomie de cette espèce restent très limités et même inexistantes, elles s'orientent vers la comparaison de *Cedrus atlantica* avec les autres espèces des cèdres mais donne peu d'importance à la variabilité de *Cedrus atlantica*.

L'objectif de cette étude est de (i) tester les traits morpho-anatomiques des aiguilles reconnues discriminant des espèces de conifères chez le cèdre de l'Atlas (ii) rechercher des nouveaux caractères pour bien cerner la variabilité au sein du cèdre de l'Atlas.

I.3. Matériels et méthodes

Le matériel végétal pour cette étude a été collecté en fin Mars 2014 dans les forêts naturelles du cèdre de l'Atlas dans le Moyen Atlas central. Il couvre une large gamme latitudinale de 33°11'10" N à 33° 44'98" N et longitudinale de 5°05'66" à 5°13'23" O. Pour étudier la diversité morphologique et anatomique des aiguilles de *Cedrus atlantica*, une évaluation des caractères morpho-anatomiques, inspirés de plusieurs études sur le genre *Cedrus*, le genre *Pinus* et autres (Arbez et al., 1978 ; Vidaković, 1991 ; Farjon, 2010 ; Boratyńska et al., 2003 ; Urbaniak et al., 2008 ; Boratyńska et al., 2011 ; Jasińska et al., 2013 ; Huang et al., 2015) a été réalisé pour la première fois ici (Tab. 1). Pour le caractère canaux résinifères dans cette étude, on donne l'abréviation CR₁ pour le canal résinifère le plus grand et CR₂ pour le plus petit dans la même section transversale, la même chose pour le caractère Dy₁ et Dy₂ qui représentent successivement la distance séparant CR₁ et CR₂ du cylindre centrale (Cc). La disposition des principaux constituants d'une aiguille du cèdre de l'Atlas sur lesquels on est basé pour déterminer les caractères étudiés dans ce travail est illustrée dans la figure 1. Nous avons examiné un total de 75 aiguilles échantillonnées au hasard à partir de 28 arbres. Ces aiguilles sont utilisées pour l'étude de 34 traits morphologiques et anatomiques nouveaux et ceux reconnues discriminants dans les espèces de conifères.

Les échantillons ont été conservés dans de l'alcool à 70 % et stockés à -20°C pendant le temps suffisant pour effectuer les coupes transversales. Les préparations anatomiques ont été faite à main levée (Fig. 2) sur la partie centrale de chaque aiguille. Les coupes transversales ont été traitées avec du NaOH à 5 % pendant 4 h à 70°C pour clarifier les tissus cellulaires selon les méthodes d'Arnott et Brady citées par Ruzin (1999). Après le montage des coupes traitées entre lame et lamelle, les sections sont observées au microscope du faible au fort grossissement pour relever tous les détails anatomiques des échantillons. Ensuite, les préparations ont été photographiées avec une caméra intégrée au microscope optique (Optika DM-15). Les mesures biométriques des caractères étudiés sont faites avec une précision de 1 µm à l'aide de logiciel Opmias ver. 1.3.0.0. sur 10 sections transversales par aiguille. La moyenne arithmétique, le minimum, le maximum, l'écartype et le coefficient de variation (CV) sont calculés pour chaque caractère on utilisant IBM SPSS Statistics 20. Les résultats

obtenus sont illustrés par des représentations graphiques et par des observations microscopiques.

Tableau 1. Caractères des aiguilles analysées.

Abréviation	Caractère
Nl	Longueur de l'aiguille
Nh	Hauteur de l'aiguille
Nw	Largeur de l'aiguille
Ct	Hauteur de la cuticule
Eh	Hauteur de cellule épidermique
Ew	Largeur de cellule épidermique
Hh	Hauteur de cellule hypodermique
Hw	Largeur de cellule hypodermique
Bh	Hauteur de cylindre central (endoderme)
Bw	Largeur de cylindre central (endoderme)
Ceh	Hauteur de cellule endodermique
Cew	Largeur de cellule endodermique
Nc	Nombre des canaux résinifères
Ns	Nombre de stomates
Nf	Nombre de facettes
C _{1w}	Largeur du canal résinifère 1
C _{1h}	Hauteur du canal résinifère 1
C _{2w}	Largeur du canal résinifère 2
C _{2h}	Hauteur du canal résinifère 2
Dy ₁	Distance entre le canal résinifère 1 et le cylindre central
Dy ₂	Distance entre le canal résinifère 1 et le cylindre central
CT ₁	Pourcentage de cellules avec paroi mince et lumière large de canal résinifère 1
CI ₁	Pourcentage de cellules avec caractère intermédiaire de canal résinifère 1
CF ₁	Pourcentage de cellules avec paroi épaisse et lumière petite de canal résinifère 1
CT ₂	Pourcentage de cellules avec paroi mince et lumière large de canal résinifère 2
CI ₂	Pourcentage de cellules avec caractère intermédiaire de canal résinifère 2
CF ₂	Pourcentage de cellules avec paroi épaisse et lumière petite de canal résinifère 2
Nh/Nw	Rapport entre les dimensions de l'aiguille
Nw/Bw	Rapport entre la largeur de l'aiguille et la hauteur de cylindre central
Bw/Bh	Rapport entre les dimensions de cylindre central
Nl/Nw	Rapport entre la longueur et la largeur de l'aiguille
Hh/hw	Rapport entre les dimensions de cellule hypodermique

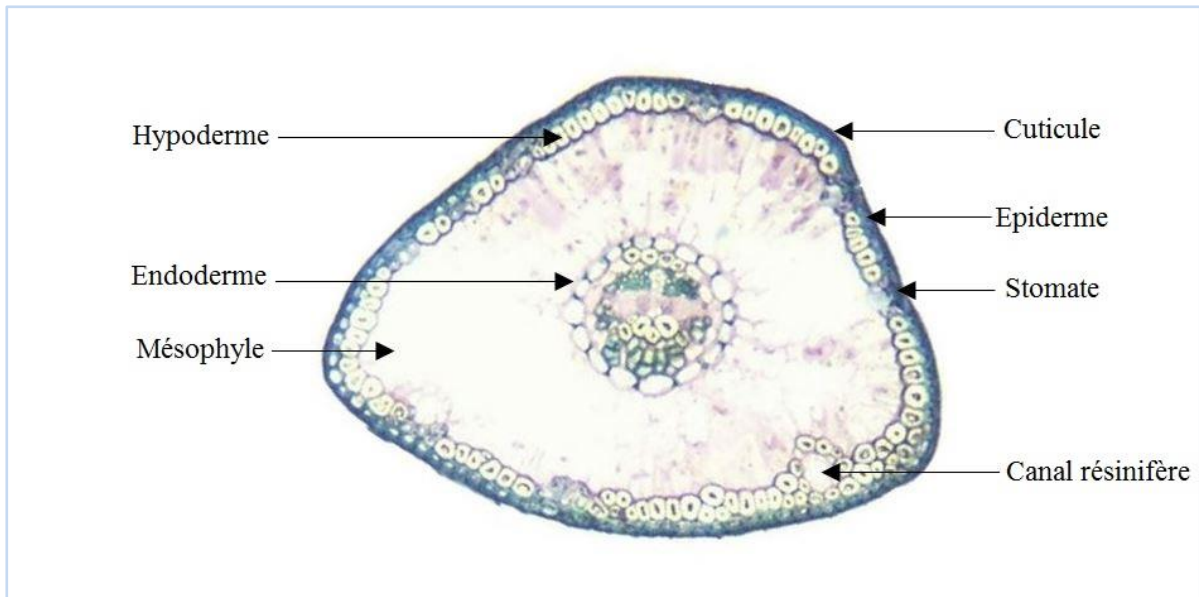


Figure 1. Section transversale présentant les principaux constituants anatomiques d'une aiguille du cèdre de l'Atlas.

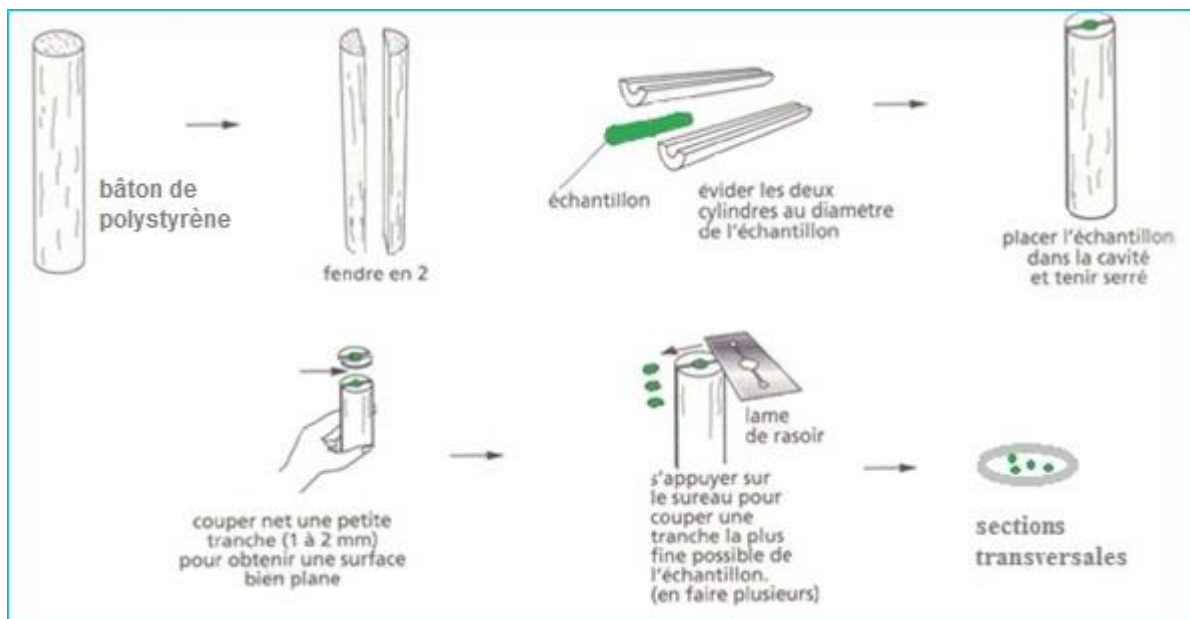


Figure 2. Etapes de préparation des sections transversales avec la méthode de coupe à main levée.

I.4. Résultats

I.4.1. Observations microscopiques

Les observations microscopiques des sections transversales des aiguilles de *Cedrus atlantica* nous montre que ces sections présentent des formes qui varient de 3 à 6 facettes et qu'elles sont constituées principalement par : un épiderme présenté d'une couche unique de

cellules lignifiées, un hypoderme qui est formé d'une couche de cellules très lignifiées avec la présence parfois de deux couches dans les angles des aiguilles, une continuité de l'épiderme et l'hypoderme interrompu par la présence de nombreuses stomates (Fig. 1). Juste en dessous de l'hypoderme, on observe la présence de canaux résinifères qui placés en position abaxiale dans le mésophylle. Le centre de la section transversale se caractérise par la présence d'un endoderme qui entoure le système vasculaire (Fig. 1).

I.4.2. Etude de la variation des caractères morpho-anatomiques dans les aiguilles de *Cedrus atlantica*

Le tableau 2 ci-dessous montre les résultats de l'analyse descriptive des différents caractères étudiés. D'après ce tableau, les caractères Nh, Nw, Dy₁, Dy₂, Bh et Bw représentent la fourchette la plus élevée de variation avec une valeur moyenne de Nh égale à 720,34 µm varie de 587,68 µm à 923,47 µm, de Nw égale à 846,24 µm qui varie de 666,66 µm à 1032,2 µm, de Dy₁ égale à 173,47 µm allant de 79,52 à 847,67 µm, de Dy₂ égale à 40,52 µm allant de 132,51 à 240,42 µm, de Bh égale à 270,93 µm qui varie de 161,88 à 392,8 µm et pour le trait Bw avec une valeur moyenne de 296,10 µm allant de 219,04 à 397,32 µm. La comparaison des coefficients de variation (CV) des caractères étudiés montre que 23 traits parmi les 34 représentent un pourcentage de variation ne dépassant pas 20 % et plus stable par rapport aux autres (Fig. 3). Ces 23 traits sont représentés essentiellement par la longueur de l'aiguille (NI), le nombre de facettes (Nf), le pourcentage des cellules avec paroi mince et lumière large (Ct₁), les dimensions de l'aiguille (Nh et Nw), du cylindre central (Bw et Bh), de cellules épidermique (Ew et Eh), de cellules hypodermiques (Hw et Hh) et des cellules endodermiques (Cew et Ceh). Alors que les 11 caractères restants varient plus. Ils sont représentés principalement par les traits NC, DY₁, DY₂, CF₁ qui ont des CV supérieurs à 40 % (Fig. 3).

Tableau 2. Analyse descriptive des caractères des aiguilles du cèdre de l'Atlas étudiés dans le Moyen Atlas. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1

	NI	Nh	Nw	Ct	Eh	Ew	Hh	Hw	Ht	Bh	Bw	Ceh	Cew	Nc	Ns	Nf	C ₁ h
min	11	587,68	666,66	5,15	11,52	16,64	22,48	19,87	1,81	161,88	219,04	24,75	32,92	0	3	3	22,39
max	22	923,47	1032,2	16,19	23,74	37,00	50,17	51,08	7,90	392,8	397,32	51,35	82,79	2	10	6	87,91
moyenne	15,92	720,34	846,24	10,25	17,30	25,09	33,81	29,78	3,83	270,93	296,10	36,87	53,68	1,12	6,64	5,05	53,93
ecartype	2,43	77,42	89,51	2,40	2,71	3,80	5,26	4,85	1,07	36,19	35,84	5,66	9,64	0,61	1,30	0,58	14,56

Tableau 2 (suite)

	C _{1w}	C _{2h}	C _{2w}	Dy ₁	Dy ₂	CT ₁	CI ₁	CF ₁	CT ₂	CI ₂	CF ₂	Nh/Nw	Nw/Bw	Bw/Bh	NI/Nw	Eh/Ew	Hh/Hw
Min	25,93	29,13	33,34	79,52	132,51	26,92	25	8,69	33,33	39,13	13,04	0,09	2,21	1	2,69	0,51	0,46
max	101,65	68,30	78,94	847,67	240,42	165,73	151,15	83,3	47,82	47,37	25	0,98	3,65	1,28	31,71	0,93	1,57
moyenne	64,76	45,21	54,46	173,47	40,526	40,53	40,56	19,95	38,93	42,61	18,45	0,84	2,87	1,09	19,06	0,69	1,14
ecartype	16,70	10,94	12,68	78,92	37,81	5,53	4,678	9,46	4,22	3,24	3,24	0,10	0,26	0,06	3,98	0,09	0,16

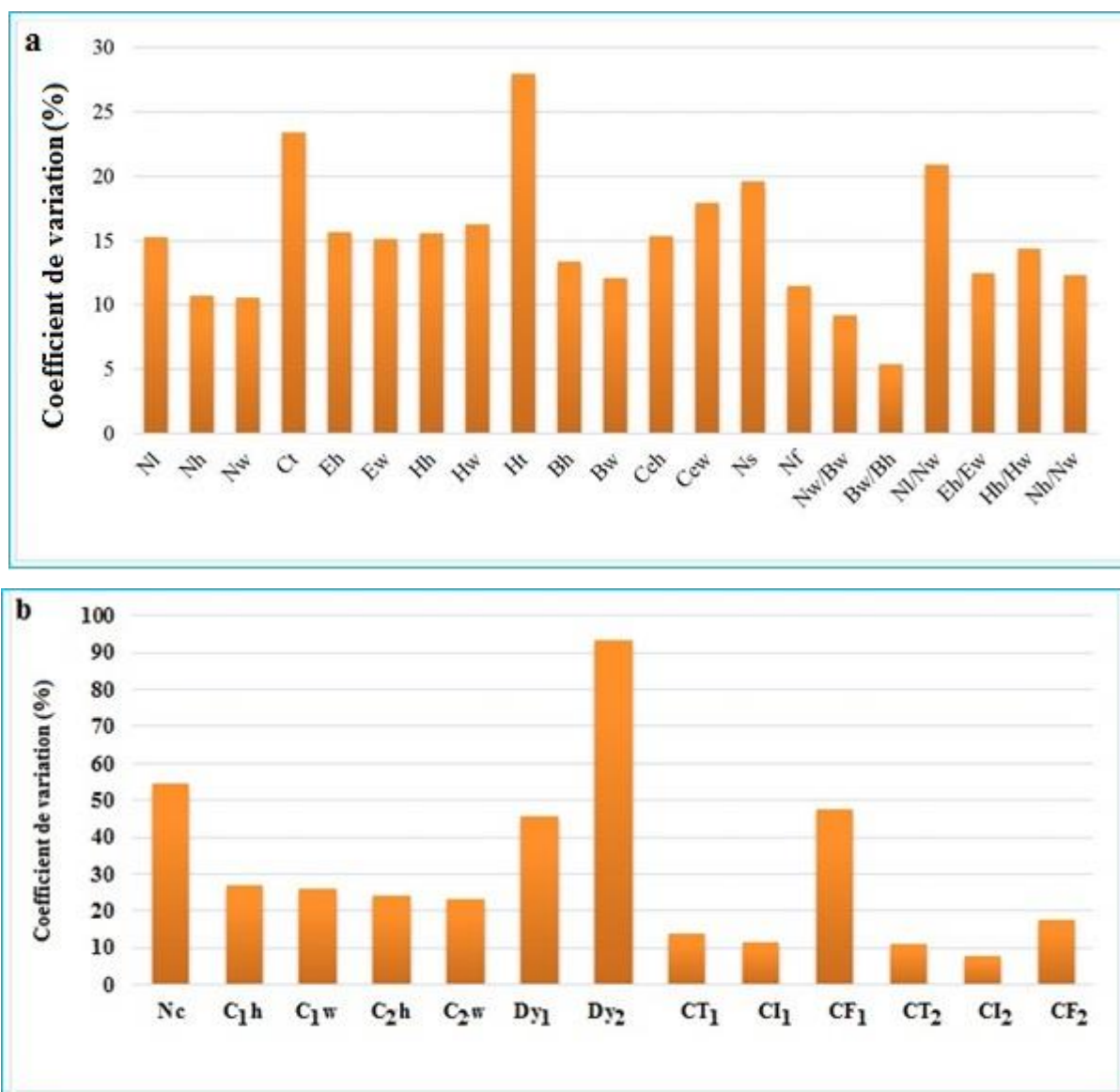


Figure 3. Coefficient de variation des caractères étudiés pour les aiguilles du cèdre de l'Atlas. **a** : Caractères morpho-anatomiques étudiés ; **b** : Caractères anatomiques liés aux canaux résinifères. Les acronymes sont décrits dans le tab. 1.

I.5. Discussion

Dans cette étude préliminaire, les caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles du cèdre de l'Atlas montrent l'existence d'une large variation entre ces traits (Fig. 3, Tab. 2). Les caractères Nh, Nw et Dy_1 représentent les valeurs moyennes les plus élevées qui sont proches de celles trouvées par Jasińska et al., (2013) dans les aiguilles du cèdre de l'Atlas pour les échantillons du Rif et du Moyen Atlas Marocain. Alors que Vidaković (1991) et Farjon (2010) ont trouvé des valeurs moyennes de Nh et Nw beaucoup plus élevées chez les espèces de *Cedrus*. Les valeurs moyennes de la distance entre les canaux résinifères et le cylindre central (Dy_1 et DY_2) trouvées ici, variées de 40,52 μm à 173,47 μm . Tandis que Jasińska et al. (2013), ont trouvé des valeurs moyennes de 165,21 μm et de 142,29 μm dans les aiguilles du cèdre du Moyen Atlas et du Rif respectivement. Les caractères Nh, Nw, CT_1 , CT_2 , CI_1 et CI_2 sont trouvées ici les moins variables. Les valeurs du CV de Nh et Nw sont proches de celles trouvées par Jasińska et al. (2013) chez *Cedrus atlantica*, *C. libani* et *C. brevifolia*. Dans d'autres études, ces deux caractères présentant un pourcentage de variation significatif entre les populations naturelles de *P. yunnanensis* dans le Sud-Ouest de la Chine et de *P. peuce* au Monténégro et en Serbie, respectivement (Huang et al., 2015 ; Nikolić et al., 2015). Au contraire, ces deux traits sont trouvés non discriminants entre les populations de *P. sylvestris* dans les montagnes de Tatra (Urbaniak et al., 2008). Le caractère distance entre les canaux résinifères et le cylindre central (Dy) dans notre étude ayant un CV élevé, allant de 45,49 % pour Dy_1 à 93,29 % pour Dy_2 (Fig .3). En revanche, Jasińska et al. (2013) ont trouvés que ce trait est plus stable, avec des valeurs de CV variable de 15,15 % dans le Rif à 20,46 % dans le Moyen Atlas.

La valeur moyenne du nombre des canaux résinifères (Nc) trouvée ici égale à 1,12 est proche à celles trouvées par Jasińska et al. (2013) chez *C. atlantica* du Rif, mais inférieure à celles détectées chez *C. atlantica* du Moyen Atlas. Le CV de ce trait est plus élevé que celui rapporté par Jasińska et al. (2013) pour le genre *Cedrus*. Le désaccord de nos résultats avec les résultats obtenus chez *C. atlantica* dans le Moyen Atlas par Jasińska et al. (2013) peut être du au nombre des échantillons étudiées, comme il peut être due à l'âge de l'arbre sur lesquels ils se sont basés (Lin et al., 2001). Dans une autre étude de Huang et al. (2015), l'élévation du nombre des canaux résinifères augmente la résistance au stress dans les habitats à plus haute altitude et même il pourrait réduire l'influence de la sécheresse. D'autre part, chez le genre *Pinus* ce caractère a été trouvé discriminant entre les espèces et les populations (Boratyńska et

Bobowicz, 2001 ; Jasińska et al., 2013 ; Sękiewicz et al., 2013 ; Huang et al., 2015), et non discriminant entre les populations de *P. sylvestris* selon l'étude de Urbaniak et al. (2008).

Chapitre II. La structure de l'aiguille met en évidence l'adaptabilité écologique et la microévolution des populations naturelles de *Cedrus atlantica* au Maroc

Ce chapitre a été publié : El Bakkali N. and Bendriss Amraoui M., 2022. Structure of Needle Highlights Ecological Adaptability and Microevolution of Natural Populations of *Cedrus atlantica* in Morocco. International Journal of Forestry Research; Volume 2022, Article ID 5415807, 9 pages. <https://doi.org/10.1155/2022/5415807>.

II.1. Résumé

L'étude des caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles est importante pour évaluer la variation géographique des espèces de conifères. Des pieds de quatre populations de *Cedrus atlantica* ont été étudiés, en se basant sur l'analyse des traits morphologiques et anatomiques. Les résultats de l'ANOVA ont montré que les variations intra et inter populations étaient significatives pour tous les traits. Le nombre de lignes stomatiques (NLS) et la longueur de l'aiguille (NL) sont liés négativement à l'altitude et positivement à la latitude alors que la largeur de l'aiguille (NW) et l'épaisseur de la cuticule (CT) ont été liées négativement avec la longitude et la température. De plus, les deux caractères NL et NW sont liés inversement aux précipitations. Le nombre des aiguilles par rosettes (NN/R) était corrélé négativement avec la température. Les trois premières composantes principales ont représenté 76,48% de la variation avec des valeurs propres >1. Selon le test de Tukey's, toutes les populations avaient au moins trois caractères qui les séparent avec un degré statistiquement significatif. De plus, la classification hiérarchique nous a conduits à l'individualisation de trois groupes principaux. Ces résultats seront discutés tout en prenant en considération les conditions environnementales.

Mots clés: *Cedrus atlantica* ; Variation géographique ; Morphologie ; Anatomie ; Aiguille.

II.2. Introduction

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* L. Manetti) est une essence endémique des montagnes de l'Afrique du Nord qui suscite un intérêt international grandissant pour son utilisation en reboisement des terrains dégradés à cause de sa large amplitude écologique (Lanier, 1994 ; Ripert et Boisseau, 1994 ; Sabatier et Barthlemy, 1994 ; Labhar, 1998). Il occupe des grandes surfaces et forme spontanément sept blocs géographiques en Afrique du

Nord dont trois situés dans les montagnes marocaines : Rif, Moyen et Haut Atlas (Bariteau et al., 1999 ; Moussouni et Boubaker, 2015). Au Maroc les cédraies du Moyen Atlas central constituent la part importante du cèdre avec une superficie d'environ 120.000 ha sur un substrat calcaire ou dolomitique (Lias et Jurassique) (Bariteau et al., 1999). Deux groupes se distinguent par leur structure morphologique et phytoécologique : le groupe du Causse moyen Atlasique tabulaire au Nord et le groupe du Moyen-Atlas plissé au Sud constitué par des reliefs plus individualisés (Peyre, 1979 ; Achhal et al., 1980). L'amplitude écologique de cette espèce est relativement assez large au Maroc comme ailleurs. Cette plasticité écologique fait que l'arbre présente des paysages multiples et imbriqués en fonction des conditions climatiques, édaphiques et topo-climatiques (Ezzahiri, 1989 ; Labhar, 1998).

Les aiguilles sont classées parmi des organes d'assimilation les plus vigoureux en particulier chez le pin du fait qu'elles ont des effets importants sur la physiologie et l'adaptabilité écologique (Jasińska et al., 2013 ; Ghimire et al., 2014). Bien que la plupart des traits morphologiques et anatomiques des aiguilles soient stables au niveau des espèces, les chercheurs ont démontré que des variations génétiques intra espèces existent en général (Huang et al., 2015). Certains chercheurs ont également découvert des caractéristiques d'adaptation des traits d'aiguille à l'environnement (Nobis et al., 2012 ; Legoshchina et al., 2013 ; Xing et al., 2014) ainsi qu'une microévolution au sein des espèces et une évolution des aiguilles par la comparaison de la morphologie et de l'anatomie (Boratyńska et Lewandowska, 2009 ; Androsiuk et al., 2011 ; Nikolić et al., 2013 ; Tiwari et al., 2013). Körner (2007) a proposé la théorie du phénomène biologique liée à l'altitude, qui a eu des effets négatifs sur les communautés végétales telles que la réduction du nombre d'espèces végétales (Nagy, 2003), la productivité végétale (Luo et al., 2004), les tendances de la taille des organes (Fabbro et Körner, 2004), la physiologie et la morphologie des plantes (Hoch et Körner, 2003), l'écologie des gènes (Reisch et al., 2005) et les caractéristiques de l'histoire vitale (Klimes, 2003). De plus Friend et Woodward (1990) et Körner (2007), ont montré que des facteurs physiques comme la croissance, l'altitude, la diminution de la température de l'air, la pression atmosphérique, l'augmentation des précipitations et la vitesse du vent ont une incidence sur le développement des plantes.

Les seules études publiées au cours de la dernière décennie sur la différenciation taxonomique et géographique des conifères montrent que les caractéristiques morphologiques et anatomiques sont importantes dans la reconnaissance des relations phylogénétiques et du schéma géographique de la variation chez les Pinacées (Jasińska et al., 2013 ; Jenner, 2004). Ainsi, au Maroc et ailleurs, la taille et le nombre des aiguilles par rosette, et le nombre de

stomates, etc. ont été utilisés comme critères de différenciation des espèces et des arbres dans les pépinières et les populations naturelles (Benabid, 1994 ; Sabatier et al., 2003). Ces auteurs ont également révélé que les populations du Haut Atlas et du Rif sont plus faciles à caractériser, tandis que celles du Moyen Atlas sont morphologiquement plus complexes et nécessitent des investigations plus détaillées sur la morphologie des aiguilles, qui sont limitées. Malgré l'intérêt des ressources génétiques forestières marocaines, peu d'études ont porté sur la variation des traits morphologiques dans la nature et le peu d'information dont on dispose provient principalement des aiguilles cultivées en pépinière (Arbez et al., 1978).

L'objectif principal du présent travail est l'analyse de la variation des traits morphologiques et anatomiques intra et inter populations du *Cedrus atlantica* dans les Atlas marocains. De plus, nous nous intéressons à chercher la liaison entre la variation des traits avec la géographie et les conditions environnementales qui sera utile pour comprendre l'adaptabilité écologique et la micro-évolution du *C. atlantica*.

II.3. Matériels et méthodes

II.3.1. Échantillonnage et mesures

Le matériel utilisé dans cette étude a été recueilli en Mai 2015 dans quatre populations géographiques du *C. atlantica* : Moudemame (M), Tazekka (T), Aït Oufella (O) et Aït Ayach (A), situées respectivement dans le Moyen Atlas central, le Moyen Atlas oriental et le Haut Atlas (Tab. 1).

La population de M est pure et dense sur un plateau et ayant un bioclimat humide frais et stable. La population de Tazekka se caractérise par une cédraie représentant l'une des plus grandes réserves du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) ainsi qu'une zone protégée depuis plus de cinquante ans. Cette cédraie s'étend sur 850 hectares où les cèdres poussent sur un substratum de schistes primaires non calcaires. La forêt d'Aït Oufella, d'une superficie de 5650 ha, est située à environ 40 km au nord-ouest de Midelt (Rhanem, 2011). Le climat général d'Aït Oufella est caractérisé par une faible pluviométrie et une sécheresse marquée pendant une longue partie de l'année (Rhanem, 2009). La population d'Aït Ayach (A) se développe à moins de 7 km du Cirque de Jaaffar et se caractérise par la présence de *C. atlantica* et de *Quercus ilex* L. avec un climat continental semi-aride. Dix arbres ont été sélectionnés au hasard dans chaque population chez des adultes porteurs des cônes. La distance entre les arbres échantillonnés était au moins 30 m. À partir de chaque arbre sélectionné dans chaque population dix rosettes ont été collectées et une aiguille de chacun a été sélectionnée. Un total de 400 aiguilles entièrement développées et non endommagées ont

étaient utilisés pour faire nos analyses. Les dix aiguilles échantillonnées par individu ont été sélectionnées pour réaliser des coupes transversales. La conservation des échantillons, le traitement des préparations transversales et les mesures des caractères anatomiques sont fait selon la méthode décrite dans le chapitre I.3. Six caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles de cèdre de l'Atlas ont été étudiés. La longueur de l'aiguille (NL) a été déterminée manuellement avec une précision de 0.25 mm. Le numéro de l'aiguille/rosette (NN/R) a été compté pour chaque échantillon. Le nombre de facette (NF) a été déterminé à partir des coupes transversales sous microscope.

Le nombre de lignes stomatiques (NLS) est déterminé pour dix coupes transversales de la même aiguille sur la partie centrale et en garde le nombre le plus élevé parmi les dix valeurs obtenues sous le microscope. La mesure de la largeur des aiguilles (NW) et de l'épaisseur de la cuticule (CT) ont été déterminé avec une précision de 1 μm en utilisant la meilleure image d'une section pour chaque aiguille. Les données climatiques des populations échantillonnées (tableau 1) ont été obtenues à partir de www.climate-data.org.

Tableau 1. Localisation et caractéristiques géographiques des populations étudiées du cèdre de l'Atlas au Maroc. T : température moyenne annuelle, Tmax : température moyenne maximale, Tmin : température moyenne minimale, P : précipitation moyenne annuelle.

Populations	Région	Latitude	Longitude	Altitude (m)	T (°C)	Tmax (°C)	Tmin (°C)	P (mm)
Moudemame (M)	Moyen Atlas Centrale	33°25' N	5°11' W	1780	14,2	24,6	6,5	779
Tazekka (T)	Moyen Atlas Orientale	34°08' N	4°10' W	1750	12,1	22	3,9	456
Aït Oufella (O)	Haut Atlas	32°58' N	5°03' W	1982	14,7	25,2	6	263
Aït Ayach (A)	Haut Atlas	32°31' N	4°59' W	1972	12	23,1	3,1	459

Tableau 2. Caractères morphologiques et anatomiques étudiés.

Caractères	Code	Unité de mesure
Longueur de l'aiguille	NL	mm
Largeur de l'aiguille	NW	μm
Epaisseur de la cuticule	CT	μm
Nombre de lignes stomatique	NLS	comptage
Nombre de facette	NF	comptage
Nombre des aiguilles par rosette	NN/R	comptage

II.3.2. Analyse des données

Les moyennes et les coefficients de variation (CV) de chaque trait au sein des populations ont été déterminés. Avant de commencer l'analyse multivariée, nous avons utilisé le test de Kolmogorov-Smirnov pour vérifier la normalité des données et le test de Levene pour évaluer l'homogénéité de la variance des données. En outre, les moyennes ont été comparées en utilisant le test de Tukey à un niveau de signification de $P \geq 0,01$ et $P \geq 0,05$. Les différences intra et inter populations pour chaque trait ont été analysées en utilisant une analyse de variance à un facteur (ANOVA). La corrélation de Pearson au seuil de 0,01 et à 0,05 entre les paires de caractères étudiés a été effectuée sur les valeurs brutes de tous les échantillons. La corrélation entre les moyennes des individus de chaque caractère morphologique et anatomique et les facteurs environnementaux tels que l'altitude, la latitude, la longitude, température et les précipitations ont été étudiées à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson. L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur la moyenne de chaque arbre. Enfin, Le dendrogramme des distances euclidiennes les plus proches a été réalisée en utilisant tous les caractères, selon la méthode de Ward, afin de vérifier les affinités entre les populations de *C. atlantica*. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel IBM SPSS version 20.0.

II.4. Résultats

II.4.1. Variabilité intra-population

Les valeurs moyennes et CV de six traits d'aiguille dans chaque population sont répertoriés dans le tableau 3. Pour estimer la proportion de la variance intra-population, nous avons calculé le coefficient de variation (CV) au sein de la population en fonction des moyennes et des écarts types (ET) pour chaque caractère (Tab. 3). Nos résultats ont montré que les valeurs les plus élevées du coefficient de variation ($> 20\%$) chez toutes les populations ont été détectées pour l'épaisseur de la cuticule (CT) et le nombre de lignes de stomate (NLS). Les valeurs de CV inférieures à 20 % dans la plupart des populations ont étaient détectées pour la longueur de l'aiguille (NL) et pour la largeur de l'aiguille (NW) (Tab. 2). Les caractères restants : Nombre de facette (NF) et le nombre des aiguilles par rosette (NN/R) ont affiché une variation considérable de 15,26 à 32,16 % (Tab. 3). Ainsi que le paramètre descriptif de distribution de caractère (Aplatissement) montrait une similitude entre la population T et la population A (Tab. 3). Ces deux populations ont montré des valeurs d'aplatissement négatifs donc leurs caractères sont moins regroupés autour de la moyenne, à

l'exception de longueur de l'aiguille (NL) de la population de T et la longueur (NL) et le nombre des aiguilles par rosette (NN/R) de la population de A (Tab. 3). L'ANOVA a montré une différence significative intra-populations (Tab. 4).

Tableau 3. Statistique descriptive des caractères analysés. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1 et Tab. 2.

Populations	Traits	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecartype	CV	Asymétrie	Aplatissement
M	NL	16,04	14,89	17,56	1,02	10,35	0,60	-1,258
	NW	907,21	849,58	961,69	35,19	10,87	-0,03	-0,14
	CT	8,93	7,26	10,82	1,08	23,89	0,22	0,67
	NLS	6,46	3,56	8,60	1,53	20,67	-0,85	1,15
	NF	4,12	3,56	4,60	0,35	30,15	-0,44	-0,84
	NN/R	62,23	46,56	73,20	8,75	18,79	-0,64	0,04
T	NL	13,90	11,90	16,60	1,35	13,16	0,51	0,51
	NW	1411,10	1227,47	1571,79	146,90	14,45	-0,16	-2,07
	CT	15,44	12,16	18,74	2,03	20,51	0,22	-0,44
	NLS	8,23	6,50	10,33	1,37	19,31	0,36	-1,45
	NF	4,22	3,78	4,83	0,33	23,49	0,56	-0,01
	NN/R	68,90	59,10	81,20	7,14	15,26	0,38	-0,63
A	NL	11,35	8,81	15,50	1,94	19,42	1,47	4,02
	NW	1408,91	1280,65	1545,85	101,42	12,82	0,231	-1,58
	CT	13,62	9,57	17,87	2,69	28,83	0,070	-0,35
	NLS	5,71	4,43	8,20	1,31	18,24	0,88	-0,26
	NF	4,19	3,71	4,60	0,32	33,73	-0,26	-1,75
	NN/R	71,03	39,25	84,71	13,13	21,52	-2,01	5,04
O	NL	10,45	8,00	12,13	1,94	17,43	-0,77	-1,90
	NW	1133,47	812,00	1462,94	243,91	23,51	-0,16	-1,08
	CT	9,59	7,32	14,00	2,33	32,48	1,71	3,45
	NLS	5,90	5,00	7,63	1,13	32,16	0,99	-1,12
	NF	3,98	3,78	4,11	0,109	20,62	-1,44	3,60
	NN/R	60,98	42,00	85,78	16,07	28,62	0,68	-0,51

II.4.2. Variabilité inter-populations

Les différences inter-populations pour tous les traits mesurés étaient hautement significatives, comme le montre le test d'ANOVA à un facteur ($P < 0,05$) (Tab. 4).

Le test de Tukey a révélé que toutes les populations avaient au moins trois caractères qui les séparent avec un degré statistiquement significatif ($P \geq 0,05$). Tous les caractères étudiés

différencient T de M et de O (Tab, 5). La population A se différencie de M par NF, de O par NL et de T par NW, NF et NN/R (Tab, 5).

Tableau 4. ANOVA à un facteur pour les caractères de l'aiguille dans les populations étudiées du cèdre de l'Atlas. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 2.

Caractères	Moyenne des carrés		F	Signification
	Inter-population	Intra-population		
NL	391,505	3,602	108,687	0,000
NW	4542244,528	36168,205	125,587	0,000
CT	720,660	9,916	72,673	0,000
NF	39,227	1,168	33,586	0,000
NLS	224,136	3,118	71,891	0,000
NN/R	1442,335	181,434	7,950	0,000

Tableau 5. Différence entre les caractères analysés des aiguilles des populations étudiées avec le test de Tukey (* $P \geq 0,01$; ** $P \geq 0,05$). Les acronymes sont décrits dans le Tab. 1 et Tab. 2.

Caractères	M/A	M/T	M/O	T/A	T/O	A/O
NL	** *	** *	** *	** *	** *	—
NW	** *	** *	** *	—	** *	** *
CT	** *	** *	—	**	** *	** *
NF	—	**	** *	—	** *	** *
NLS	** *	** *	** *	** *	** *	** *
NN/R	** *	**	—	—	** *	** *

II.4.3. Structure géographique des caractères étudiés

Les inter-relations entre les traits ont été analysées à l'aide de la matrice des coefficients de corrélation de Pearson, cette analyse montre que NW est corrélé positivement avec les caractères CT, NLS et NN/R et négativement avec le caractère NL. Le trait CT était en corrélation positive avec NLS et négative avec NF, tandis que ce dernier était en corrélation négative avec NLS et NN/R (Tab. 6).

La corrélation entre tous les caractères morphologiques et anatomiques, avec l'altitude, la latitude, la longitude, la température et les précipitations sont indiquées dans le tableau 7. La latitude est fortement corrélée avec l'altitude ($-0,932$). Les traits NL et NLS sont liés à la latitude positivement et à l'altitude négativement au seuil de 99 %, c'est-à-dire que les aiguilles les plus longues avec un nombre élevé de lignes stomatique ont été trouvées à des basses altitudes. Les aiguilles les plus épaisses avec des cuticules importantes ont été trouvés

dans les populations de faible longitude (la corrélation entre NW et CT (0.695 à 99 %) et entre ces deux traits et longitude était respectivement de -0.730 et -0,792 à 99 %). Les traits NW, CT et NN/R ont été en corrélation négative avec la température, c'est-à-dire que les populations qui ont des aiguilles épaisses avec un nombre élevé par rosette se trouvent à des températures faibles. Alors que les précipitations ont été en corrélation positive avec NL (0.728 à 99 %) et négative avec NW (-0.506) au seuil de 99 %, c'est-à-dire que les populations situées dans les zones avec des précipitations importantes ayant des aiguilles longues et minces.

Tableau 6. Coefficient de corrélation de Pearson entre les paires des caractères étudiés. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 2.

Caractères	NL	NW	CT	NF	NLS
NW	-0,341**				
CT	-0,106	0,541**			
NF	-0,137*	-0,085	-0,120*		
NLS	0,159**	0,284**	0,250**	-0,165**	
NN/R	0,030	0,246**	0,088	-0,159**	0,025

** . La corrélation est significative au niveau 0,01 (bilatéral).

* . La corrélation est significative au niveau 0,05 (bilatéral).

Tableau 7. Valeurs des coefficients de corrélation de *Pearson* entre les caractères des aiguilles et les facteurs géologiques et météorologiques (latitude, longitude, altitude, précipitations moyennes annuelles (P) et températures moyennes annuelles (T)). Les valeurs significatives sont représentées par $P < 0,05$: * et $P < 0,01$: **. Les acronymes sont décrits dans le Tab. 2.

	Altitude	Longitude	Latitude	T	P
Longitude	0,364*				
Latitude	-0,932**	-0,573**			
T	0,111	0,859**	-0,201		
P	-0,565**	0,318	0,227	0,152	
NL	-0,723**	0,038	0,532**	0,098	0,728**
NW	0,132	-0,730**	0,069	-0,750**	-0,506**
CT	-0,164	-0,792**	0,322	-0,759**	-0,285
NLS	-0,536**	-0,471**	0,620**	-0,239	0,031
NF	-0,135	0,215	0,125	-0,250	0,079
NN/R	0,015	-0,285	0,013	-0,362*	-0,068

L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur la moyenne de chaque arbre et les facteurs environnementaux. Cette analyse a révélée trois composantes principales avec des valeurs propres > 1 . Les trois composantes ont représenté 76,48 % de la variation. Les traits : NW, CT et les facteurs : Longitude et température avaient des charges élevées dans la première composante, supérieure à $|0.8|$ (Tab. 8). NL, NLS, altitude, latitude et

précipitation présentait des charges élevées dans la deuxième composante, supérieure à |0.5|. NF et NN/R constituaient la charge principale de la troisième composante, supérieure à |0.5|. Les deux premières composantes principales expliquant 65,33 % de la variance totale de notre ensemble de données (Fig. 1).

Tableau 8. Chargements sur les trois premières composantes de ACP.

	Composante		
	1	2	3
Altitude	-0,072	-0,979	-0,045
Longitude	-0,912	-0,282	-0,182
Latitude	0,329	0,885	-0,070
Température	-0,802	-0,049	-0,436
Précipitation	-0,549	0,615	0,283
NL	-0,359	0,778	0,309
NW	0,895	-0,200	0,087
CT	0,824	0,102	0,214
NLS	0,486	0,579	-0,296
NF	0,138	0,171	0,510
NN/R	0,202	-0,114	0,759

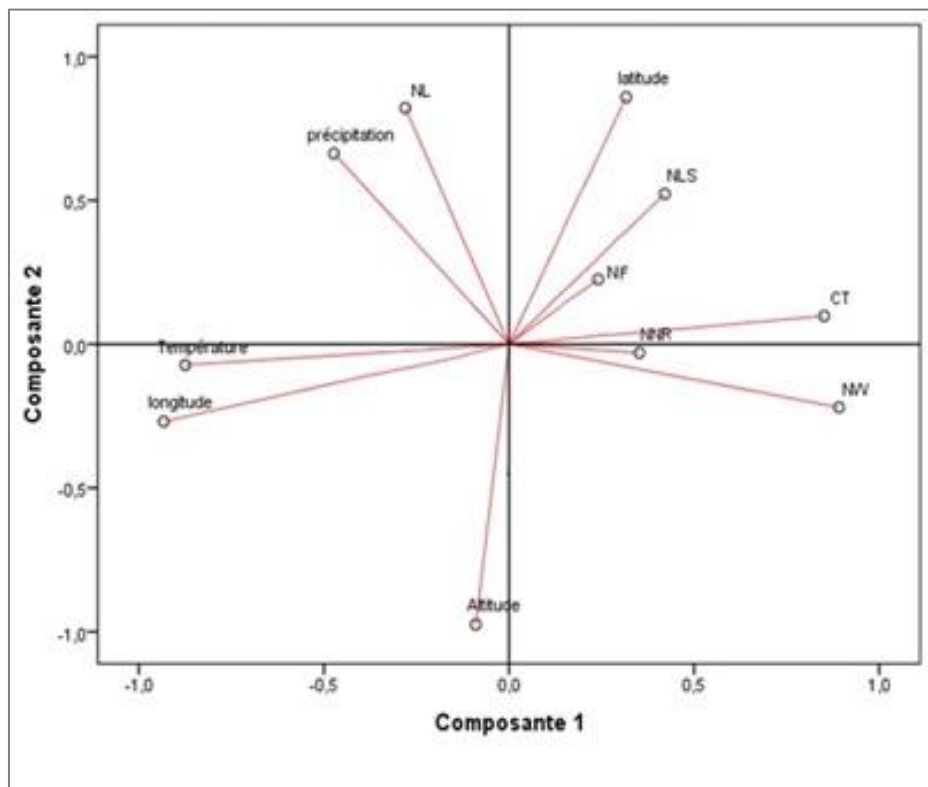


Figure 1. Diagramme de dispersion des deux premières coordonnées principales (C₁ et C₂) de l'ACP pour les traits étudiés dans les quatre populations de *Cedrus atlantica*.

Enfin, tous les traits morphologiques et anatomiques ont été utilisés dans une analyse hiérarchique par groupe (Fig. 2). Trois groupes de populations ont été distingués dans les dendrogrammes. Le premier groupe était composé des populations de (T et A), il montrait des relations très étroites entre ces deux populations. Le deuxième était composé par les populations (A et O), il montrait des relations un peu variée entre ces populations. Alors que le troisième groupe était formé par les populations de (M et O) qui ont été plutôt distinctes l'une de l'autre et des autres populations (Fig. 2).

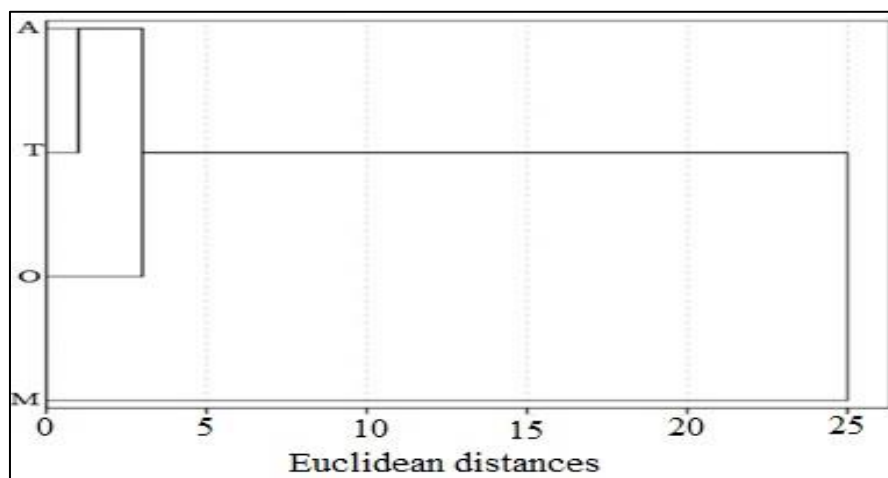


Figure 2. Relations entre les populations du *Cedrus atlantica* (A : Aït Ayach, T : Tazekka, O : Aït Oufella et M : Moudemame) sur les distances euclidiennes les plus courtes par rapport aux caractéristiques morphologiques et anatomiques des aiguilles.

II.5. Discussion

❖ *Impacts des effets environnementaux sur la variation des traits morphologiques et anatomiques de l'aiguille dans les populations de Cedrus atlantica*

Les études de la variation foliaire en fonction des localisations géographiques et des changements environnementaux sont courantes chez les arbres, en particulier ceux à longue durée de vie (López et al., 2010). Dans cette étude, nous avons abordé cette variation chez le cèdre de l'Atlas et nous avons trouvé un niveau élevé de variabilité morphologique et anatomique des aiguilles entre et au sein des populations marocaines de cette noble espèce (Tab. 4, 5). Les résultats de l'analyse de la corrélation ont montré que la majorité de traits des aiguilles du cèdre sont corrélés aux facteurs environnementaux (Tab. 7). Le trait NL variait dans le même sens que la latitude, inversement avec l'altitude et indifférente à la longitude

(Fig. 1, Tab. 7). Cette relation de NL avec l'altitude était en accord avec celles obtenus chez *Pinus roxburghii* et *Pinus pinaster* (Tiwari et al., 2013 ; Wahid et al., 2006). Alors que chez ces deux dernières espèces NL ne dépendait pas de la latitude comme a été trouvé chez *Pinus yunnanensis* où NL variait positivement avec l'altitude et la longitude (Huang et al., 2015). D'autre part on a trouvé que NL a été liée positivement aux précipitations chez le cèdre, alors qu'elle a été trouvée liée négativement chez *Pinus yunnanensis* et *Pinus uncinata* (Boratyńska et Muchewicz, 2006 ; Huang et al., 2015). Chez *Pinus mugo* et *Pinus yunnanensis* NL dépendait de la température (Copinska 1975 cité par Staszkiwicz, 1993 ; Huang et al., 2015) alors que NL a été trouvée indépendante de la température à un seuil significatif (Tab. 7). Cette étude de NL du cèdre montrait une réponse différente vis-à-vis des conditions environnementales par rapport aux autres conifères. Cet effet a été confirmé par nos études antérieures qui ont montré que NL discrimine même entre des populations du cèdre différentes génétiquement au Moyen Atlas Marocain (El Bakkali et Bendriss Amraoui, 2018).

Il est rapporté que les paramètres stomatiques sont spécifiques à une espèce particulière mais sont affectés par de multiples facteurs écologiques (Beerling et Kelly, 1996 ; Lockheart et al., 1998). Dans notre étude le trait NLS variait positivement avec la latitude mais négativement avec l'altitude et la longitude chez les populations du cèdre (Fig. 1, Tab. 6). Sur le côté convexe des aiguilles de *Pinus yunnanensis*, NLS était corrélé positivement à la longitude (Huang et al., 2015) et chez *Pinus roxburghii*, Tiwari et al. (2013) ont trouvé que la densité stomatique, l'indice stomatique et la longueur des cellules de garde sont en corrélation positive avec l'altitude. Chez *Pinus sylvestris* le nombre de stomates sur les aiguilles dépend de la latitude géographique (Marcet, 1967 ; Fedorkov, 2002). Par ailleurs, le caractère NLS a été trouvé dans cette étude indépendant de la température et des précipitations à un seuil significatif, alors qu'il peut augmenter avec l'élévation de la température chez *Pinus sylvestris* (Kivimäenpää et al., 2017) ou varier négativement avec P chez *Pinus pinaster* (Wahid et al., 2006). Huang et al. (2015) ont trouvé que la densité moyenne de stomates par aiguille chez *Pinus yunnanensis* est liée positivement aux précipitations et que le nombre de stomates sur les aiguilles dépend aussi de P. Chez *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* (Mamaev, 1972; Boratyńska et Muchewicz, 2006).

Dans cette étude, le trait NW était lié négativement avec la longitude, la température et les précipitations, mais aucune corrélation n'a été observée avec l'altitude et la latitude (Tab. 7). Une étude a rapporté que chez *Pinus pinaster*, NW est lié négativement avec l'altitude et positivement avec la latitude, mais aucune corrélation significative n'a été signalée entre NW, la longitude et les précipitations (Wahid et al., 2006). Chez les Astéracées, Yuliani et al.

(2015) ont montré que les feuilles des espèces appartenant à cette famille et situant dans une basse altitude sont les plus larges. Alors que chez le *Pinus yunnanensis*, ce trait ne corrèle à aucuns facteurs environnementaux (Huang et al., 2015). Notre étude a montré que CT des aiguilles du cèdre est lié négativement avec la température et la longitude alors que NN/R était en corrélation négative avec la température et NF était indépendant de l'influence de tous les facteurs environnementaux (Fig. 1, Tab. 7). Le nombre des aiguilles par rosette a été trouvé maximum chez des provenances du Haut Atlas marocain mais atteint les valeurs les plus faibles dans la partie orientale de l'aire chez *Cedrus libani* et *deodora* en Algérie (Arbez et al., 1978). Dans plusieurs études (Gaussen, 1964 ; Maheshari et Biswas, 1970 ; Farjon, 2010 ; Vidaković, 1991 ; Brunetti et al., 2001 ; Jasińska et al., 2013), le NN/R n'était pas pris en compte alors nous l'avons trouvé discriminer entre des populations différentes génétiquement au Moyen Atlas marocain (El Bakkali et Bendriss Amraoui, 2018). L'étude des aiguilles des populations du cèdre par Jasińska et al. (2013) a montré que le caractère CT ne permet pas une discrimination entre les espèces du cèdre, alors qu'il distingue les populations du cèdre de l'Atlas avec un CV variable de 12,29 à 21,64 % dans le Rif et le Moyen Atlas et un CV de 14,65 % à 28,66% pour les populations du cèdre du liban. Cette donnée est en accord avec nos résultats et suggère un classement des habitats du cèdre selon la valeur de CT, elle est faible au Rif (12,29 %) et élevé au Haut Atlas (32,48 %). De même, il a été rapporté qu'en raison de l'hétérogénéité et l'indépendance des habitats, la sélection directionnelle peut jouer un rôle principal au cours du processus de différenciation dans les habitats individuels (Sękiewicz et al., 2013).

Plusieurs études ont montré des différences remarquables entre les traits des aiguilles du cèdre au Maroc (Arbez et al., 1978 ; El Bakkali et Bendriss Amraoui, 2018). En fait nos propres résultats ont montré des variations hautement significatives des traits étudiés entre et au sein des populations (Tab. 3, 4) du fait que notre échantillon couvre une large gamme latitudinale (de 32°31' N à 34°08' N) et longitudinale (de 4°10' à 5°11') (Tab. 1). La variation des conditions climatiques est responsable des différences de traits entre les populations. Les différences les plus importantes entre les populations ont été observées dans les aiguilles étudiées des populations de T et A (Tab. 5). Ces dernières présentaient également des différences climatiques remarquables avec celles de M et O (Tab. 1). Ces variations phénotypiques présentées par le cèdre en comparaison avec celles relevées dans la bibliographie chez diverses espèces de conifères étaient en accord avec les travaux antérieurs (Rehfeldt, 1991 ; Wahid et al., 2006 ; Esteban et al., 2010 ; Huang et al., 2015 ; Woo et al.,

2002; Jasińska et al., 2013 ; Tiwari et al., 2013) et suggèrent que la réponse des populations étudiées ici est certainement le résultat d'une capacité élevée d'adaptation aux interactions entre les facteurs hormonaux, génétiques et environnementaux.

❖ ***Impacts des effets environnementaux sur l'évolution des populations de Cedrus atlantica***

Les facteurs environnementaux dans les zones d'origine ont eu des impacts importants sur la croissance des plantes (Köner, 2007 ; Lavadinović et al., 2011). Schlichting (1986) a constaté que les changements de phénotypes étaient conformes aux changements de gradients environnementaux en particulier dans les habitats de haute altitude où le climat est plus complexe et dynamique (Tiwari et al., 2013). Dans cette étude, nous avons conclu à partir de l'analyse de la distance euclidienne que les populations A du Haut Atlas et la population T du Moyen Atlas orientale sont rassemblées dans le même groupe (Fig. 2) bien qu'elles sont les très éloignées géographiquement. Alors que pour les trois autres populations le regroupement a été conforme avec leurs positions géographiques (Fig. 2).

Les résultats de la présente étude montrent pour la première fois que les paramètres des aiguilles du cèdre sont sensibles à la température, aux précipitations, l'altitude, la longitude et la latitude en particulier NL, NW, CT et NLS. Cependant, d'autres travaux plus approfondis (incluant plusieurs espèces et menant dans différentes régions) sont nécessaires afin de déterminer les autres paramètres anatomiques, biochimiques et génétiques influençant les structures des arbres.

Chapitre III. Recherche des caractères d'adaptation de *Cedrus atlantica* Manetti dans le Moyen Atlas Marocain

Ce chapitre a été publié : El Bakkali N. and Bendriss Amraoui M., 2018. The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas. Acta Soc Bot Pol. 87(3):3591.

<https://doi.org/10.5586/asbp.3591>

III.1. Résumé

La variation de certains caractères adaptatifs des aiguilles du cèdre a été étudiée dans deux régions différentes du Moyen Atlas marocain présentant des conditions environnementales locales et des niveaux de diversité génétique différents. Les deux populations sont localisées dans les régions d'Azrou et d'Ifrane. Le test de Tukey a montré que le nombre d'aiguilles/rosette (Nn/R), la longueur (Nl) et la largeur de l'aiguille (Nw) présentent la plus grande variation. De plus, tous les caractères anatomiques étudiés présentaient une corrélation significative avec Nw, alors que seule l'aire des bandes vasculaires (AVb) était liée à Nl. L'analyse discriminante a révélé que Nn/R, Nl et l'aire du cylindre central (ACc) sont des caractères hautement discriminants entre les populations d'Azrou et d'Ifrane et confirment leur isolement. Ces adaptations des traits morphologiques et anatomiques des aiguilles du cèdre de l'Atlas des régions d'Azrou et d'Ifrane sont discutées en relation avec les conditions environnementales locales et ils sont en harmonie avec leur spécificité génétique révélée précédemment.

Mots clés: Anatomie ; Biométrie ; Feuille ; Morphologie ; Population.

III.2. Introduction

Il est essentiel de prévoir comment les espèces réagiront aux événements futurs en identifiant la différenciation structurelle, à la fois pour préserver le potentiel de l'espèce et pour comprendre leurs forces évolutives (Urbaniak et al., 2003). Les résultats de plusieurs études indiquent l'origine Nord-Est asiatique du *Cedrus* et montrent que toutes les espèces de *Cedrus*, appartenant à la fois aux régions méditerranéenne et himalayenne, étaient beaucoup plus largement réparties entre Europe, Asie et Afrique avant le Quaternaire (Charco, 2001 ; Blokhina et Afonin, 2007 ; Manzi et al., 2011). Ivanov et al. (2011) ont constaté que la

rétraction de l'aire de répartition géographique du *Cedrus* s'est produite à la fin du Tertiaire en tant que résultat de l'augmentation du refroidissement climatique. En Afrique du Nord, *C. atlantica* est maintenant répartie en cinq groupes inégaux, fragmentés et régions géographiques distinctes. Au Maroc, la plus grande surface est localisée au Moyen-Orient et le Haut Atlas (116 000 ha) et le second dans le Rif (15 000 ha). En Algérie, son superficie naturelle n'occupe qu'environ 33 000 ha dans le Tell Atlas et 17 000 ha dans l'Aurès Montagnes (Ezzahiri et Belghazi, 2000).

Les analyses moléculaires et les archives fossiles ont suggéré que les populations du *C. atlantica* du Rif et du Tell Atlas central et oriental, en plus de celles avant l'Holocène en Tunisie et dans l'Algérie orientale, représentent le plus grand nombre des anciens noyaux persistants en Afrique du Nord (Terrab et al., 2008). Ces interprétations impliquent que *C. atlantica* avait persisté pendant la dernière période glaciaire dans ces refuges distincts situés tout au long de la côte de la mer Méditerranée occidentale, et étendu au Sud-Ouest du Moyen Atlas, qui abrite maintenant les peuplements les plus récents, isolés génétiquement et présentant des niveaux contrastés de diversité au sein de la population (Renau-Morata et al., 2005 ; Terrab et al., 2006 ; Terrab et al., 2008 ;). Le potentiel génétique de *C. atlantica* acquis au cours de son évolution confère à cette espèce une position dans les projets de revalorisation des populations méditerranéennes, notamment sur le sol calcaire (Bariteau, 1994 ; M'Hirit, 1994). Son introduction et son acclimatation dans les montagnes méditerranéennes s'est avéré être un succès (Sabatier et Barthelemy, 1994 ; Ripert et Boisseau, 1994). Son exceptionnel pouvoir d'adaptation à la diversité et aux conditions écologiques, climatiques et édaphiques souvent difficiles ont suscité un grand intérêt chez de nombreux forestiers, écologistes, biologistes et botanistes de cette espèce pour son potentiel hors de son aire de répartition naturelle pour la reconstruction des forêts non productives ou dégradées et la restauration des montagnes dénudées (Ferrandes, 1986 ; Lanier, 1994 ; Ripert et Boisseau, 1994). Au cours de la dernière décennie, trois polymorphes les loci de cpSSR ont été analysés chez 162 individus appartenant à six populations de *C. atlantica* et à cinq allèles uniques ont été détectés dans les populations du Moyen et du Haut Atlas, un allèle unique détecté dans le Rif, et sept haplotypes n'ont été retrouvés chez aucun individu de la population de Rif (Terrab et al., 2006). Cette grande diversité génétique, due à des facteurs environnementaux hétérogènes, confirme le potentiel d'adaptation élevé de *C. atlantica* dans le Moyen Atlas du Maroc qui est certainement lié à la variation de l'appareil photosynthétique et la structure de l'aiguille du *C. atlantica* (Ludlow, 1989 ; Epron, 1997). Ainsi, au Maroc et ailleurs, la taille des aiguilles, le nombre d'aiguilles par rosette, le nombre de stomates, etc. peuvent être utilisés comme

critères pour différencier les espèces et les arbres dans les pépinières et dans les populations naturelles (Bariteau et al., 1999 ; Benabid, 1994 ; Sabatier, 2003). Les spécialistes ont également révélés que les populations du Haut Atlas et du Rif sont plus faciles à caractériser, alors que celles du Moyen Atlas restent morphologiquement plus complexes et nécessitent des études plus détaillées sur la structure et la génétique des aiguilles. Les études publiées sur ces critères morphologiques sont limitées. Les seules études publiées au cours de la dernière décennie sur la différenciation taxonomique et géographique des conifères montrent que les caractéristiques morphologiques et anatomiques jouent un rôle important dans la reconnaissance des relations phylogénétiques et du modèle de variation géographique chez les Pinaceae (Jenner, 2004 ; Wortely et Scotland, 2006 ; Alvarez et al., 2009 ; Jasińska et al., 2010; Douaihy et al., 2012 ; Jasińska et al., 2013 ; Sekiewicz et al., 2013 ; Jasińska et al., 2014 ; Boratyńska et al., 2015; Sękiewicz et al., 2015 ; Nicholić et al., 2016). De plus, à ce jour, aucune recherche n'a été effectuée sur la variation de la morphologie des aiguilles entre des populations génétiquement distinctes de *C. atlantica*.

Le but de la présente étude était d'enregistrer et d'évaluer les caractéristiques distinctives de *C. atlantica*, basée sur des matériaux provenant des populations naturelles voisines, présentant des niveaux différents de la diversité génétique (Terrab et al., 2008) et des conditions environnementales locales, en utilisant l'analyse biométrique de certains traits adaptatifs morphologiques et anatomiques des aiguilles.

III.3. Matériel et méthodes

Le matériel végétal de cette étude a été collecté dans les régions d'Azrou et d'Ifrane du Moyen Atlas marocain en avril et mai 2014. Ces deux régions sont caractérisées par un pourcentage le plus élevé des fragments polymorphes (83,01 et 90,34), la diversité de Shannon (26,38 et 43,02), des différences en nombre de fragments privés (0 et 1) et en diversité génétique moyenne (0,113 et 0,203). Le nombre de fragments partagés entre les deux régions n'est que de 66 et la distance F_{ST} par paire est élevée (0,356) (Terrab et al., 2008). Deux populations des localités de Kha et de Mou appartenant à la région d'Azrou et une population de la localité de Tam dans la région d'Ifrane ont été sélectionnées (Fig. 1, Tab. 1). Les populations de Kharzouza et de Tamrabta sont révélées moléculairement distinctes (Terrab et al., 2008), alors que Moudemame n'a jamais été étudié génétiquement ou structurellement. La forêt de Tam est caractérisée par un gradient de précipitations décroissantes du Sud-Ouest au Nord-Est, et un gradient altitudinal décroissant (Labhar et Lebaut, 2012). Cette forêt du cèdre se distingue de la population de Kha par le climat, le sol et

par la présence d'une pente raide. Aussi, cette population se diffère de Mou en termes de climat et de sol uniquement (Fig. 2, Tab. 1). La forêt de Kha diffère de celle de Mou par la présence d'une pente raide seulement (Tab. 1). Ces montagnes sont caractérisées par la présence du *C. atlantica* et de *Quercus ilex*. Kha est spécifiquement marqué par la domination de *Q. ilex* par rapport à Mou. Dans chaque population, huit à dix arbres âgés d'environ 150 ans et espacés d'au moins 30 m l'un de l'autre ont été sélectionnés (huit arbres de Kha, 10 arbres de Mou et Tam). Pour la sélection des arbres de chaque population, des conditions d'éclairage similaires ont été prises en compte, avec un échantillonnage de dix rosettes de 2 ans non endommagés et parfaitement développées pour chaque arbre. La conservation des échantillons, le traitement des préparations et les mesures des caractères anatomiques sont faites selon la méthode décrite dans le chapitre I.3. Une aiguille a été sélectionnée de chaque rosette de chaque arbre inclus dans cette étude. Parmi ces 10 aiguilles matures, nous avons sélectionné deux (la plus longue et la plus courte) pour préparer des coupes transversales. Les valeurs ont été obtenues à partir de 16 à 20 aiguilles. La majorité des caractères adaptatifs trouvés chez *C. atlantica* (Arbez et al., 1978) et chez *Pinus canariensis* (Grill et al., 2004) ont été mesurés. La longueur de l'aiguille (NI) a été déterminée manuellement avec une précision de 0,25 mm. Le nombre des aiguilles par rosette (Nn/R) a été compté pour chaque échantillon. Le nombre de cellules sclérenchymateuses (NSc) adjacentes au phloème et au xylème a été compté pour chaque section transversale sous microscope optique (Optika DM-15). La mesure des traits (Fig. 3): largeur de l'aiguille (Nw) et les aires de : section transversale (AS), mésophylle (AMp), cylindre central (ACc) (tous les tissus compris dans l'endoderme et à l'intérieur de celui-ci sont appelés le cylindre central), l'hypoderme (AHd) et des bandes vasculaires (xylème et phloème) (AVb) a été fait avec une précision de 1 μ m à partir de la meilleure image d'une section pour chaque arbre. Toutes les données ont été analysées statistiquement à l'aide de logiciel IBM SPSS Statistics 20.0. Les statistiques descriptives (moyenne, minima, maxima et coefficient de variation (CV)) ont été calculées pour chaque trait. La corrélation de Pearson entre les caractères a été vérifiée pour éviter les plus redondants, avec $P = 0,01$ et $0,05$. Pour déterminer la possibilité d'utiliser les analyses statistiques multivariées, la distribution de chaque caractère a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk. La différence entre les moyennes a été calculée en utilisant le test de Tukey avec un seuil de signification de $P < 0,05$. Les relations entre les populations ont été estimées sur le diagramme de dispersion des fonctions dans l'espace entre les premières variables de discrimination, après avoir effectué l'analyse progressive de la discrimination sur l'ensemble des traits (Tabachnik et Fidell, 1996).

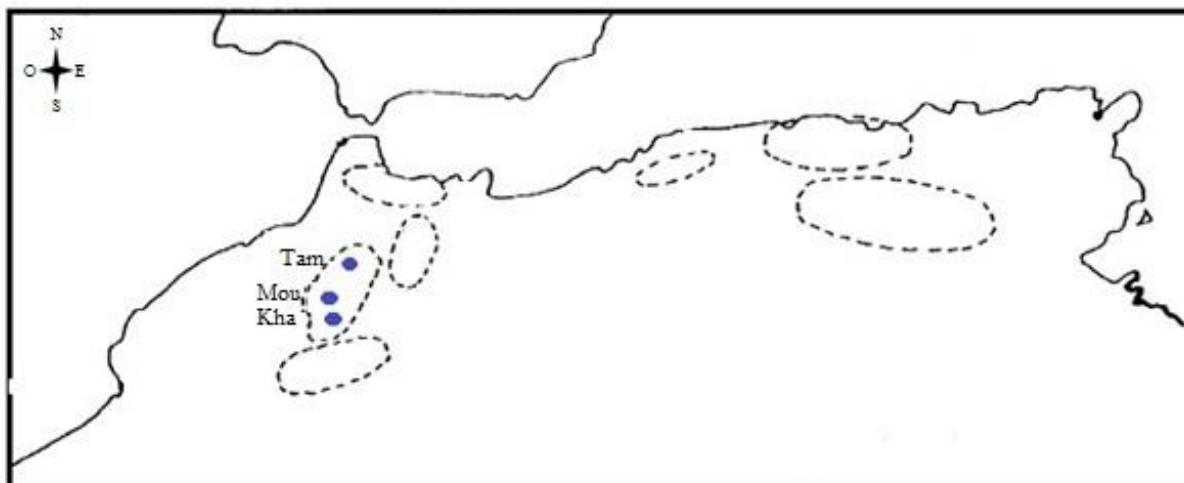


Figure 1. Distribution et localisation des populations échantillonnées (Mou : Moudemame ; Kha : Kharzouza et Tam : Tamrabta). Les lignes pointillées délimitent les aires de répartition naturelles de *C. atlantica* en Afrique du Nord.

Tableau 1. Conditions environnementales des populations échantillonnées de *C. atlantica* Manetti dans les régions d’Azrou et d’Ifrane

Regions	Localités	Coordonnées	Elevation (m)	Distance entre les populations (km)	Roche mère	Substrat	Bioclimat
Azrou	Kha : Une population claire avec chênes verts sur un plateau au sommet d'une montagne qui a une pente de 37 %	33°24'N 5°12'W	1823	Kha-Mou : 3	Basalte - calcaire	Substrat volcanique du plio-quatenaire post-villafranchien (laves basaltique et ancaratrite)	Sub-humide à hiver frais
	Mou : Une population pure et dense sur un plateau présentant une pente de 0 %	33°25'N 5°11'W	1780	Mou-Tam : 27	Basalte - calcaire		Sub-humide à hiver frais
Ifrane	Tam : Une population claire et clairsemée de pins maritimes ou de chênes verts sur un plateau présentant une pente de 10 %	33°37'N 5°03'W	1605	Tam-Kha : 30	Calcaire dolomie/sableux	Substrat riche en carbonate de calcium et de magnésium de l'âge liasique riche en fossiles.	Humide à hiver froid

Les forêts de Moudemame (Mou) et de Kharzouza (Kha) d’Azrou se trouvent respectivement dans un sol de forêt de cèdre avec humus et dans un sol de forêt de cèdre et de chênes verts avec humus, tandis que la forêt de Tamrabta (Tam) de la région d’Ifrane a eu lieu dans un sol nu.

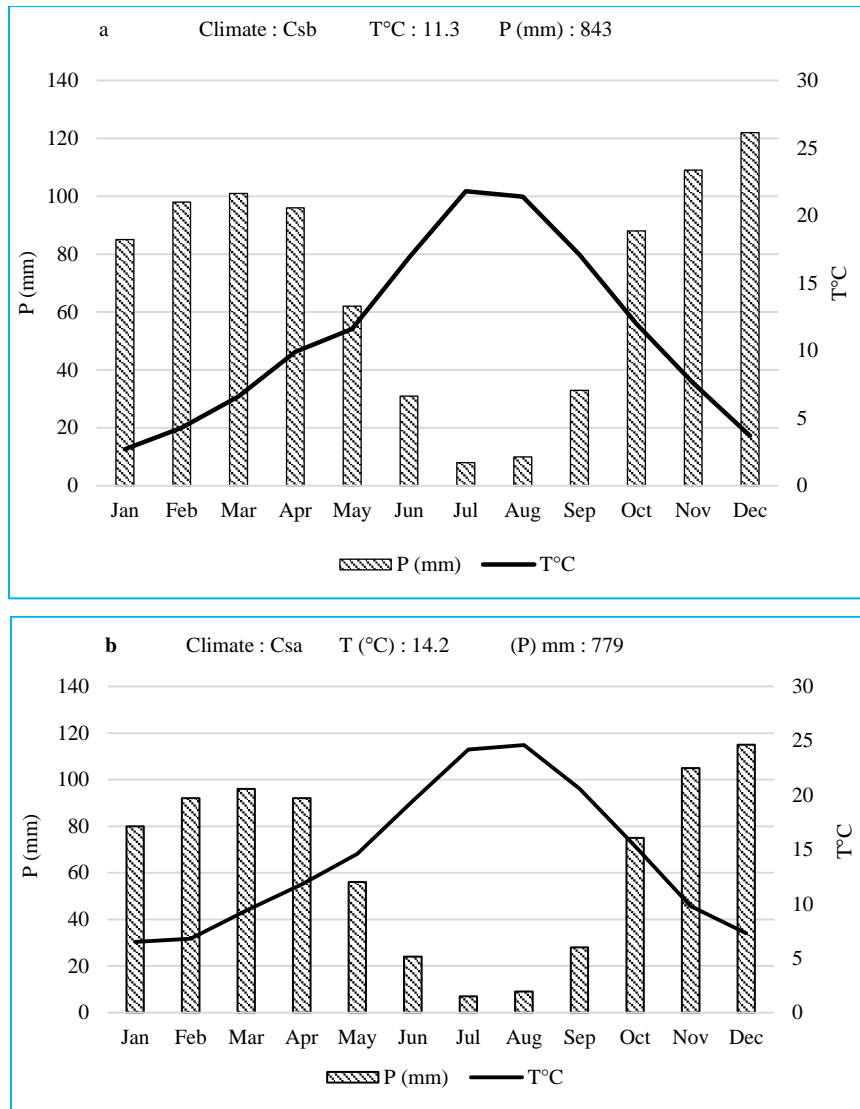


Figure 2. Diagramme climatique de la région d'Ifrane (a) [3] et de la région d'Azrou (b) [4] au cours de l'année 2012.

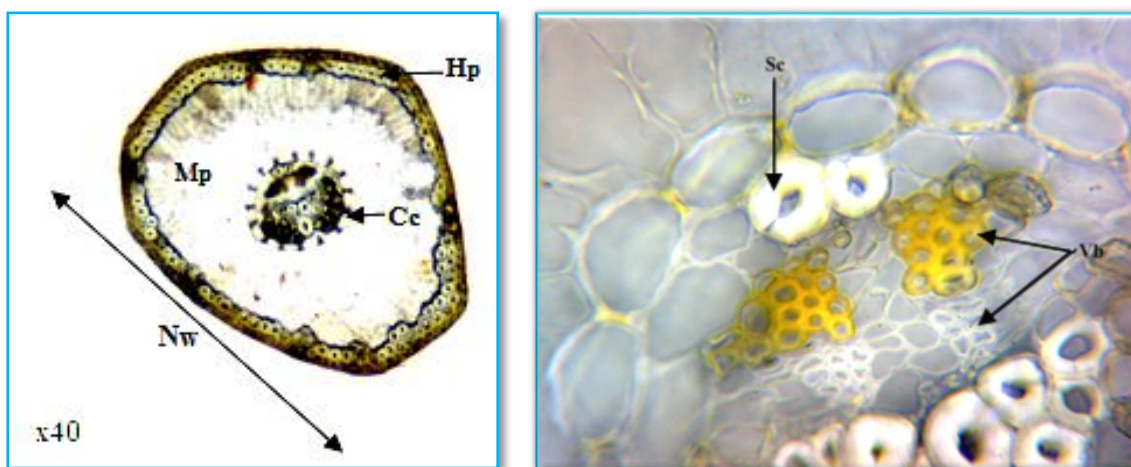


Figure 3. Caractères mesurés de la section de l'aiguille. Hd- hypoderme ; Mp- mésophylle ; Cc- cylindre central ; Sc- Cellules sclérenchymateuses ; Vb- bandes vasculaires ; Nw- largeur de l'aiguille.

III.4. Résultats

Une variation importante des caractères morphologiques adaptatifs des aiguilles entre les trois populations du cèdre a été observée (Tab. 2). Le nombre moyen des aiguilles par rosette est significativement faible (32,80) dans la population de Kha, intermédiaire à Mou (66) et élevé chez Tam (Tab. 2). De même, la population de Kha est caractérisée par de faibles valeurs de longueur moyenne d'aiguille (13,60 mm) par rapport aux deux autres populations, qui ont une moyenne égale à 16 mm (Tab. 2). En revanche, les arbres de Kha ont des aiguilles très larges avec une valeur moyenne de 1 099,54 μm et d'un coefficient de variation élevé de 18,60 % (Fig. 4A, Tab. 2).

Tableau 2. Statistiques descriptives des caractères morphologiques analysés des aiguilles échantillonnées dans les trois populations.

Statistiques	Localités	Nl (mm)	Nw (μm)	Nn/R
Moyenne	Kha	13,60	1099,54	32,80
	Mou	16,00	930,5019	66,00
	Tam	16,36	935,65	71,57
Minimum	Kha	10,00	846,66	18,00
	Mou	13,00	706,79	52,00
	Tam	12,00	763,33	34,00
Maximum	Kha	18,00	1417,00	60,00
	Mou	20,00	1130,06	94,00
	Tam	22,00	1091,46	113,00
Ecartype	Kha	2,01	49,59	6,05
	Mou	2,19	123,43	13,02
	Tam	2,84	116,79	22,38
Coefficient de variation (CV)	Kha	15,72	18,60	32,71
	Mou	13,69	13,27	19,73
	Tam	17,39	12,48	31,27

Nl: Longueur de l'aiguille ; Nw: Largeur de l'aiguille ; Nn/R: Nombre des aiguilles/rosette

Les caractères anatomiques adaptatifs des aiguilles varient considérablement dans les trois populations (Tab. 3). La superficie moyenne de la section transversale dans la population de Kha était de $563,65 \times 10^3 \mu\text{m}^2$, alors que dans les populations Mou et Tam, cette valeur était de $520,73 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ et de $534,57 \times 10^3 \mu\text{m}^2$, respectivement (Fig. 4A, C, E, Tab. 3). Le CV le plus bas a été observé chez Kha (11,55 %), suivi de Mou (16,85 %) et enfin de Tam (20,97 %) (Tab. 3). De plus, la valeur de la surface moyenne du mésophylle (AMp, c'est-à-dire le principal tissu vivant qui doit être alimenté en eau) est variée dans le même sens dans

les trois populations. La valeur la plus élevée a été trouvée chez la population de Kha ($356,07 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) et la valeur la plus faible, à Mou ($315,97 \times 10^3 \mu\text{m}^2$), avec le faible CV observé chez Kha (13,03 %) et le plus élevé chez Mou (19,33 %) et Tam (25,90 %) (Fig. 4A, C, Tab. 3).

Les valeurs moyennes de ACc varient légèrement dans les trois populations, avec un coefficient de 17,09 % détecté à Kha, suivi de 24,80 % à Mou et de 28,48 % à Tam (Fig. 4B, D, F, Tab. 3). Les arbres de Kha se distinguent par des valeurs de CV de ces trois caractères qui sont plus cohérents par rapport aux deux autres populations. En revanche, les valeurs moyennes et le CV de AHd varient légèrement (de $76,01 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ à $78,54 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ et de 16,68 % à 20,87 %) dans les trois populations (Tab. 3).

Tableau 3. statistiques descriptives des caractères anatomiques analysés des aiguilles échantillonnées dans les trois populations. Les valeurs des surfaces doivent être multipliées par $10^3 \mu\text{m}^2$.

Statistique	Localités	AS	AMp	ACc	AHd	NSc	AVb	AVb/AMp
Moyenne	Kha	563,65	356,07	66,62	77,72	11,00	10,62	0,03
	Mou	520,73	315,97	69,33	78,54	10,81	11,77	0,04
	Tam	534,57	336,49	70,86	76,01	11,00	11,80	0,04
Minimum	Kha	458,10	280,10	47,21	47,20	3,00	6,23	0,02
	Mou	366,30	204,70	48,00	60,60	5,00	7,94	0,03
	Tam	324,27	189,23	43,45	44,34	6,00	8,14	0,02
Maximum	Kha	659,82	420,30	85,60	94,50	24,00	15,07	0,04
	Mou	703,80	420,50	110,10	106,60	18,00	17,78	0,05
	Tam	739,68	528,76	113,06	106,90	17,00	18,89	0,05
Ecartype	Kha	65,07	46,38	11,39	14,82	5,10	2,46	0,01
	Mou	87,74	61,08	17,20	13,10	3,71	3,12	0,01
	Tam	112,10	87,15	20,18	15,87	2,99	2,90	0,01
Coefficient de variation (CV)	Kha	11,55	13,03	17,09	19,07	46,35	23,13	22,37
	Mou	16,85	19,33	24,80	16,68	34,31	26,49	22,36
	Tam	20,97	25,90	28,48	20,87	27,16	24,60	25,08

AS: Aire de la section transversale ; AMp: Aire du mésophylle ; ACc: Aire du cylindre central ; AHd: Aire de l'hypoderme ; NSc: Nombre de cellules sclérenchymateuses ; AVb: Aire des bandes vasculaires ; AVb/AMp: Proportion de l'aire des bandes vasculaires par rapport à l'aire du mésophylle.

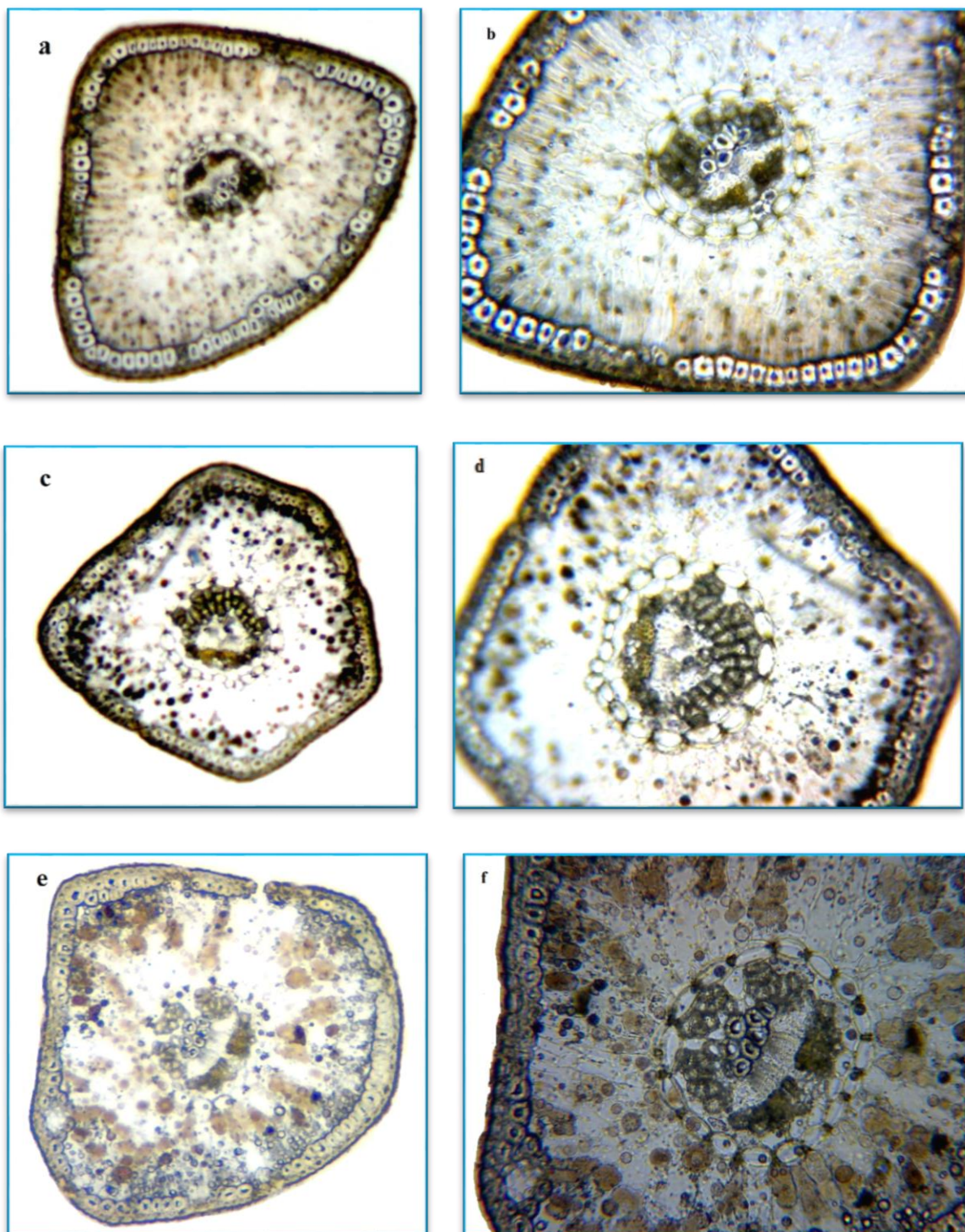


Figure 4. Sections transversales des aiguilles : (a,b): Kha ; (c,d): Mou ; (e,f): Tam, avec un grossissement de x40 (a,c, et e) et de x100 (b, d, f).

La valeur moyenne de NSc adjacente aux bandes vasculaires est située entre 10 et 11 dans les trois populations étudiées. Ce trait adaptatif vari avec 46,35 % chez Kha, 34,31 % chez Mou et 34,31 % chez Tam (Tab. 3). Les valeurs moyennes et les valeurs de CV de AVb et de AVb/AMp rapportées dans les populations étaient légèrement plus élevées chez Tam et

Mou que chez celles de Kha (Tab. 3). L'analyse de la corrélation a mis en évidence une relation statistiquement significative entre la longueur de l'aiguille et les caractères : Nn/R, AVb et AVb/AMp. Le trait Nn/R était positivement corrélé avec le rapport AVb/AMp, alors que Nw était positivement corrélée avec AS, AMp, ACc, AHd et AVb (Tab. 4). Cette corrélation indique que la largeur de l'aiguille déterminée par la section transversale était plus significativement corrélée avec les caractères anatomiques qu'avec Nl et Nn/R.

Tableau 4. Valeurs de coefficient de corrélation de *Pearson* entre les caractères des aiguilles des trois populations.

	Nl	Nn/R	NSc	Nw	AS	AMp	ACc	AHd	AVb
Nn/R	0,540**								
NSc	0,064	-0,042							
Nw	0,084	-0,132	0,153						
AS	0,232	-0,175	0,083	0,725**					
AMp	0,042	-0,293	-0,026	0,543**	0,831**				
ACc	0,260	0,045	0,207	0,551**	0,769**	0,560**			
AHd	0,269	-0,029	0,006	0,564**	0,834**	0,607**	0,613**		
AVb	0,345*	0,089	0,073	0,301*	0,590**	0,424**	0,811**	0,461**	
AVb/AMp	0,330*	0,304*	0,060	-0,265	-0,194	-0,435**	0,259	-0,134	0,596**

Nl: Longueur de l'aiguille ; Nw: Largeur de l'aiguille ; Nn/R: Nombre des aiguilles/Rosette ; AS: Aire de la section transversale ; AMp: Aire du mesophylle ; ACc: Aire du cylindre central ; AHd: Aire de l'hypoderme ; NSc: Nombre des cellules sclerenchymatiques ; AVb: Aire des bandes vasculaires ; AVb/AMp: Proportion de l'aire des bandes vasculaires par rapport à l'aire du mésophylle.

*. La corrélation est significative au niveau 0.05 (bilatéral).

** . La corrélation est significative au niveau 0.01 (bilatéral).

L'analyse de la différence entre les moyennes par le test de Tukey a révélée que seuls les caractères morphologiques Nl, Nn/R et Nw étaient nettement distincts à $p < 0,05$ entre la population de Kha, Mou et Tam (Tab. 5). En revanche, la dispersion des arbres dans l'espace entre les deux premières valeurs canoniques U_1 et U_2 (responsables de 100 % de la variation entre les populations), a montré trois nuages dispersés des individus (Fig. 5). La variable U_1 a été déterminée essentiellement par Nn/R, Nl et ACc, tandis que U_2 a été déterminée par AS, AMp, AHd, NSc, AVb, AVb/AMp et Nw. Cette dispersion a montré que tous les arbres de Kha se situent dans l'intervalle de confiance de 95 % sans aucun chevauchement avec les populations de Mou et de Tam. Une séparation partielle a également été observée entre les populations de Mou et de Tam le long du deuxième axe, mais elle n'est pas très claire en raison du chevauchement partiel de leurs plages de variation. De plus, ces deux populations sont réparties le long du premier axe, ce qui montre une variation intra population plus grande des caractères corrélés avec cet axe que la variation au sein de la population de Kha (Fig. 5).

Tableau 5. Valeur *P* de comparaison multiple par le test de Tukey pour les 10 caractères des aiguilles des trois populations du *Cedrus atlantica*.

	Nl	Nn/R	Nw	NSc	AS	AMp	ACc	AHd	AVb	AVb/AMp
Kha-Mou	0,012*	0,000*	0,006*	0,993	0,442	0,275	0,909	0,988	0,566	0,070
Mou-Tam	0,990	0,422	0,971	0,866	0,678	0,429	1,000	0,911	0,980	0,610
Tam-Kha	0,013*	0,000*	0,009*	0,934	0,880	0,899	0,904	0,973	0,661	0,323

Nl: Longueur de l'aiguille ; Nw: Largeur de l'aiguille ; Nn/R: Nombre des aiguilles/Rosette ; AS: Aire de la section transversale ; AMp: Aire du mésophylle ; ACc: Aire du cylindre central ; AHd: Aire de l'hypoderme ; NSc: Nombre des cellules sclerenchymatiques ; AVb: Aire des bandes vasculaires ; AVb/AMp: Proportion de l'aire des bandes vasculaires par rapport à l'aire du mésophylle.

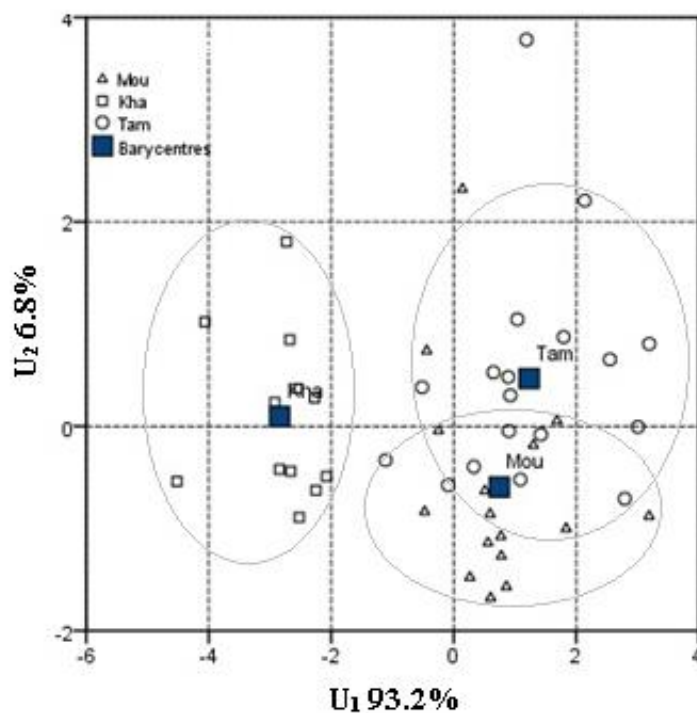


Figure 5. Dispersion des individus des populations étudiées du *C. atlantica* dans les deux premiers axes discriminants (U_1 , U_2).

III.5. Discussion

Les caractères nombre des aiguilles/Rosette (Nn/R), longueur d'aiguille (Nl) et largeur d'aiguille (Nw) ont contribué d'une manière significative aux différences morphologiques entre les trois populations étudiées du *Cedrus atlantica* (Tab. 2). Le trait Nn/R était souvent listé comme caractère discriminant entre les populations du cèdre marocain (Arbez et al., 1978). Il distinguait les populations, même si elles ne sont pas géographiquement éloignées

les unes des autres (Fig. 5, Tab. 1), et il confirmait même l'étude de De Lillo et Fusaro (1990) en Italie sur la provenance des populations du Rif et du Haut Atlas au Maroc. Les valeurs de la longueur moyenne des aiguilles des trois populations (Tab. 2) étaient comprises dans l'intervalle de longueur de 10 et 25 mm rapporté par Farjon (2010). Arbez et al. (1978) ont trouvé que la longueur moyenne des aiguilles est comprise entre 18,3 et 20,5 mm dans le Moyen Atlas marocain. Récemment, Jasińska et al. (2013) ont trouvé des valeurs moyennes de NI de 11,83 (7–17) mm pour les rosettes de *C. atlantica* récoltés à Jbel Anasan dans le Rif et de 14,78 (10–19) mm pour les rosettes récoltés dans les montagnes d'Azrou. La longueur moyenne des aiguilles trouvée à Kha est de 13,6 (10-18) mm, était inférieure à celle rapportée pour Mou et Tam malgré le fait que Mou soit situé près de Kha (Tab. 1, Tab. 2). En revanche, la valeur de NI pour Kha était similaire à celle trouvée par Jasińska et al. (2013) à Azrou. Ce résultat confirme que la longueur de l'aiguille est un trait discriminant au sein de la région Azrou du Moyen Atlas, comme le montre la figure 5. Diverses études citées par Farjon (2010) sur les caractéristiques des aiguilles ont montré que seul NI, Nw et Nh discriminent *C. atlantica*, *C. libani*, *C. brevifolia* et *C. deodara*. D'autre part, la variation de Nw dans la présente étude montre une efficacité considérable de ce caractère pour distinguer les arbres de Mou et de Tam des arbres de Kha, ayant des aiguilles très larges (Fig. 5, Tab. 2, Tab. 5). Ce caractère de Kha était semblable à celui identifié chez quelques espèces de pins soumises à la sécheresse (Cinnirella et al., 2002 ; Grill et al., 2004).

Dans la présente étude, la diminution de Nn/R et de NI et l'augmentation de Nw chez les arbres de la population de Kha (Tab. 2) indiquent qu'il existe une certaine cohérence entre nos résultats et ceux rapportés par Arbez et al. (1978), Ducrey et al. (1994) et Ladjal et al. (2005). Ces auteurs ont souligné une relation positive entre les lignes de stomates et la largeur de l'aiguille ; cependant, à ce jour, aucune information n'est disponible sur les relations entre ces traits et le diamètre, la hauteur de la tige et la croissance des racines chez *C. atlantica*. De plus, Ladjal et al. (2005) ont constaté une réduction de la conductance stomatique, de la photosynthèse mésophylliennes et de la conductivité hydraulique de la tige et des aiguilles du *C. atlantica* après un déficit en l'eau. Indépendamment de cela, cette espèce tolérante à la sécheresse est caractérisée par des basses valeurs du potentiel hydrique de base critique (environ -3,0 MPa) qui concordent avec les faibles valeurs du potentiel de pression osmotique à turgescence zéro (-3,6 MPa) lorsque les stomates sont complètement fermés, et une importante activité photosynthétique (10 % des valeurs maximales) pour des potentiels hydriques de base de -5,0 MPa (Ducrey, 1994). Cependant, sa croissance en hauteur est arrêtée en dessous de -2,1 MPa et son adaptation à la sécheresse est principalement le fait

d'une croissance efficace des racines et d'une bonne capacité de prospection au sol. Cet auteur a également signalé que la croissance en hauteur et en diamètre est corrélée aux précipitations et la température.

Sur la base de la surface mesurée, les valeurs de CV de AS, de AMp et de ACc détectés dans la présente étude (Tab. 3) sont faibles et plus stables dans la population de Kha que dans les populations de Mou et de Tam. Cette faible variation est en accord avec les faibles modifications de la structure cellulaire de l'aiguille (Jasińska et al., 2013) et de la faible diversité génétique (Terrab et al., 2008) présente dans la localité d'Azrou (Kha) du Moyen Atlas Marocain. En revanche, la plus grande variation en AS, AMp, et ACc révélée chez Tam était conforme au niveau élevé de la diversité génétique des *C. atlantica* (Terrab et al., 2008) et le fort polymorphisme du pin maritime (Eveno et al., 2008 ; Wahid et al., 2009) présent dans cette localité d'Ifrane (Tam). De même, le fait que la population de Tam avait les valeurs les plus basses et les plus élevées de AS, AMp et ACc indique une forte variation phénotypique des aiguilles dans cette population. En outre, l'analyse discriminante a révélé que l'aire du cylindre central (ACc) différencie les populations de Kha, de Mou et de Tam (Fig. 5), alors que Jasińska et al. (2013) ont constaté que seule la hauteur et non la largeur du cylindre central discrimine *C. atlantica*, *C. libani* et *C. brevifolia*. La description suggère que les différents traits doivent être utilisés pour distinguer entre les espèces de *Cedrus* (hauteur du centre cylindre) et d'autres entre les populations de *Cedrus* (largeur du cylindre central). Par contre, lorsqu'on compare la population de Kha à celle de Tam, on remarque une diminution en AS, AMp et ACc. Il est important de clarifier les facteurs qui causent la variation de ces traits. Grill et al. (2004) ont montré que AS, AMp et ACc de *P. canariensis* chez les aiguilles de semis ont diminué dans des conditions de sécheresse contrôlées, tandis que Maurice et Crang (1986) a montré que AS des aiguilles de *P. strobus* augmente en réponse à la formation de brouillard acide. Dans d'autres études, Bleweiss et al. (1985) ont constaté que des niveaux élevés de soufre dans les aiguilles de *C. libani* entraînaient le développement de caractéristiques xéromorphes, avec une cuticule très épaisse, des parois épaisses cutinisées de l'épiderme et des cellules hypodermiques, des stomates enfoncés et des cellules mésophylles en plis. De même, Marin et al. (2009) ont découvert que la surface et la densité volumique des cellules de mésophylle et des espaces intercellulaires augmentent dans les aiguilles de *C. atlantica*, alors que la densité volumique de l'épiderme, du cylindre central et des canaux de résine diminuent dans l'environnement pollué. Ces résultats montrent que les traits anatomiques des aiguilles du taxon *Cedrus*, comme de nombreux conifères, augmentent en réponse à la pollution, mais diminuent en réponse à la sécheresse, ce qu'indique que les

arbres de *Cedrus* ajuste sa structure en aiguille (AS, AMp et ACc) en fonction de type de contrainte. Ces données démontrent que la diminution de AS, de AMp et de ACc du cèdre de Kha est causée par une tendance de la population à modérer la structure de ses aiguilles en réponse à l'élévation de la température et de la sécheresse estivale causée par la forte pente d'inclinaison de 37 % (Fig. 2, Tab. 1). Le CV de NSc vari plus que le CV de AS, de AMp et de ACc dans la population de Kha, par rapport aux populations de Mou et de Tam (Tab. 3). Jasińska et al. (2013) ont rapporté des valeurs de CV de 47,91 % pour NSc dans le Moyen Atlas et seulement 18,11 % dans le Rif du Maroc. Cela pourrait être attribué au faible nombre des individus (10 individus) analysés au Moyen Atlas en comparaison avec 30 individus au Rif (Jasińska et al., 2013). La similitude de NSc entre les trois populations n'était pas en accord avec les résultats de Böcher (1979) et de Grill et al. (2004), qui ont trouvé une augmentation de NSc en réponse à la sécheresse et/ou aux températures élevées de l'année de la croissance des aiguilles, pour éviter l'effondrement du paquet vasculaire dans des conditions de perte de turgescence. En revanche, le CV élevé chez les arbres de Kha, comparé à celui du Tam, peut être confirmé par la tendance de *C. atlantica* à adapter son appareil photosynthétique au déficit en eau et de sa faible thermotolérance (Ludlow, 1989 ; Epron, 1997) en réponse à l'élévation de la température et à la sécheresse qui s'est produite pendant la saison estivale, causée par la forte pente de 37 % d'inclinaison (Fig. 2, Tab. 1).

Les résultats présentés dans le tableau 3 ont montré aucune augmentation de la valeur moyenne de AHd, ni ceux de CV dans les populations de Mou et de Tam, par rapport à la population de Kha. De plus, le nombre des cellules hypodermiques, même si elles ont été comptées, n'indique pas nécessairement une augmentation de la sclérification. Par conséquent, le nombre des cellules dépendra non seulement du niveau de sclérification, mais également de la circonférence de l'aiguille. Le paramètre le plus important qui pouvant expliquer une augmentation des valeurs observées était l'hypoderme composé d'une seule couche. De même, les résultats dans le tableau 3 ne montrent pas l'augmentation du nombre des cellules sclérenchymateuses (NSc), alors que leur nombre (valeur moyenne) est similaire pour toutes les populations. Ces constances de AHd et de NSc suggèrent que *C. atlantica* n'adopte pas le mécanisme de renforcement des bandes vasculaires en augmentant le nombre des cellules sclérenchymateuses ou en augmentant le nombre des couches de l'hypoderme ou la taille de la surface de ce dernier. Dans la présente étude, les valeurs moyennes de AVb et de rapport AVb/AMp étaient similaires entre les populations étudiées (Tab. 3). D'après Grill et al. (2004), dans les conditions de sécheresse artificielle, les aires de la section transversale et du mésophylle (AS et AMp) diminuent, tandis que celle des bandes vasculaires (AVb) augmente,

entraînant une augmentation de AVb/AMp chez *P. canariensis*. Sur la base de ces résultats, il n'est pas clair si AVb et AVb/AMp de *Cedrus* sont sous l'influence des conditions environnementales ; ainsi, d'autres études approfondies sont nécessaires pour clarifier cet aspect. Dans la présente étude, les populations des régions d'Azrou (Kha) et d'Ifrane (Tam) (Tab. 1), qui ne comptent que 66 fragments partagés entre eux, des distances F_{ST} élevées par paire (0,356) et se sont révélés génétiquement distincts par Terrab et al. (2008), affichent une différenciation structurelle dans les valeurs des aiguilles de NI, Nw, Nn/R, AS, AMp et ACc (Fig. 5, Tab. 2, Tab. 3). Ces distinctions des traits des aiguilles résultent des variations des conditions environnementales et sont conformes à la caractérisation génétique de ces deux régions trouvée par Terrab et al. (2008). Toutes les populations étudiées méritent donc une attention particulière dans les programmes de l'amélioration génétique du cèdre de l'Atlas, en particulier les populations de Kha et de Tam. L'isolement et la distinction entre ces populations confirmé dans la présente étude peut être utile par les forestiers marocains pour préserver leurs caractéristiques génétiques. Des marqueurs utiles pour l'identification des gènes bénéfiques contrôlant NI, Nn/R, Nw, AS, AMp et ACc pourraient faciliter la gestion et la conservation du pool génétique de cette espèce du cèdre, qui est menacée par le changement climatique. Autres fragments d'ADN utilisés pour étudier les relations phylogénétiques du genre *Cedrus*, tels que l'intron nad5 (Qiao et al., 2007 ; Jaramillo-Correa et al., 2013) et l'espaceur intergénique trnH-psbA (Laiou et al., 2013), peuvent également apporter plus de précision pour déterminer la variation des traits d'aiguille et de leurs gènes spécifiques.

Chapitre IV. Caractérisation morpho-anatomique des aiguilles de *Cedrus atlantica* Manetti du Moyen et du Haut Atlas Marocain

Ce chapitre a été publié : El Bakkali N. and Bendriss Amraoui M., 2022. Morphological and Anatomical Characterization of Ecotype Needles of *Cedrus atlantica* in Morocco. International Journal of Forestry Research. Volume 2022, Article ID 5836589, 11 pages
<https://doi.org/10.1155/2022/5836589>

IV.1. Résumé

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) G. Manetti ex Carrière) est une espèce endémique des montagnes d'Afrique du Nord qui suscite un intérêt international pour son utilisation dans le reboisement des écosystèmes dégradés. Cette étude vise à étudier et à évaluer les caractéristiques morpho-anatomiques des aiguilles de quatre populations naturelles de cèdre dans les montagnes du Moyen et du Haut Atlas au Maroc. Le matériel de l'étude a été collecté auprès de trois populations de *Cedrus atlantica* appartenant à la région du Moyen Atlas et une appartenant à la région du Haut Atlas au Maroc. L'analyse morphométrique a été effectuée sur quinze caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille du cèdre de l'Atlas. Les statistiques descriptives, le test de Tukey, le pouvoir discriminatoire, le nuage de points de la fonction de discrimination, et un dendrogramme des distances euclidiennes les plus proches ont été réalisés sur les traits. Le test de Tukey a montré que la majorité des caractères distinguent les populations à un niveau significatif. Parmi ces traits, la longueur de l'aiguille (Nl), la largeur du cylindre central (Bw) et la hauteur de la paroi de la cellule de l'hypoderme (Ht) discriminent les populations Aït Oufella (en bordure sud du Moyen Atlas) et Aït Ayach (Haut Atlas) des deux autres populations Moudemame et Tamrabta (Moyen Atlas). Ces populations confirment l'existence de deux écotypes distincts de *C. atlantica* géographiquement distants dans les montagnes de l'Atlas au Maroc. L'écotype appartenant à Aït Oufella et Aït Ayach confère à cette espèce une place de choix dans les projets de revalorisation des populations méditerranéennes, en particulier sur les zones semi-arides.

Mots clés : Anatomie de la feuille ; Biométrie ; Géographie ; Plante ; Population.

IV.2. Introduction

Cedrus est l'un des onze genres communément admise dans Pinaceae (Farjon, 2001) et comprend quatre espèces avec une distribution très isolée dans l'Himalaya circum-

méditerranéenne et occidentale (Farjon, 1990 ; Farjon, 2001). Les conclusions de nombreux scientifiques indiquent que *Cedrus*, un groupe de plantes horticoles très important, pourrait avoir son origine dans la zone de haute latitude de l'Eurasie et qu'il a migré en Afrique du Nord à la fin du Tertiaire (Charco, 2001 ; Manzi et al., 2011). Un grand débat sur le rang taxonomique des espèces et la phylogénie du *Cedrus* autour du bassin méditerranéen reste en suspens. Les cèdres étaient autrefois traités comme une seule espèce, *Cedrus libani*, comprenant quatre sous-espèces (Davis, 1965). La difficulté concerne principalement les positions de *Cedrus brevifolia* et *C. atlantica* (Endl.) G.Manetti ex Carrière. Sur la base d'une combinaison de caractères morphologiques tels que l'angle de la branche, la taille du cône, la longueur des strobili mâles, la longueur des feuilles, le nombre de feuilles dans les rosettes, on distingue trois taxons étroitement apparentés au sein du cèdre méditerranéen (Meikle, 1977 ; Scaltsoyiannes, 1998 ; Farjon, 2010 ; Jasińska et al. 2013). Mais leur rang taxonomique est encore contesté. Bou Dagher-Kharrat et al. (2001) indiquent que *C. atlantica* pourrait être reconnue en tant qu'espèce distincte et *C. brevifolia* en tant que sous-espèce du *C. libani*. Dans d'autres travaux, Bou Dagher-Kharrat et al. (2007) ont constaté que les populations du *C. atlantica* et du *C. deodara* présentent des valeurs de diversité génétique nettement inférieures à celles des populations du *C. libani* et du *C. brevifolia*. Contrairement à ceux-ci, Qiao et al. (2007) ont trouvé que le cèdre de l'Himalaya, *C. deodara*, avait une position basale et que *C. atlantica* est la soeur du clade comprenant *C. libani* et *C. brevifolia*. D'autre part, Fady et al. (2003) ont proposé de considérer le cèdre méditerranéen comme une unité d'une seule espèce collective comprenant deux groupes régionaux, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient. De plus, *C. atlantica* décrite à l'origine comme *Pinus atlantica* Endl., Puis transférée à *Cedrus*, a également été traitée comme une espèce indépendante (Gaussen, 1964 ; Page, 1990 ; Charco, 2001 ; Farjon, 2010), ainsi que la sous-espèce du *C. libani* A. Rich. subsp. *atlantica* (Endl.) Batt. et Trab. (Davis, 1965 ; Eckenwalder, 2009) ou de la variété *C. libani* var. *atlantica* (Endl.) Hook f. Récemment, les caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille (par exemple: longueur de l'aiguille, largeur et hauteur de la section transversale de l'aiguille, largeur et hauteur de la bande vasculaire, y compris l'endoderme, etc.) ont été mis au point pour la différenciation entre les espèces méditerranéennes du *Cedrus* et en particulier l'implication taxonomique du *C. atlantica* (Jasińska et al., 2013). *Cedrus atlantica* se distingue par une cime plus haute, des rameaux moins bien disposés, des aiguilles vert bleuâtre qui varient du vert clair au bleu argenté, des cônes de 5 à 8 cm de longueur sur 3 à 5 cm de largeur et des graines petites (Dirr, 1990 ; Loureiro, 1994 ; Farjon, 2010). Le cèdre de l'Atlas est réparti au Maroc et en Algérie où il forme des peuplements monospécifiques

(Vidaković, 1991) et robuste jusqu'à la zone 7 (-17,5 °C et -12,2 °C) (Bannister et Neuner, 2001). Les aiguilles sont bleuâtres ou vert argenté, ne dépassant généralement pas 2,5 cm de long, entre 19 et 28 dans une rosette (Nicolson, 1986 ; Vidaković, 1991). Les spécimens aux aiguilles d'argent des montagnes de l'Atlas ont été décrits comme une variété *C. atlantica* var. *glauca* par Bercu et al. (2009, 2010). En fonction des différentes formes de la couronne et de la couleur de l'aiguille, il existe plusieurs sélections horticoles (Laurence, 2015). En Afrique du Nord, Gaussen a trouvé deux écotypes morphologiquement bien différenciés (Gaussen, 1964) : le type Meridionalis du Haut Atlas marocain et l'Atlas algérien saharien, et le type plus récent Tellica, situé dans l'Atlas tellien du Maroc (Moyen Atlas et le Rif) et l'Algérie (Ouarsenis, Atlas Blidéen, Djurdjura, Babors). Les dimensions des graines de pollen du cèdre de l'Atlas augmentent considérablement entre l'Atlas saharien et l'Atlas tellien (Derridj et al., 1991), tandis que les cônes sont systématiquement plus petits dans les localités de l'Atlas saharien que dans l'Atlas tellien (Derridj, 1993). De plus, deux groupes distingués par leur structure morphologique et phytoécologique ont également été trouvés dans le Moyen Atlas central : le groupe du Moyen Atlas tabulaire au Nord et le groupe du Moyen Atlas plié au Sud (Pujos, 1966 ; Peyre, 1979 ; Achhal et al., 1980). De même, Terrab et al. (2008) ont constaté que le Moyen Atlas héberge aujourd'hui deux types de peuplements de *C. atlantica* présentant des schémas de différenciation génétiques contrastés qui ont seulement 66 fragments partagés entre eux, soit des distances F_{ST} élevées par paire (0,356). Dans une autre étude, Terrab et al. (2006) ont constaté que les valeurs moyennes des distances par paires au sein des populations (D^2_{SH}) varient considérablement d'une population à l'autre, allant d'un minimum de 7,68 dans la population du Moyen Atlas à 18,46 dans la population du Haut Atlas. Il serait intéressant de savoir dans quelle mesure les différences morphologiques/anatomiques suivent la différenciation génétique révélée entre le Moyen et le Haut Atlas.

IV.3. Matériels et méthodes

IV.3.1. Échantillonnage et mesures

Sur le transect du Moyen et du Haut Atlas marocain, quatre populations du *Cedrus atlantica* ont été sélectionnées au cours de 2015. Le matériel de l'étude a été recueilli auprès de deux populations des localités de Tamrabta et de Moudemame dans le Moyen Atlas, une population de localité d'Aït Oufella en bordure Sud du Moyen Atlas central près de la plaine aride de Midelt et une population de localité d'Aït Ayach dans la région du Haut Atlas (Fig. 1, Tab.1). La population de Tamrabta est située à l'Est avec un bioclimat sub-humide à un hiver

très froid, contrairement à la population de Moudemame avec un bioclimat humide frais et stable (Tab. 1). La population d'Aït Oufella d'une superficie de 5650 ha est située à environ 40 km au Nord-Ouest de Midelt (Rhanem, 2011). La lithologie associe les lias calcaréo-dolomitiques au crétacé marno-calcaire, auxquels s'ajoutent quelques poches d'argile rouge et de basaltes du Trias (Martin, 1981). Le climat général d'Aït Oufella est caractérisé par une faible pluviosité et une sécheresse marquée pendant une longue durée de l'année (Rhanem, 2009). La quatrième population du cèdre d'Aït Ayach développée à moins de 7 km du Cirque de Jaaffar est caractérisée par la présence du *C. atlantica* et de *Quercus ilex L.* (Tab. 1). Le climat de cette forêt est continental semi-aride.

Des échantillons des arbres âgés en bonne santé, au nombre de dix, espacés de 30 m au moins les uns des autres de chaque population, ont été échantillonnés (Tab. 1). Dix rosettes matures, non endommagés et pleinement développés, ont été recueillis de chaque arbre formés dans des conditions de luminosité similaires et conservés dans l'alcool 70 % à -20 °C. Une aiguille a été analysée à partir de chaque rosette. La préparation et le traitement des sections transversales et les mesures des caractères anatomiques sont faites selon la méthode décrite dans le chapitre I.3. Quinze caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille ont été étudiés. La longueur de l'aiguille (Nl) a été déterminée manuellement avec une précision de 0,25 mm. Le nombre des canaux de résine (Nc) est compté pour chaque coupe transversale sous microscope optique Optika DM-15 (Fig. 2). Les mesures des caractères (Fig. 2) avec une précision de 1 µm ont été faites sur les dix meilleures images techniquement sélectionnées pour chaque individu, à l'aide de Opmias Software Ver. 1.3.0.0. La majorité des caractères étudiés ici (Fig. 2) ont été détectés, dans des études antérieures, comme discriminants entre les taxons lors des examens anatomiques et morphologiques des caractéristiques des aiguilles de *Punis* et de *Cedrus* (Boratyńska et Lewandowska, 2009 ; Dörken et Stützel, 2012 ; Jasińska et al., 2013).

IV.3.2. Analyses statistiques

Dans cette étude, nous avons utilisé les données individuelles brutes. Toutes les données provenant de cent aiguilles de chaque population obtenues ont été analysées statistiquement à l'aide du logiciel IBM SPSS Statistics 20.0. Des statistiques descriptives (moyenne arithmétique, minima, maxima, erreur standard et coefficient de variation) ont été calculées pour chaque trait. L'unimodalité et la symétrie de la distribution des caractères ont été vérifiées à l'aide du test de Levene et du test de Shapiro-Wilk, ces tests ont confirmé la

normalité et l'homogénéité des caractères étudiés. L'analyse post-hoc a été réalisée à l'aide du test de Tukey pour des comparaisons multiples. Le pouvoir discriminatoire d'un caractère particulier a été déterminé dans l'analyse de la discrimination avec un niveau de signification de $P \leq 0,01$ et $P \leq 0,05$. Les relations entre les populations ont été estimées sur le diagramme de dispersion de la fonction de discrimination dans l'espace entre les premières variables, après une analyse de discrimination par étapes sur l'ensemble des traits (Tabachnik et Fidell, 1996). Les relations entre les populations ont été illustrées sur les biplots de discrimination. Un dendrogramme des distances euclidiennes les plus proches utilisant tous les caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille, selon la méthode de Ward, a été appliqué afin de vérifier les affinités révélées dans l'analyse de la discrimination.

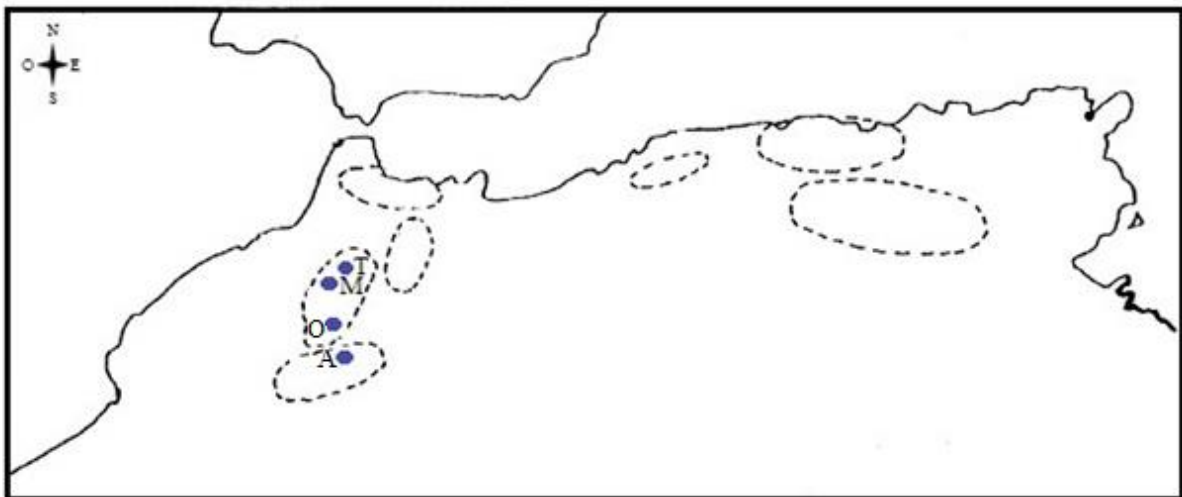


Figure 1. Localisation des populations étudiées: Moudemame (M) ; Tamrabta (T) ; Aït Oufella (O) et Aït Ayach (A). Les lignes pointillées délimitent les aires de répartition naturelles de *C. atlantica* en Afrique du Nord.

Tableau 1. Caractéristiques de quatre populations échantillonnées de *C. atlantica* sur les transects du Moyen au Haut Atlas Marocain.

Regions	Localités	Nombre des arbres échantillonnés	Coordonnées	Altitude (m)	Roche mère	Bioclimat
Moyen Atlas (Ifrane)	Tamrabta : Une population moins dense de pins maritimes ou de chênes verts	10	33°37'N 5°03'W	1605	Calcaire dolomie/sableux	Humide à hiver froid (Csb)
Moyen Atlas (Azrou)	Moudemame : Une population pure et dense	10	33°25'N 5°11'W	1780	Basalte-Calcaire	Sub-humide à hiver frais (Csa)
Moyen Atlas (Près de la plaine aride de Midelt)	Aït Oufella: Une population moins dense de chênes verts et de <i>Juniperus thurifera</i>	10	32°58'N 5°03'W	1982	Calcaire	Continental semi-aride (Ksb)
Haut Atlas	Aït Ayach: Une population moins dense avec le chêne vert	10	32°31'N 4°59'W	1972	Calcaire	Continental semi-aride (Ksb)

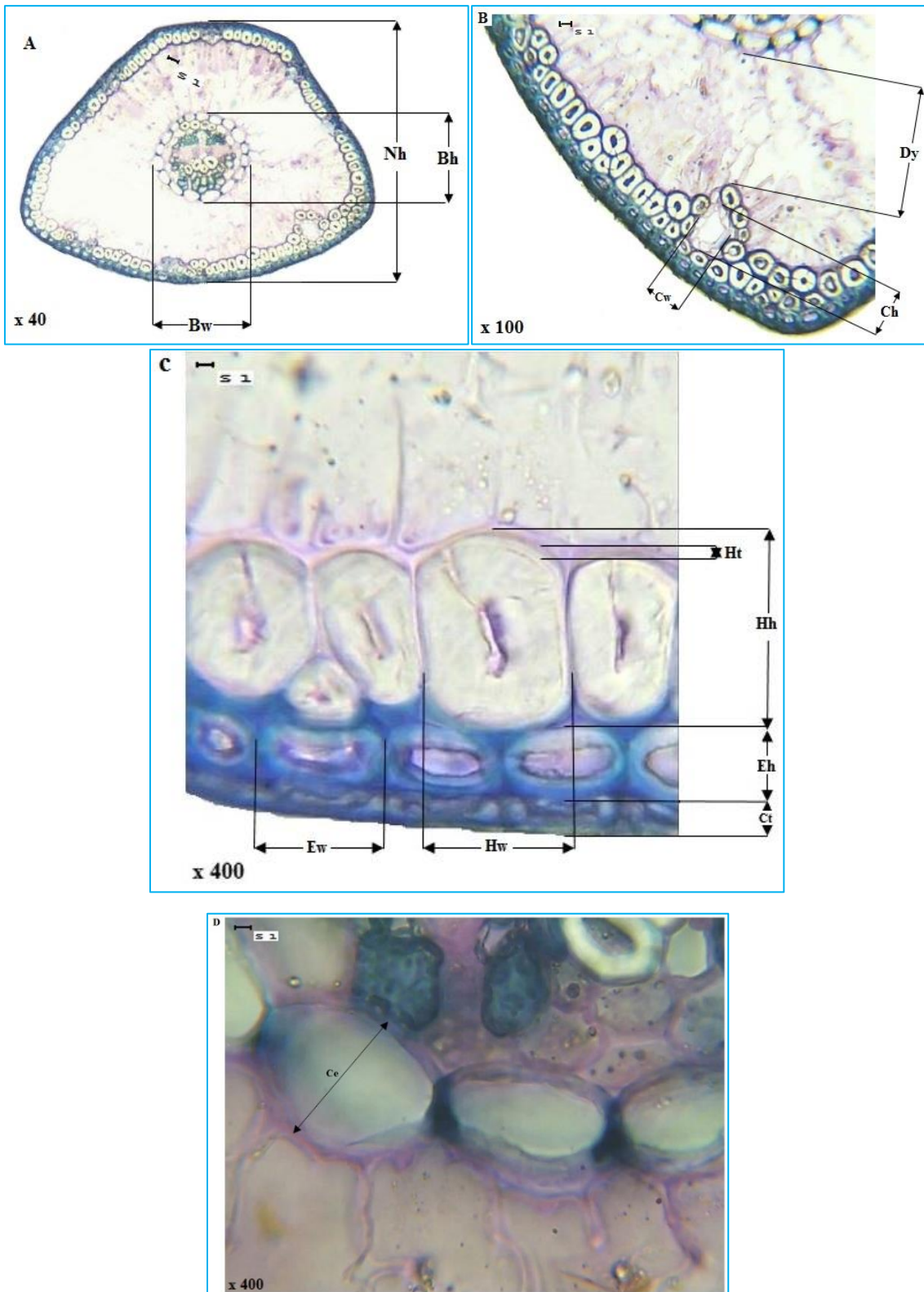


Figure 2. Caractères mesurés de la section de l'aiguille. **A** (Nh – hauteur de la section de l'aiguille ; Bw – largeur du cylindre central ; Bh – hauteur du cylindre central) ; **B** (Cw – largeur du canal résinifère) ; Ch – hauteur du canal résinifère ; Dy – distance entre le canal résinifère et la bande vasculaire) ; **C** (Ct – épaisseur de la cuticule ; Ew – largeur de la cellule épidermique ; Eh – hauteur de la cellule épidermique ; Hh – hauteur de la cellule hypodermique ; Hw – largeur de la cellule hypodermique ; Ht – épaisseur de la paroi du cellule hypodermique) ; **D** (Ce – hauteur de la cellule endodermique), S1= 4000 µm.

IV.4. Résultats

IV.4.1. Variation intra-population

Les valeurs les plus élevées de CV ont été détectées pour le caractère Nc, tandis que les valeurs légèrement inférieures ont été détectées pour les variables suivantes : Ct, Ht, Cw, Ch et Dy. La valeur de CV inférieure à 10 % était typique pour NI dans la population de Moudemame (Tab. 2). Les individus de la population d'Aït Oufella ont été caractérisés par un degré élevé de variation moyenne d'une valeur de 22,17 % par rapport aux autres populations, essentiellement déterminés par des caractères tels que NL, Nh, Ew, Hw, Dy, Ht, Bw et Bh. Les individus de la population de Tamrabta ont été caractérisés par un coefficient de variation moyenne de 36 %, présentés par les caractères Cw et Ch (Tab. 2).

La longueur moyenne des aiguilles est très différente entre les populations étudiées. Les valeurs les plus élevées concernent les aiguilles de Moudemame (16,09 mm) et de Tamrabta (15,68 mm), tandis que les valeurs les plus basses sont détectées à Aït Oufella (10,77 mm) et Aït Ayach (11,06 mm) (Tab. 2). Pour les caractères Nh, Ew, Bw, Bh, Ce, Cw, Ch et Dy, les valeurs moyennes les plus élevées ont été trouvées à Aït Ayach et les valeurs les plus faibles à Moudemame et Tamrabta (Tab. 2). Néanmoins, le minimum le plus faible de la plupart de ces caractères a été déterminé à Aït Oufella et Moudemame, tandis que les maxima les plus élevés ont été observés à Aït Ayach et Aït Oufella. De même, les valeurs moyennes les plus élevées de Ct ont été trouvées à Aït Ayach mais les plus basses à Moudemame et Tamrabta (Tab. 2). La population d'Aït Ayach présente les valeurs moyennes les plus élevées en ce qui concerne la taille des canaux de résine Cw (96,32 μm) et Ch (83,74 μm), et un petit nombre de ces canaux (1,16) (Tab. 2). De même, les valeurs moyennes les plus élevées détectées dans cette population étaient la hauteur des cellules épidermiques (Eh) avec 22,55 μm et la taille des cellules hypodermiques (Hh, Hw) avec 46,55 et 38,77 μm successivement (Tab. 2).

Tableau 2. Description statistique des caractères analysés de *Cedrus atlantica* (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A).

Traits	Moyenne				Minimum				Maximum				Ecart type				Coefficient de variation			
	M	T	O	A	M	T	O	A	M	T	O	A	M	T	O	A	M	T	O	A
Nl (mm)	16,09	15,68	10,77	11,06	13,00	11,00	7,00	8,00	20,00	22	15,00	15,00	1,60	2,05	1,89	1,37	9,96	13,10	17,56	12,40
Nh (µm)	771,26	794,66	998,45	1180,11	600,85	582,22	541,11	96,07	970,32	1268,82	1306,81	1610,75	85,23	123,82	194,74	168,33	11,05	15,58	19,50	14,26
Ct (µm)	9,36	8,84	12,27	14,25	2,25	1,00	3,52	4,85	14,14	15,81	21,84	22,09	2,36	2,85	4,02	3,56	25,27	32,27	32,74	24,98
Ew (µm)	24,71	26,08	31,17	35,56	17,28	18,60	16,75	23,37	33,49	43,35	48,10	55,84	3,33	4,67	6,88	5,92	13,47	17,90	22,06	16,65
Eh (µm)	17,73	18,14	20,85	22,55	11,18	10,85	11,31	13,25	26,41	47,53	35,93	39,00	2,57	4,09	4,21	4,62	14,47	22,55	20,21	20,50
Hh (µm)	33,30	36,42	44,88	46,55	23,83	26,11	24,77	29,79	42,93	51,04	70,90	63,45	4,79	4,79	9,85	6,82	14,37	13,16	21,96	14,64
Hw (µm)	29,44	31,14	37,06	38,77	13,33	18,56	21,81	24,78	44,28	51,04	56,93	54,93	5,19	5,69	8,20	6,66	17,63	18,26	22,11	17,19
Ht (µm)	3,19	2,93	2,69	3,14	1,94	1,13	0,97	1,00	6,43	4,93	5,08	5,37	0,87	0,72	0,87	0,85	27,40	24,44	32,39	27,18
Bw (µm)	324,16	320,94	486,01	587,41	241,74	241,07	222,31	398,33	422,15	629,13	783,98	732,20	39,74	61,36	125,45	62,67	12,26	19,12	25,81	10,67
Bh (µm)	293,80	293,65	437,33	525,81	227,12	221,05	202,83	365,00	377,64	569,29	778,26	672,27	59,15	55,50	111,45	70,46	12,11	18,90	25,48	11,25
Ce (µm)	38,25	37,72	44,92	51,17	25,08	21,27	22,20	28,88	61,12	72,92	73,32	77,69	6,41	8,40	11,06	9,66	16,75	22,28	24,63	18,87
Nc (No.)	1,27	1,23	1,24	1,16	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	2,00	2,00	2,00	0,80	0,72	0,79	0,71	63,17	58,76	63,24	61,13
Cw (µm)	55,15	70,69	87,15	96,32	27,70	40,00	35,48	31,41	88,33	208,98	141,88	155,56	12,13	25,03	23,64	27,27	22,00	35,40	27,13	28,31
Ch (µm)	46,88	61,40	74,07	83,74	21,84	32,93	32,21	23,56	77,72	184,69	130,94	142,71	11,41	22,47	20,94	24,49	24,34	36,60	28,27	29,25
Dy (µm)	196,38	183,30	275,48	316,79	73,90	88,88	80,03	145,72	285,62	319,71	490,47	488,44	45,09	43,44	93,20	79,40	22,96	23,70	33,83	25,07

Nl – longueur de l’aiguille ; Nh – hauteur de la section transversale de l’aiguille ; Bw – largeur du cylindre central ; Bh – hauteur du cylindre central ; Nc – nombre des canaux résinifères ; Cw – largeur du canal résinifère ; Ch – hauteur du canal résinifère ; Dy – distance entre le canal résinifère et la bande vasculaire ; Ct – épaisseur de la cuticule ; Ew – largeur de la cellule épidermique ; Eh – hauteur de la cellule épidermique ; Hh – hauteur de la cellule hypodermique ; Hw – largeur de la cellule hypodermique ; Ht – épaisseur de la paroi du cellule hypodermique ; Ce – hauteur de la cellule endodermique.

IV.4.2. Différenciation inter-population

Le test de Tukey a montré que la valeur de Nc ne diffère pas significativement entre les populations étudiées, tandis que le caractère Ht diffère seulement la population d'Aït Oufella des populations de Moudemame et d'Aït Ayach. Bien que tous les autres caractères puissent être utilisés dans la séparation entre au moins quatre à cinq combinaisons des populations à un niveau significatif de $P \geq 0,05$ (Tab. 3).

Tableau 3. Valeur P du test de Tukey à comparaisons multiples pour les 15 caractères d'aiguilles des quatre populations de *Cedrus atlantica* (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A).

	T/M	T/O	T/A	M/O	M/A	O/A
Nl	0,348	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,662
Nh	0,682	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Ct	0,677	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Ew	0,269	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Eh	0,885	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,014*
Hh	0,008*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,319
Hw	0,255	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,260
Ht	0,124	0,174	0,282	0,000*	0,976	0,001*
Bw	0,992	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Bh	1,000	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Ce	0,976	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Nc	0,982	0,982	0,920	0,996	0,743	0,867
Cw	0,000*	0,010*	0,000*	0,000*	0,000*	0,001
Ch	0,000*	0,059	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*
Dy	0,613	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*	0,001*

L'analyse de la fonction de discrimination a révélée que 14 des 15 caractères testés des aiguilles du cèdre avaient un pouvoir discriminant élevé entre les populations ($P \leq 0,01$) et un caractère discrimine avec $P \leq 0,05$ (Tab. 4).

Tableau 4. Pouvoir de discrimination (λ : Lambda de Wilks. P : signification de λ) entre les caractères analysés des aiguilles des populations étudiées.

	Nl	Nh	Ct	Ew	Eh	Hh	Hw	Ht
λ	0,334	0,442	0,710	0,600	0,802	0,574	0,729	0,950
P	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0001

Tableau 4. (Suite)

	Bw	Bh	Ce	Nc	Cw	Ch	Dy
λ	0,315	0,357	0,719	0,970	0,697	0,701	0,600
P	0,000	0,000	0,000	0,022	0,000	0,000	0,000

Nl – longueur de l’aiguille ; Nh – hauteur de la section transversale de l’aiguille ; Bw – largeur du cylindre central ; Bh – hauteur du cylindre central ; Nc – nombre des canaux résinifères ; Cw – largeur du canal résinifère ; Ch – hauteur du canal résinifère ; Dy – distance entre le canal résinifère et la bande vasculaire ; Ct – épaisseur de la cuticule ; Ew – largeur de la cellule épidermique ; Eh – hauteur de la cellule épidermique ; Hh – hauteur de la cellule hypodermique ; Hw – largeur de la cellule hypodermique ; Ht – épaisseur de la paroi du cellule hypodermique ; Ce – hauteur de la cellule endodermique.

La dispersion des individus dans l'espace entre les deux premières valeurs de discrimination U_1 et U_2 (responsables de 98% de la variation entre les populations) a mis en évidence trois nuages dispersées des arbres, représentant les quatre populations comparées (Fig. 3). La variable de discrimination U_1 a été déterminée principalement par Nl, tandis que la composante U_2 est déterminée par Bw et Ht (Fig. 3). Cette dispersion a montré que les populations du Moyen Atlas (Moudemame et Tamrabta) sont dispersées sans chevauchement avec la population en bordure sud du Moyen Atlas (Aït Oufella) et la population du Haut Atlas (Aït Ayach) (Fig. 3). Les individus sont dispersés au long de ces deux dernières populations et les individus d'Aït Oufella ont pénétré en partie dans la zone confidentielle des populations du Moyen Atlas.

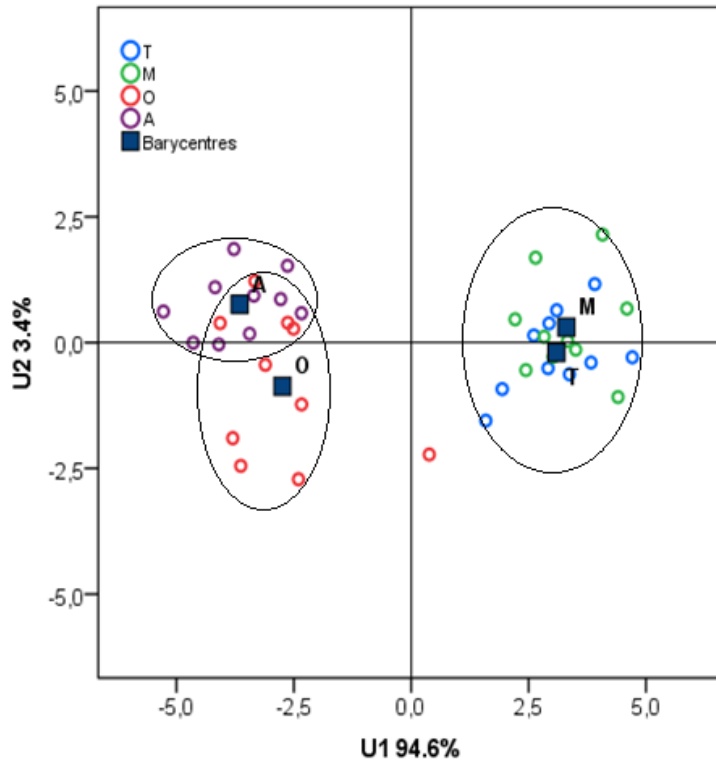


Figure 3. Dispersion des individus des populations étudiées du *C. atlantica* sur les deux premiers axes discriminants (U_1 et U_2).

L'agglomération des populations sur les distances euclidiennes les plus courtes indique un niveau de différenciation plus élevé entre la classe d'Aït Ayach-Aït Oufella et la classe de Tamrabta-Moudemame (Fig. 4). Cette différenciation des populations confirme celle détectée dans l'analyse de discrimination (Fig. 3).

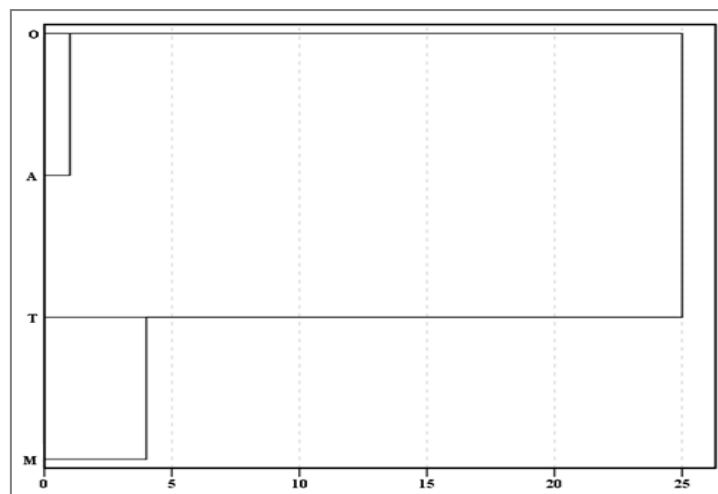


Figure 4. Relations entre les populations du *Cedrus atlantica* (Moudemame : M, Tamrabta : T, Aït Oufella : O et Aït Ayach : A) sur les distances euclidiennes les plus courtes des caractéristiques morphologiques et anatomiques des aiguilles.

IV.5. Discussion

Dans le passé, diverses études ont été effectuées sur de nombreuses caractéristiques des aiguilles, mais seulement trois caractères analysés (longueur, largeur et hauteur de la section transversale de l'aiguille) ont permis d'établir une distinction entre *C. atlantica*, *C. libani*, *C. brevifolia* et *C. deodara* (Gaussen, 1964 ; Maheshwari et Biswas, 1970 ; Bannister et Neuner, 2001 ; Brunetti et al. 2001 ; Farjon, 2010). Récemment, Jasińska et al. (2013) ont rapporté l'ajout d'un autre groupe des caractères d'aiguille (Dy, Nc, Hw etc.). Parmi ces auteurs, seuls Farjon (2010) et Jasińska et al. (2013) ont indiqué l'origine des aiguilles décrites par eux (pousses longues et pousses courtes). En outre, très peu de ces traits ont été utilisés pour distinguer les individus de la même espèce du genre *Cedrus*. Dans le cas du *C. atlantica*, la présente étude montre les premiers résultats de recherche sur la morphologie et l'anatomie des aiguilles sur des écotypes du cèdre du Maroc. Les valeurs de la longueur moyenne des aiguilles des rosettes de 400 répétitions trouvées ici (Tab. 2) sont légèrement proches de celles (17-19,32 mm) trouvée par Krouchi (2010) sur des individus adultes de la population des cèdres d'Algérie (Tala-guilef), mais elles sont comprises dans l'intervalle de 10 et 20 mm de la longueur moyenne maximale des aiguilles du *C. atlantica* indiquée par Boudy (1952). De même, Jasińska et al. (2013) ont récemment trouvé des valeurs moyennes de NI de 14,78 mm entre 10 et 19 mm dans la montagne du Moyen Atlas du Maroc. Ces valeurs sont incluses dans la marge de la longueur moyenne des aiguilles trouvée dans les deux localités (Moudemame et Tamrabta) du Moyen Atlas de cette étude (Tab. 2). En revanche, nos valeurs de la longueur moyenne des aiguilles des rosettes révèlent plus inférieures à la valeur de la longueur moyenne maximale des aiguilles de *C. atlantica* (25 mm) annoncée par Farjon (2010). Cette différence est due à l'utilisation des aiguilles des pousses longues, généralement plus longues que celles des rosettes. D'autre part, nos valeurs restent faibles, même comparées à celles des aiguilles des rosettes ou des pousses longues de semis de 2 à 5 ans dans le Moyen Atlas du Maroc (Arbez et al., 1978), et supérieures à celles des provenances algériennes de 16 mois et de 2 ans. Les valeurs de la longueur moyenne des aiguilles des deux populations en bordure sud du Moyen Atlas central (Aït Oufella) et du Haut Atlas (Aït Ayach) qui sont trouvées incluses dans la marge de longueur 10,77–11,06 mm sont inférieures à celles trouvées dans cette étude pour le Moyen Atlas (Tab. 2). Sur des plants de provenances du Haut Atlas (Tounfite et Assaka) cultivés dans Maures, Arbez et al. (1978) ont trouvé des valeurs de longueur moyenne des aiguilles de 23,8 et 19,5 mm, respectivement. Ces comparaisons montrent que la longueur moyenne des aiguilles du cèdre dépend fortement

de la croissance des pousses et des conditions environnementales, ce qui en fait l'un des critères de sélection variétale les plus importants pour le cèdre.

Les dimensions de la section transversale de l'aiguille (Nw et Nh) ont été rapportées entre 772,27 à 910,89 μm pour *C. atlantica*, *C. libani* et *C. brevifolia* (Jasińska et al., 2013). De plus, Vidaković (1991) et Farjon (2010) ont trouvé les valeurs moyennes de ces caractères beaucoup plus grandes et discriminantes entre ces espèces du *Cedrus*. Boratyńska et Boratyński (2007), Boratyńska et al. (2011) et Boratyńska et al. (2015) ont rapporté que ces deux traits permettent la distinction entre *Pinus mugo* ss, *Pinus uncinata* et *Pinus uliginosa* respectivement, avec une probabilité très élevée. Dans d'autres études, Huang et al. (2015) et Nikolić et al. (2015) ont trouvé un pourcentage de variation significatif des caractères largeur et hauteur de l'aiguille (Nw et Nh) entre les populations naturelles de *P. yunnanensis* dans le Sud-Ouest de la Chine et de *P. peuce* au Monténégro et en Serbie, respectivement. Au contraire, Boratyńska et al. (2003) et Boratyńska et al. (2011) ont trouvé que la largeur de l'aiguille (Nw) ne fait pas toujours la distinction entre les différentes paires de populations de *Pinus mugo* et de *Pinus sylvestris* à un niveau significatif, ou entre *P. uliginosa* et *P. sylvestris*. Dans le même sens, Urbaniak et al. (2008) ont constaté que ni Nw, ni Nh, ni Nh/Nw ne font de distinction entre les populations de *P. sylvestris* dans les montagnes de Tatra. En revanche, notre valeur moyenne de la hauteur de l'aiguille (Nh) est discriminante entre les populations du Moyen Atlas (Moudemame et Tamrabta) et les populations en bordure sud du Moyen Atlas (Aït Oufella) et du Haut Atlas (Aït Ayach) à un niveau statistiquement significatif, suggérant une isolation durable entre elles et une adaptation à l'environnement local du *C. atlantica* (Tab. 4). Les valeurs de Nw et de Nh rapportées par Jasińska et al. (2013) pour *C. atlantica* dans le Rif et le Moyen Atlas sont différentes et plus petites que les valeurs de notre Moyen et Haut Atlas qui se distinguent entre elles. Cette différence n'a pas encore été décrite entre les populations du *C. atlantica*. Dans cette étude, tous les caractères ont discriminé les populations à un niveau statistiquement significatif (Tab. 4). Ces traits séparant les populations Aït Oufella en bordure sud du Moyen Atlas et Aït Ayach en Haut Atlas des deux autres populations (Moudemame et Tamrabta) du Moyen Atlas (Fig. 3, Tab. 3) suggèrent qu'ils sont davantage sous le contrôle des conditions environnementales que les autres. Contrairement à cela, sur le genre *Cedrus* Jasińska et al. (2013) ont constaté que seuls les caractères : hauteur du bande vasculaire (Bh), taille des cellules de l'épiderme (Eh, Ew), de l'hypoderme (Hh, Hw) et la proportion de la largeur de l'aiguille/largeur du bande vasculaire (Nw/Bw) distinguent entre *C. atlantica*, *C. libani* et *C.*

brevifolia, alors que l'épaisseur de la cuticule (Ct), la largeur du bande vasculaire (Bw) et la forme de l'aiguille (NI/Nw) ont été trouvés non discriminantes.

D'autre part, dans une étude systématique des pins d'Europe Centrale, Boratyńska et al. (2015) ont constaté que seul le caractère Ew établis une distinction entre les taxons, tandis que Eh reste similaire. Entre les populations de sapins, Sękiewicz et al. (2013) ont constaté que celles du Maroc diffèrent plus que celles de l'Espagne pour Hh et non pour Eh, qui montre plutôt une variation intra-population. En revanche, Huang et al. (2015) ont constaté que la largeur du faisceau vasculaire, y compris le trait d'endoderme (Bw), contribue génétiquement de manière similaire entre et au sein des populations de *P. yunnanensis*. En plus de ces traits déjà connues, un nouveau groupe de caractères (Ct, Bw, Ce, Ht, Cw et Ch) les a trouvés pour la première fois ici discriminant entre les populations de *C. atlantica*. Alors que, dans l'étude de Jasińska et al. (2013) ce groupe de trait ne discriminent pas entre les trois taxons du genre *Cedrus*. Cependant, les caractères Cw, Ch, Ce et Ht qui semblent avoir une très grande spécificité entre nos populations du *C. atlantica* (Tab. 4) devraient également être testés entre les espèces du *Cedrus* en plus de ceux découverts par Jasińska et al. (2013).

Le caractère Nc ne distingue pas entre les populations du *C. atlantica* (Tab. 4) comme on l'a trouvé entre les populations de *P. sylvestris* par Urbaniak et al. (2008), mais il a été trouvé discriminant entre les espèces et les populations dans d'autres études (Boratyńska et Bobowicz, 2001 ; Jasińska et al., 2013 ; Sękiewicz et al., 2013 ; Huang et al., 2015). Ce trait n'est pas suffisant et nécessite probablement une analyse plus détaillée de son constituant cellulaire pour *C. atlantica*.

L'analyse de la discrimination à l'égard des individus a révélé le plus haut niveau de distance entre les populations de Tamrabta et de Moudemame et les deux autres populations comparées (Aït Oufella et Aït Ayach) (Fig. 3). Presque tous les individus des populations de Tamrabta et de Moudemame n'entrent pas dans la zone de dispersion individuelle confidentielle à 95%, ni pour Aït Oufella ni pour Aït Ayach, alors que quelques individus de Aït oufella se mêlent avec les individus de Aït Ayach (Fig. 3).

L'agglomération sur les distances euclidiennes les plus courtes entre les populations a confirmé ce résultat (Fig. 4) et a mis en évidence une forte relation des populations de Tamrabta à Moudemame et d'Aït Oufella à Aït Ayach. Les analyses multivariées confirment l'existence de deux écotypes de *C. atlantica* géographiquement distants dans les montagnes de l'Atlas au Maroc. L'écotype appartenant à la population d'Aït Oufella et d'Aït Ayach pourrait être choisi dans les projets de revalorisation de la Méditerranée, en particulier sur les terres semi-arides comme pour les terres calcaires (Bariteau, 1993 ; M'Hirit, 1994). L'écotype d'Aït

Oufella et d'Aït Ayach peut être utilisé en dehors de son aire de répartition naturelle (Moudemame, par exemple), l'essence de base pour la restauration des montagnes dénudées. Enfin, d'autres recherches pourraient être menées pour caractériser davantage ces deux écotypes au niveau génétique. La diversité génétique et la différenciation des populations ont été rapportées par Renau-Morata et al. (2005) à partir de populations naturelles du *Cedrus atlantica* au Maroc. Terrab et al. (2006) ont constaté que les valeurs des distances par paires moyennes au sein des populations (D^2_{SH}) varient considérablement d'une population à l'autre, allant d'un minimum de 7,68 dans la population du Moyen Atlas à 18,46 dans la population du Haut Atlas. Dans une autre étude, Cheddadi et al. (2009) ont découvert une différenciation génétique significative entre les populations des montagnes du Haut et du Moyen Atlas. De plus, Bou Dagher-Kharrat et al. (2007) et Semaan et Dodd (2008) montrent que les populations géographiquement proches des crêtes montagneuses identiques ou très proches semblent être génétiquement plus similaires que celles provenant d'endroits éloignés. En revanche, Renau-Morata et al. (2005) et Terrab et al. (2006) ont souligné le flux important de gènes, même entre les populations éloignées. Terrab et al. (2008) utilisant des marqueurs AFLP ont constaté un mélange important entre les populations marocaine et algérienne. D'autre part, les différences morpho-anatomiques entre les populations Moudemame et Tamrabta et les populations Aït Oufella et Aït Ayach, bien que peu éloignées, semblent être ici la découverte la plus intéressante et suggèrent un isolement possible entre ces deux chaînes de montagnes dans le passé.

Conclusion générale et recommandations

Les études de la variation foliaire en fonction des localisations géographiques et des changements environnementaux sont courantes chez les arbres, en particulier ceux à longue durée de vie. Dans cette thèse nous avons abordé la variation de la structure de l'aiguille entre des populations du cèdre de l'Atlas du Moyen et Haut Atlas Marocain. Nous avons trouvé un niveau élevé de variabilité morphologique et anatomique des aiguilles entre et au sein de ces populations Marocaines. Cette étude montre pour la première fois les paramètres des aiguilles du cèdre sensibles à la température, aux précipitations, à l'altitude, à la longitude et à la latitude en particulier la longueur de l'aiguille (NL), la largeur de l'aiguille (NW), l'épaisseur de la cuticule (CT) et le nombre de lignes stomatiques (NLS). Les différences les plus importantes ont été observées entre les aiguilles des populations de Tazekka et de Aït Ayach. Ces deux dernières populations présentent également des différences climatiques remarquables en comparaison avec celles de Moudemame et Aït Oufella. Ces variations phénotypiques présentées par le cèdre en comparaison avec celles relevées dans la bibliographie chez diverses espèces de conifères suggèrent que la réponse des populations étudiées ici est certainement le résultat d'une capacité élevée d'adaptation aux conditions environnementales.

L'étude de la variation de certains caractères adaptatifs des aiguilles du cèdre dans deux régions différentes du Moyen Atlas marocain présentant des conditions environnementales locales et des niveaux de diversité génétique différents, montre que le nombre d'aiguilles/rosette (Nn/R), la longueur (NI) et la largeur de l'aiguille (Nw) présentent la plus grande variation. Cette étude a aussi révélé que Nn/R, NI et l'aire du cylindre central (ACc) sont des caractères hautement discriminants entre les populations d'Azrou et d'Ifrane et confirment leur isolement. De plus cette étude en comparaison avec d'autres montre que le cèdre ajuste la structure de ces aiguilles selon la localisation géographique en modifiant l'aire de la surface de la section transversale (AS), l'aire du mésophyle (AMp) et l'aire de cylindre centrale (ACc).

L'analyse biométrique de quinze caractères morphologiques et anatomiques de l'aiguille du cèdre de l'Atlas dans quatre populations naturelles du Moyen et du Haut Atlas révèle que la longueur de l'aiguille (NI), la largeur du cylindre central (Bw) et la hauteur de la paroi de la cellule de l'hypoderme (Ht) discriminent les populations Aït Oufella (en bordure sud du Moyen Atlas) et Aït Ayach (Haut Atlas) des deux autres populations Moudemame et Tamrabta (Moyen Atlas). Les caractères Bw, Ht, épaisseur de la cuticule (Ct), hauteur de la

cellule endodermique (Ce), largeur de la cellule hypodermique (Cw) et hauteur de la cellule hypodermique (Ch) ont été trouvés pour la première fois discriminants significatifs entre les populations de *C. atlantica* et non entre *Cedrus libani*, *C. brevifolia* et *C. atlantica*. Cependant, les caractères Cw, Ch, Ce et Ht qui semblent avoir une très grande spécificité entre nos populations de *C. atlantica* devraient également être testés entre les espèces du genre *Cedrus* en plus de ceux découverts par d'autres chercheurs. Ces données confirment l'existence de deux écotypes génétiquement distincts de *C. atlantica* et géographiquement distants dans les montagnes de l'Atlas du Maroc. L'écotype appartenant à Aït Oufella et Aït Ayach confère à cette espèce une place de choix dans les projets de revalorisation des populations méditerranéennes, en particulier sur les zones semi-arides. Le second écotype appartenant à Moudemame et Tamrabta montre aussi que cette espèce peut sortir de son aire de répartition naturelle pour la restauration des montagnes dénudées. D'autre part, les différences morpho-anatomiques des aiguilles entre les populations Moudemame et Tamrabta et les populations Aït Oufella et Aït Ayach, bien que peu éloignées, semblent être ici la découverte la plus intéressante et suggèrent un isolement possible entre ces deux chaînes de montagnes dans le passé. Ces quatre dernières populations de *C. atlantica* méritent donc une attention particulière dans les programmes de l'amélioration génétique du cèdre de l'Atlas. L'isolement et la distinction entre ces populations confirmés dans la présente étude peuvent être utiles dans des reboisements dans leurs localités d'origine pour préserver leurs caractéristiques génétiques.

Des marqueurs utiles pour l'identification des gènes bénéfiques contrôlant les traits NI, Nn/R, Nw, AS, AMp et ACc pourraient faciliter la gestion et la conservation du pool génétique de cette espèce du cèdre, qui est dans une liste d'espèces vulnérables et/ou menacées de disparition (la liste rouge de l'UICN). Autres fragments d'ADN utilisés pour étudier les relations phylogénétiques du genre *Cedrus*, tels que l'intron nad5 et l'espaceur intergénique trnH-psbA, peuvent également apporter plus de précision sur la variation des traits d'aiguille et leurs gènes spécifiques.

Enfin, ce document pourrait présenter un grand intérêt pour les lecteurs dans les domaines de la conservation et de la préservation des ressources génétiques du cèdre de l'Atlas dans le monde et ouvrent la voie à d'autres recherches et perspectives dans ce domaine.

Référence bibliographiques

- Abourouh M (1988). Champignons mycorhiziens du Moyen Atlas. Rapport interne. Station de Recherche Forsestièrre. 3p.
- Abourouh M (1994). Les ectomycorhizes du cèdre de l'Atlas : état des connaissances et perspectives. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc, 7-11 juin 1993). Ann. Rech. For. Maroc., 27 (numéro spécial), Vol.1. Edité par M'Hirit O, Samih A et Malagnoux M., pp: 338-348.
- Abdessemed 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.
- Abdessemed S (2010). Comportement des semis du Cèdre de l'Atlas en conditions de stress thermique. Mémoire de magistère. Univ. Mentouri de Constantine. 128 p.
- Abourouh M et Morelet M (1999). Les champignons parasites du cèdre de l'Atlas en Afrique du nord et en France. Forêt Méditerranéenne. t. xx, n°4.
- Achhal A, Akabli O, Barbero M, Benabid A, M'hirit O, Peyre C, Quezel P et Rivas-Martinez S (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. Ecol Mediterr. 5: 211–249.
- Adams HD, Macalady AK, Breshears DD et Allen CD (2010). Climate-induced tree mortality: Earth system consequences. EOS, 91: 53-54.
- Addar A, Khedache Z, Righi H et Dahmani-Megrerouche M (2016). Suivi de la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas dans les premiers stades de développement dans quelques stations du massif forestier de chréa (Atlas blidéen, Algérie). Revue d'Ecologie (Terre et Vie). 71 (4): 367-384.
- Aidrous-Larbi N (2007). Exploration de la variabilité géographique des cèdres méditerranéens, *Cedrus atlantica*, *Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia*. Thèse de Magister de l'Institut National d'Agronomie d'Alger.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H et Bachelet D (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. For. Ecol. Manage. 259: 660-684.
- Alvarez SG, Juaristi CM, Solana-Gutierrez JS et Amorena IG (2009). Taxonomic differences between *Pinus sylvestris* and *P. uncinata* revealed in the stomata and cuticle characters for use in the study of fossil material. Rev Palaeobot Palynol. 155 (1–2): 61–68.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.01.002>

- Andrea C et Roberto M (1994). Growth performances of a thinned Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Man.) Stand. Ann. Rech. For. Maroc. 27: 281-293.
- Androsiuk P, Kaczmarek Z et Urbaniak L (2011). The morphological traits of needles as markers of geographical differentiation in European *Pinus sylvestris* populations. Dendrobiology. 65: 3–16.
- Anonyme, 2007. Etude des causes de dépérissement de la cédraie du Moyen Atlas. Projet « Etude des causes du dépérissement de la cédraie du Moyen Atlas » élaboré par le Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification (HCEFLCD), avec l'assistance de la FAO, dans le cadre général de la «Convention FAO/UTF/MOR/028/MOR. Appui à la mise en oeuvre du programme forestier national». Haut Commissariat Aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification.
- Aoubouazza M (2017). Influence des propriétés hydrodynamiques du sol sur la sensibilité au dépérissement du cèdre dans le causse Moyen-atlasique central marocain. Rev. Mar. Sci. Agron. Vét. 5 (3): 293-303.
- Arbez M, Ferrandes P et Uyar N (1978). Contribution à l'étude de la variabilité géographique des Cèdres. Ann For Sci. 35 (4): 265–284. <https://doi.org/10.1051/forest/19780402>.
- Arboleya M L, Teixell A, M Charroud et Julivert M (2004). A structural transect through the High and Middle Atlas of Morocco. Journal of African Earth Sciences, N° 39 (3/4), pp. 319–327.
- Aussenac G (1973). Etude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. Ann. Sci. For. 30 (2): 141-155.
- Aussenac G, Gxnmsa A et Gross P (1981). Etude de la croissance en hauteur du cèdre (*Cedrus atlantica* Manetti). Utilisation d'un appareillage de mesure automatique. Ann. Sci. For. 38 (3): 301-316.
- Aussenac G et Valette JC (1982). Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers pins dans le Mont Ventoux. Ann. Sci. For. 39: 41-62.
- Aussenac G et Frinkelstein D (1983). Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du cèdre. Ann. Sci. For., I.N.R.A., Nancy. 40 (1): 67-76.
- Aussnac M (1984). Le Cèdre, essai d'interprétation bioclimatique et écophysiological, Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 131 (2-4): 385-398. DOI: 10.1080/01811789.1984.10826679.
- Aussenac G et El Nour (1986 a). Reprise des plants et stress hydriques. Revue Forestière Française. 3: 264-270.

- Aussenac G et El Nour (1986 b). Evolution du potentiel hydrique et du système racinaire des jeunes plants de cèdre, Pin laricio de Corse et Pin noir plantés à l'automne et au printemps. *Ann. Sci. For.* 43: 1-14.
- Baali A (1998). Genèse et évolution au plio-quaternaire de deux bassins intramontagneux en domaine carbonate méditerranéen : Les bassins versants des dayets Afourgagh et Agoulmam (Moyen Atlas, Maroc). Thèse Doctorat d'Etat Es-Sciences Naturelles, Université Sidi Mohamed Ben Abdellah, Fès, 286 p.
- Badraoui M et Assali F (2007). Les changements climatiques : ont-ils des impacts sur le dépérissement du cèdre dans le Moyen Atlas? Résumé de la communication à la célébration de la journée mondiale 2007 de la terre « changements climatiques et impacts écologiques et économiques. Université Al Khawayn Ifran, 27 Avril 2007. 3p.
- Bannister P et Neuner G (2001). Frost resistance and the distribution of conifers, in: F.J. Bigras and S.J. Colombo (Eds.) *Conifer cold hardiness*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 3–22.
- Baraloto C (2003). Régénération forestière naturelle : de la graine à la jeune tige. *Rev. For. Fr.* 55: 179-187.
- Barbero M, Quezel P et Rivas-Martínez S (1980). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*. 9 (3): 311-412.
- Bariteau M (1993). L'amélioration génétique des cèdres en France. *Silva Mediterranea : Actes du Séminaire International sur le cèdre de l'Atlas, Ifrane (Maroc)*. 464–472.
- Bariteau M et Ferrandes P (1992). Les cèdres. In « L'amélioration des plantes ». Gallais A., Bannerot H., INRA. Paris. 732–743.
- Bariteau M et M'Hirit O (1991). La conservation des ressources génétiques du cèdre de l'Atlas in acte du séminaire sur l'amélioration la conservation et l'utilisation des ressources génétiques forestières Marocaines. pp155-167.
- Bariteau M, Panetsos KP, M'hirit O et Scaltsoyiannes A (1999). Variabilité génétique du cèdre de l'Atlas en comparaison avec les autres cèdres méditerranéens. *Forêt méditerranéenne* t. XX, n°4, décembre 1999.
- Beerling DJ et Kelly CK (1996). Evolutionary comparative analysis of the relationship between leaf structure and function. *New Phytologist*. 134: 35–51.
- Benabid A (1994). Biogéographie phytosociologie et phytodynamique des cédraies de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Manetti). B.P. 511 Tabriquet - SALE – MAROC. *Ann. Rech. For. Maroc*. 27: 61-76.

- Benabid A (2000). Flore et écosystèmes du Maroc Évaluation et préservation de la biodiversité. Editions Ibis Press. ISBN: 2-910728-13-7.
- Benchekroun F (1993). L'économie de la cédraie marocaine et son impact sur le développement des collectivités locales. Annales des Recherches Forestières du Maroc. 27(spécial). pp: 714-724.
- Benhalima S (2004). Les insectes xylophages et leur rôle dans le dépérissement du Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière dans le Haut et le Moyen Atlas (Maroc). Thèse Doc., Univ. Moh. V- Agdal, Rabat, 107 p.
- Benkaddour A (1993). Changements hydrologiques et climatiques dans le Moyen Atlas Marocain : chronologie, minéralogie, géochimie isotopique et élémentaire des sédiments lacustres de Tiglmamine. Thèse Doctorat Sciences, Université de Paris-Sud, 170 p.
- Bercu R, Bavaru A et Broască L (2009). Foliar features of some Gymnospermae species with ornamental value, In: Crăciun C & Ardelean A (eds.) Analele Societății Române de Biologie Celulară XIV (2), Ed. Risoprint, Cluj-Napoca.
- Bercu R, Broasca L et Popoviciu R (2010). Comparative anatomical study of some species leaves. Bot Serb. 34(1): 21–28
- Bleweiss G, Werker E et Peleg M (1985). Air-pollution effects on *Cedrus libani* trees – a case-study. Environ Conserv. 12 (1): 70–73. <https://doi.org/10.1017/S0376892900015186>
- Blokhina N et Afonin MA (2007). Fossil wood *Cedrus penzhinaensis* sp. nov. (Pinaceae) from the Lower Cretaceous of north-western Kamchatka (Russia). Acta Palaeobotanica. 47: 379–389.
- Böcher TW (1979). Xeromorphic leaf types. Evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. Copenhagen: E. Munksgaard. (Biologiske Skrifter; vol 22).
- Boratyńska K et Bobowicz MA (2001). *Pinus uncinata* Ramond taxonomy based on needle characters. Plant Syst Evol. 227: 183–194.
- Boratyńska K et Boratyński A (2007). Taxonomic differences among closely related pines *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, *P. rotundata* and *P. uliginosa* as revealed in needle sclerenchyma cells. Flora. 202: 555–569.
- Boratyńska K, Boratyński A et Lewandowski A (2003). Morphology of *Pinus uliginosa* (Pinaceae) needles from populations exposed to and isolated from the direct influence of *Pinus sylvestris*. Botanical Journal of the Linnean Soc. 142: 83–91

- Boratyńska K, Jasińska AK, Marcysiak K et Sobierajska K (2011). *Pinus uliginosa* from Czarne Bagno peat-bog (Sudetes) compared morphologically to related *Pinus* species. *Dendrobiology*. 65: 17–28.
- Boratyńska K et Lewandowska D (2009). Differences among three populations of *Pinus uliginosa* and their relation to *P. sylvestris* as expressed by the needle characters. *Dendrobiology*. 61: 37–46.
- Boratyńska K et Muchewicz E (2006). Do needle characteristics of *Pinus uncinata* depend on climatic factors? *Biodiv. Res. Conserv.* 3-4: 220-226.
- Boratyńska K, Sękiewicz K, Jasińska AK et Tomaszewski D. (2015). Effect of geographic range discontinuity on taxonomic differentiation of *Abies cilicica*. *Acta Soc Bot Pol.* 84 (4): 419–430. <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.037>
- Bou Dagher-Kharrat M, Grenie G, Bariteau M, Brown S, Siljak-Yakolev S et Sauré A (2001). Karyotype analysis reveals inter-specific differentiation in the genus *Cedrus* despite genome size and base composition constancy. *Theoretical and Applied Genetics*. 103: 846-854.
- Bou Dagher-Kharrat M et Plomion C (2006). Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics & Genomes*. 3(3). DOI: 10.1007/s11295-006-0065-x
- Bou Dagher-Kharrat M, Mariette S, Lefèvre F, Fady B, Grenier-de March G, Plomion C, et al. (2007). Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics and Genomes*. 3: 275–285. DOI 10.1007/s11295-006-0065-x
- Boudy P (1950). *Economie forestière Nord-Africaine : Monographie et traitements des essences forestières*. Éd. Larose, T2(II), Paris, 878 p.
- Boudy P (1952). *Guide du forestier en Afrique du Nord*. Éd. La Maison Rustique. 505 p.
- Bouheraoua H (1993). *Contribution à l'étude phytosociologique et phytodynamique des groupements végétaux de la forêt du Boudjurdjura (Tala-guilef, Djurdjura occidental)*. Mémoire Ing. Agr. U.M.M.T.O. 107 p.
- Boukcim H, Conventi S et Mousain D (2002). Ectomycorhization de *Cedrus atlantica* en conditions contrôlées : efficacité de deux formes d'inoculum mycélien. *Ann. For. Sci.* 59: 839–846. DOI: 10.1051/forest:2002082.
- Brunetti M, Capua ED, Macchioni N et Monachello S (2001). Natural durability, physical and mechanical properties of Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) wood from Southern Italy. *Ann For Sci.* 58: 607 613. <https://doi.org/10.1051/forest:2001148>.

- Burdett AN (1990). Physiological process in plantations establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 415-427.
- Candau JN (2008). Impacts du changement climatique sur les insectes ravageurs des forêts méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne*. t. XXIX (2): 145-154.
- Casparly HJ (1991). Forest decline and soil acidification as biospheric aspects of the hydrological cycle. *IAHS Publ.* 204: 485-494.
- Chaaouan J, Faleh A et Lakhouaja H (2011). Remote sensing and diachronic analysis of the dynamics of vegetation cover in the Middle Atlas (Forest of Ain Kahla) *J. Mater. Environ. Sci.* 2 (S1): 455-458.
- Chararas C (1982). Les insectes parasites des forêts. *La Recherche*, N°132 (13): 440-451.
- Charco J (2001). *Guía de los árboles y arbustos del Norte de África*. Madrid: Agencia Española de Cooperación Internacional, (Ediciones Mundo Árabe e Islam).
- Chbouki N (1994). Une synthèse dendroclimatique du Cèdre de l'Atlas. *Ann. Rech. For. Maroc*. 27: 33-59.
- Cheddadi R, Fady B, François L, Hajar L, Suc JP, Huang K, Demarteau M, Vendramin GG et Ortu E (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *J. Biogeogr.* 36: 1361–1371.
- Choat B, Jansen S, Brodribb T et Cochard H (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 49: 752-755.
- Cinnirella S, Magnani F, Saracino A et Borghetti M (2002). Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiol.* 22: 21–30.
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.1.21>
- Coode MJE et Cullen J (1965). *Cedrus* Link. In: Davis PH (ed) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 1. Edinburgh University Press, Edinburgh, pp 71–72
- Courbet F, Sabatier S et Guédon Y (2007). Predicting the vertical location of branches along Atlas cedar stem (*Cedrus atlantica* Manetti) in relation to annual shoot length. *Ann. For. Sci.* 64: 707–718. DOI: 10.1051/forest:2007051.
- Courbet F, Hervé JC, Klein EK, et Etienne (2012). Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti): a model accounting for acrotony. *Annals of Forest Science*. 69: 125–138.
- Courbet F, Lagacherie M, Marty P, Ladier J, Ripert C, Riou-Nivert P et al. (2012). Le cèdre en France face au changement climatique : bilan et recommandations.

- Csaba M (1994). Results of introduction trials with *Cedrus atlantica* in Hungary. Ann. Rech. For. Maroc (27) (special). pp: 220-222.
- Dahman M et Khouja ML (1994). Résultats des essais d'acclimatation du cèdre en Tunisie. Ann. Rech.For. Maroc. T (27) (spécial): 129-137.
- Davis PH (1965). Flora of Turkey and the East Aegean Islands, vol. 1. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Debazac EF (1964). Genre *Cedrus*, 79 - 82 in «Manuel des conifères» Ecole Nationale des Eaux et Forêts, Nancy.
- Delkov A et Grozev O (1994). Résultats de l'introduction du *Cedrus atlantica* Manetti en Bulgarie de Sud-Ouest. In: Le cèdre de l'Atlas. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc), 7 – 11 Juin 1993. Ann. Rech. For. Maroc 27 (spécial). pp: 174-185.
- De Lillo M et Fusaro E (1990). Field comparison of different *Cedrus atlantica* provenances from Morocco and relative morpho-physiological characteristics. In: Proceedings of the International Cedar Symposium; 1990 Oct 22–27; Antalya, Turkey. Ankara : Forest Research Institute. p. 353–365. (Miscellaneous Publications; vol 59).
- Demarteau M, Francois L, Cheddadi R et Roche E (2007). Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs. Geo-Eco-Trop. 31: 105-146.
- Derridj A (1990). Etude des populations de *Cedrus atlantica* en Algérie. Ph.D. Thesis. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Derridj A, Cadeac F et Durrieu G (1991). Etude de la variabilité géographique des dimensions des pollens du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en Algérie. Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. 138 (3): 215–230.
DOI: 10.1080/01811797.1991.10824923.
- 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.
- Dirr MA (1990). Manual of Woody Landscape Plants: Their Identification, Ornamental Characteristics, Culture, Propagation, and Uses. 4th ed. Stipes Publishing Company, Champaign, IL. 1,007 pp.
- Donadieu P (1977). Contribution à une synthèse bioclimatique et phytogéographique du Maroc. Publ. Inst. Agron. Et Vét. Hassan II, Rabat : 1-154.

- Dörken VM et Stützel T (2012). Morphology, anatomy and vasculature of leaves in *Pinus* (Pinaceae) and its evolutionary meaning. *Flora*. 207: 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.10.004>.
- Douaihy B, Sobierajska K, Jasińska KA, Boratyńska K, Ok T, Romo A et al. (2012). Morphological versus molecular markers to describe variability in *Juniperus excelsa* subsp. *excelsa* (Cupressaceae). *AoB Plants* 2012: pls013. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls013>
- Dubé F (2007). Etude sur la dynamique de succession et de régénération du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière) et du chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.) dans le parc national d'Ifrane au Maroc. Rapport de stage II. Univ. Sherbrooke, Québec (Canada), 81 p.
- Ducrey M (1988). Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *Revue Forestière Française* XL. 5: 359-370.
- Ducrey M (1994). Adaptation du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) au climat méditerranéen. Aspects écophysiologicals de sa réaction à la sécheresse. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc, 7-11 juin 1993). *Ann. Rech. For. Maroc.*, 27 (numéro spécial), Vol.1. Edité par M'Hirit, O. ; Samih, A. et Malagnoux, M. pp. 140-153.
- Du Dresnay R (1963). Carte géologique du Haut Atlas Oriental : feuilles Bou Arfa, Iche, Talzaza et Figuig. Éditions du Service Géologique du Maroc, Notes et mémoires n°158, 1: 100 000.
- Du Dresnay R (1975). Influence de l'héritage structural tardi-hercynien et de la tectonique contemporaine sur la sédimentation jurassique dans le sillon marin du Haut Atlas Maroc. IXe Conf. Intern. Sédiment. Nice, France, thème 4, 1, p. 103-108.
- Du Dresnay R (1979). Sédiments jurassiques du domaine des chaînes atlasiques du Maroc » Symp (Sédimentation Jurassique W-européen). Association des sédimentologues français, pub. Sp. 1, p. 345-359.
- Eckenwalder JE (2009). *Conifers of the world, the complete reference*. London, Timber Press; 2009.
- Edelin C (1977). Images de l'architecture des Conifères. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. Montpellier II, 255 p.
- El Azzouzi K et Keller R (1998). Propriétés technologiques du bois de cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti). *Foët Méditerranéenne*. t XIX (1).

- El Bakkali N et Bendriss Amraoui M (2018). The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas. *Acta Soc Bot Pol.* 87(3): 3591.
<https://doi.org/10.5586/asbp.3591>
- El Gasmi E, El Manssouri B, Mridekh A, Tammal M, Kili M et El Wadaf Y (2013). Caractérisation des émergences du piémont de jbel Ayachi: contrôle structural et impact du changement climatique. *Afrique SCIENCE* 09(1): 43–53.
- Eliades N-GH, Gailing O, Leinemann L, Fady B et Finkeldey R (2011). High genetic diversity and significant population structure in *Cedrus brevifolia* Henry, a narrow endemic Mediterranean tree from Cyprus. *Pl Syst Evol.* 294: 185–198.
- El Yousfi M (1994). La sante du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica*. *Ann. Rec. For. Maroc*, 27, 594-611.
- Emberger L (1938). Les arbres du Maroc et comment les reconnaître. Laroseedit, Paris, 317 p.
- Emberger L (1938). Contribution à la connaissance des cèdres en particulier du Deodar et du cèdre de l'Atlas. *Rev. de Bot. App. et d'Agr. tropicale.* Bull. n° 198 Fev. Tome XVII, pp. 77-91.
- Emberger L (1939). Aperçu général sur la végétation du Maroc, commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1/1.500.000. *Veröff Geobot. Rubel Inst. Zurich.* 14: 40-157.
- Emberger L (1939). Aperçu général sur la végétation au Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1:1 500000. *Veroff Geobot. Inst. Rübel Zürich.* 14: 40-157 et *Mém. H.S. Soc. Sci. Nat. Maroc*, in Emberger L, 1971, pp: 102-157.
- Eo JK et Hyun JO (2013). Comparative anatomy of the needles of *Abies koreana* and its related species. *Turkish J Bot.* 37: 553–560
- Epron D (1997). Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *J Exp Bot.* 48 (315): 1835–1841. <https://doi.org/10.1093/jxb/48.10.1835>
- Esteban LG, Martiñ JA, Palacios PD et Fernández FG (2010). Adaptive anatomy of *Pinus halepensis* trees from different Mediterranean environments in Spain. *Trees* 24: 19–30.
- Eveno E, Collada C, Guevara MA, Léger V, Soto A, Díaz L, Léger P, González-Martínez SC, Cervera MT et al. (2008). Contrasting patterns of selection at *Pinus pinaster* Ait. Drought stress candidate genes as revealed by genetic differentiation analyses. *Mol Biol Evol.* 25: 417–437. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm272>

- Ezzahiri M (1989). Application de l'analyse numérique à l'étude phytoécologique et sylvicole de la cédraie du Moyen-Atlas tabulaire : exemple de la cédraie de Sidi-Mguild. Thèse Doctorat. Aix Marseille 3.
- Ezzahiri M et Belghazi B (2000). Synthèse de quelques résultats sur la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas au Moyen Atlas (Maroc). *Science et Changements Planétaires/Sécheresse*. 11: 79–84.
- Ezzahiri M et Belghazi B (2000). Synthèse de quelques résultats sur la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas au Moyen Atlas (Maroc). *Sécheresse*. 11 (2): 79-84.
- Fabbro T et Korner Ch (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*. 199: 70–81.
- Fady B, Lefèvre F, Reynaud M, Vendramin GG, Bou Dagher-Kharrat M, Anzidei M, Pastorelli R, Savouré A et 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. DOI 10.1007/s00122-003-1323-z.
- Fady B (2005). Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? *Taxon* 54(4): 905–910.
- Fao (1989). Sylviculture of Species: *Cedrus* spp. "Silva Mediterranea". FO: SCM/89/6
- Farjon A (1984). Pines. Brill/Backhuys, Leiden.
- Farjon A (1990). Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz scientific books. 330 p.
- Farjon A (2001). World checklist and bibliography of conifers, 2nd ed. World checklist and bibliographies, 3. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Farjon A (2010). A handbook of the world's conifers. Vol. 1. Leiden: Brill.
- Faurel L et Laffite R (1949). Facteurs de répartition des cédraies dans les massifs de l'Aurès et du Belezma. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*. t. 40 Alger p. 178.
- Fedorkov AL (2002). Variation in the anatomical characters of needles and their resistance to technogenic and climatic stress in Scots Pine. *Russian J. Ecol.* 33(1): 65-67.
- Ferrandes P (1986). Cèdres. *Revue Forestière Française*, (special issue): 139–142.
<https://doi.org/10.4267/2042/25705>
- Fidah A (2016). Etude de la durabilité naturelle des bois de *Cedrus atlantica* (Manetti) et de *Tetraclinis articulata* (Vahl) masters et évaluation de la bioactivité de leurs huiles essentielles sur les champignons basidiomycètes lignivores. Thèse Doctorat. Université Mohammed V, Faculté des Sciences de Rabat.

- Fougrach H, Badri W, Malki M (2007). Flore vasculaire rare et menacée du massif de Tazekka (région de Taza, Maroc). Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie, 2007, n°29, 1-10.
- Friend AD et Woodward FI (1990). Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*. 20: 59–124.
- Froux F, Ducrey M, Dreyer E (2005). Vulnérabilité to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss. *Trees*. 19: 137-144.
- Gaba-Chahboub H, Lamhamedi MS, Abrous-Belbachir O (2016). Effet de l'inoculation ectomycorhizienne en pépinière sur la croissance et la nutrition des plants du cèdre de l'Atlas en Algérie. *Bois et forêts des tropiques*, N° 330 (4)
- Garrec JP, Kerfourn C, Laitat E (1989). Étude des surfaces foliaires des arbres dépérissants. *Ann. Sci. For.*, 46: 547-552.
- Garrigue J, Magdalou JA, Hurson C (2008). Les effets de la canicule et de la sécheresse sur la forêt de la Massane (Pyrénées Orientales). *Forêt Méditerranéenne*, t. XXIX (2): 183-188.
- Gaussen H (1964). Genre *Cedrus*. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. 7: 295–320.
- Gaussen H (1967). Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, Vol.1, Fascicule VI.
- Ghimire B, Lee C, Heo K (2014). Leaf anatomy and its implications for phylogenetic relationships in Taxaceae. *J Plant Res*. 127: 373–388.
- Ghimire B, Lee C, Yang J, Heo K (2015). Comparative leaf anatomy of some *Abies* and *Picea* (Pinaceae) species. *Acta Botanica Brasiliica*. 29(3): 346-353. DOI: 10.1590/0102-33062014abb0009.
- Gómez-Aparicio L, Vollaeres F, Zamora R (2006). Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol*. 26: 947-958.
- Graf P et Mzibri M (1994). Les ravageurs sous-corticaux et xylophages : les Scolytes des pins in : El Hassani A, Graf P., Hamdaoui M, Harrachi K, Messaoudi J, Mzibri M et Stiki A. (Eds), *Ravageurs et maladies des forêts du Maroc*. DPVCTRF, Rabat, pp. 33-43.
- Greuter W, Burdet HM, Lang G (1984). *Med-Checklist 1*. Conservatoire et Jardin Botanique de la ville de Genève, Genève.

- Grill D, Tausz M, Pöllinger U.t.e, Jiménez MS, Morales D (2004). Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora*. 199: 85–89. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00137>.
- Harmand C, Moukadiri A (1986). Synchronisme entre tectonique compressive et volcanisme alcalin: exemple de la province quaternaire du Moyen Atlas (Maroc). *B.S.G.F.*, 8(2): 595–603. pp. 42–48.
- Harley JL (1984). Mycorrhiza and soil ecology. *Biol Rev*. 2: 127–158.
- Hartman G (1990). Enquête sur les maladies et les dommages affectant un certain nombre d'essences forestières importantes (*Pinus* spp., *C. atlantica*, *Quercus suber*, *Acacia* spp., *Eucalyptus* spp.) au Maroc. Office Allemand de la Coopération Technique (GTZ).
- HCEFLCD (2015). Synthèse de l'Inventaire Forestier National Marocain. Direction de Développement Forestier, Rabat.
- Hillier Nurseries (Winchester) Ltd. (1991). *The Hillier Manual of Trees and Shrubs*. Redwood Press Ltd., Melksham, Wiltshire, UK. pp. 704.
- Hoch G et Körner Ch (2003). The carbon charging of pines at the climatic tree line: a global comparison. *Oecologia*. 135: 10–21.
- Houamel (2012). Contribution a l'étude du dépérissement de la cédraie dans la région de Batna cas du Parc National du Belezma. Mémoire de Magistère. Univ Aboubeker Belkaïd. Tlemcen. 84 p.
- Huang Y, Mao J, Chen Z, Meng J, Xu Y, Duan A, Li Y (2015). Genetic structure of needle morphological and anatomical traits of *Pinus yunnanensis*. *J For Res*. 27 (1). DOI 10.1007/s11676-015-0133-x.
- Jacamon M (1987). Guide de dendrologie. Tome Y, Conifères. ENGREF. Nancy. LANIER, L. 1986. *Precis de Sylviculture*. ENGREF. Nancy.
- Jaramillo-Correa JP, Aguirre-Planter E, Eguiarte LE, Khasa DP, Bousquet J (2013). Evolution of an ancient microsatellite hotspot in the conifer mitochondrial genome and comparison with other plants. *J Mol Evol*. 76(3): 146–157. <https://doi.org/10.1007/s00239-013-9547-2>.
- Jasińska AK, Boratyńska K, Sobierajska K, Romo A, Ok T, Bou Dagher-Kharat M, Boratyński A (2013). Relationships among *Cedrus libani*, *C. brevifolia* and *C. atlantica* as revealed by the morphological and anatomical needle characters. *Plant Syst Evol*. 299: 35–48. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0700-y>
- Jasińska AK, Wachowiak W et al. (2010). Cryptic hybrids between *Pinus uncinata* and *P. sylvestris*. *Bot J Linn Soc*. 163: 473–485.

- Jasińska AK, Boratyńska K, Dering M, Sobierajska KI, Ok T, Romo A et al. (2014). Distance between South-European and South-West Asiatic refugial areas involved morphological differentiation – *Pinus sylvestris* case study. *Plant Syst Evol.* 300: 1487–1502. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0976-6>.
- Jenner RA (2004). Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Syst Biol.* 53 (2): 333–342. <https://doi.org/10.1080/10635150490423962>
- Karschon R (1973). Natural regeneration after fire of Alep pine. Forestry Division, Agricultural re-search organisation, La Yaaran. 23: 36-38.
- Khanfouci MS (2005). Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif du Belezma. Mémoire Magist., Univ. Batna, Département Agronomie, 236 p.
- Kivimäenpää M, Valolahti H, Häikiö E, Kasurinen A, Ghimire RP, Holopainen JK, Holopainen T (2017). Warming and elevated ozone differently modify needle anatomy of Norway spruce (*Picea abies*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Can. J. For. Res.* 47: 488-499. [dx.doi.org/10.1139/cjfr-2016-0406](https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0406).
- Klimes L (2003). Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in East Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology.* 4: 317–328.
- Körner C (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol.* 22: 569–574.
- Krouchi F (2010). Etude de la diversité de l'organisation reproductive et de la structure génétique du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en peuplement naturel Tala-guilef, Djurdjura Nord-Ouest, Algérie. Thèse Doctorat. Univ U.M.M.T.O. 227 p.
- Krüssmann G (1985). *Manual of cultivated conifers*, 2nd edn. Timber Press, Portland
- Labhar M (1998). Les milieux forestiers et pré-forestiers du Moyen-Atlas central nord occidental: approche géographique, phytoécologie et dynamique. Thèse Doctorat d'Etat es-Lettres. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah, Fès.
- Labhar M et Lebaut S (2012). Les cédraies du Moyen Atlas Central (Maroc): structure et dynamique actuelle. *Revue de l'Association Forum du Nord du Maroc.* 6–8: 2–19.
- Lecompte M (1986). *Biogéographie de la montagne Marocaine : le Moyen Atlas central.* Mem. et Doc. Géog. Edit. CNRS, Paris, 202 p.
- Ladjal M, Epron D, Ducrey M (2000). Effects of drought preconditioning on thermotolerance of photosystem II and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings. *Tree Physiology.* 20: 1235-1241.

- Ladjal M (2001). Variabilité de l'adaptation à la sécheresse des cèdres méditerranéens (*Cedrus atlantica*, *C. brevifolia* et *C. libani*), aspects écophysologiques. Thèse. Doc. Univ. Nancy I (France): 212 p.
- Ladjal M, Huc R, Ducrey M (2005). Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiol.* 25: 1109–1117. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.9.1109>
- Laiou A, Mandolini LA, Piredda R, Bellarosa R, Simeone MC (2013). DNA barcoding as a complementary tool for conservation and valorisation of forest resources. *ZooKeys* 365: 197-213. <https://doi.org/10.3897/zookeys.365.5670>.
- Lamb HF, Damblon F, Maxed RW (1991). Human impact on the vegetation of Middle Atlas, Morocco, during the last 5000 years. *Journal of Biogeography* 18, pp. 519-532.
- Lamhamedi MS, Bernier PY, Fortin JA (1991). La génétique de *Pisolithus* sp: une nouvelle approche de biotechnologie forestière pour assurer une meilleure survie des plants en condition de sécheresse. *Sécheresse.* 2: 251-258.
- Lamhamedi MS, Bernier PY, Fortin JA (1992a). Growth, nutrition and water stress tolerance of *Pinus pinaster* inoculated and EBELL with ten dicaryotic strains of *Pisolithus* sp. *Tree Physiology.* 10: 153-167.
- Lamhamedi MS, Bernier PY, Fortin JA (1992b). Hydraulic conductance and soil water potential at the soil-root interface of *Pinus pinaster* seedlings inoculated with different dikaryons of *Pisolithus* sp. *Tree Physiology.* 10: 231-244.
- Lamhamedi M et Chbouki N (1994). Les principaux facteurs influençant la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti). *Ann. Rech. For. Maroc*, 27: 243-257.
- La Mela Veca DS, Ferrara S, Maetzk FG (2013). Les reboisements en cèdre de l'Atlas en Sicile. *For. Méd.* 34: 13-24.
- Landmann G (1994). Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. *Les dépérissements des forêts : Causes connues et inconnues*, *Rev. For. Fra.* 5: 405- 415.
- Lanier L (1994). Les champignons des cédraies en Algérie (Etude comparative). In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cedre de l'Atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; p. 554–561. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).

- Lasram M (1994). Le cèdre de l'Atlas. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc), 7–11 Juin 1993. Annales de la recherche forestière au Maroc 27 (spécial). XXXV-XXXVI.
- Laurence C (2015). Key to Garden Taxa of *Cedrus* (Hatch 2015). www.cultivar.org.
- Lavadinović V, Miletić Z, Lavadinović V, Isajev V (2011). Variability in magnesium concentration in needles of different Douglas-fir provenances. *Forestry*. 17:74–79.
- Lebourgeois F et Becker M (1996). Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Ann. Sci. For.* 53 : 931-946.
- 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.
- 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.
- Legoshchina O, Neverova O, Bykov A (2013). Variability of the anatomical structure of *Picea obovata* Ledeb. Needles under the influence of emissions from the industrial zone of Kemerovo. *Contemp Probl Ecol*. 6: 555–560.
- Lecompte M, Lepoutre B (1975). Bilan de l'eau et conditions d'existence de la cédraie 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.
- Le Meignen P et Micas L (2008). Bilan des dépérissements forestiers dans les Alpes-de Haute-Provence. *Forêt méditerranéenne*. t. XXIX (2): 177-182.
- Lepoutre B (1964). Suite d'observations sur la régénération du cèdre par taches. *Ann. Rech. for. au Maroc*, 1962-63, fasc. 1, S.R.F., Rabat, 1964.
- Lepoutre B et Pujos A (1964). Facteurs climatiques déterminant les conditions de germination et d'installation des plantules de Cèdre. Station de recherches forestières de Rabat. Rapport 1962-1963, Tome 7, 23-54.
- Le Tacon F, Jung G, Michelot P., Mugnier (1983). Efficacité en pépinière forestière d'un inoculum de champignon ectomycorhizien produit en fermenteur et inclus dans une matrice de polymères, *Ann. Sci. For.* 40 (2): 165–176.
- Le Tacon F, Alvarez IF, Bouchard B, Henrion B, Jackson RM, Luff S, Parlade JI, Pera J, Stenström E, Villeneuve N, Walker C (1991). Variations in Field Response of Forest Trees to Nursery Ectomycorrhizal inoculation in Europe, in: Lewis D.H., Fitter A.H., Alexander IJ. (Eds.), *Mycorrhizas in Ecosystems*, Proceedings of the Third European

- Symposium on Mycorrhizas, University of Sheffield, August 19–23, 1991, pp: 119–134.
- Lin J, Sampson D, Ceulemans R (2001). The effect of crown position and tree age on resin-can density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *Canadian Journal of Botany*. 79(11): 1257-1261.
- Lockheart MJ, Poole I, Van Bergen PF, Evershed RP (1998). Leaf carbon isotope composition and stomatal characters: important consideration for palaeoclimate reconstructions. *Organic Geochemistry*. 29: 1003–1008.
- López R, Climent J, Gil L (2010). Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine. *Trees*. 24: 343–350.
- Loureiro AM (1990). Cultura da *Cedrus atlantica* (Endl.) Carr. Serie Didactica, Ciencias Aplicadas, Universidade de Tras-os-Montes e Alto Douro. 5: 61 p.
- Loureiro A (1994). Algumas notas sobre a cultura de *Cedrus atlantica* (Endl) Carr. *Informação Florestal*. 5: 8-11.
- Ludlow M (1989). Strategies of response to water stress. In: *Kreb KH, Richter H, Hinckley TM, editors. Structural and functional responses to environmental stresses. The Hague: SPB Academic Publishing. P: 269–281.*
- Luo TX, Pan Y, Ouyang H, Shi P, Luo J, Yu Z et Lu Q (2004). Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*. 13: 345–358.
- Maguire DA, Moeur M, Bennett WS (1994). Models for describing basal diameter and vertical distribution of primary branches in young Douglas fir, *For. Ecol. Manage.* 63: 23–55.
- Maheshwari P et Biswas Ch (1970). Monogr 54: 1–115 Council of Cientific Industrial Research, New Delhi.
- Maire R (1926). Notice de la carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Gouv. Général. Algérie, Serv. Carte, Alger, 48 p.
- Maire R (1952). Flore de l'Afrique du nord. Encyclopédie biologique. Vol.1. Paul Lechevalier Editeur, Paris. 366 pages.
- Mäkinen H et Colin F (1999). Predicting the number, death, and self pruning of branches in Scots pine, *Can. J. For. Res.* 29: 1225–1236.
- Mamaev SA (1972). *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii*. 282 pp. Nauka, Moskva.

- Manzi G, Magri D, Palombo MR (2011). Early-Middle Pleistocene environmental changes and human evolution in the Italian Peninsula. *Quat Sci Rev.* 30: 1420–1438.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.05.034>
- Marcet E (1967). Über den Nachweis spontanen Hybriden von *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. aufgrund von Nadelmerkmalen. *Ber. Schweiz. Bot. Gesell. Bull. Soc. Bot. Suisse.* 77: 314-360.
- Marin M, Koko V, Sonja Duletić-Laušević S, Marin PD (2009). Effects of air pollution on needles of *Cedrus atlantica* (Endl.) Carriere in industrial area of Pančevo (Serbia). *Bot Serb.* 33 (1): 69–73.
- Martin J (1981). Le Moyen Atlas central : étude géomorphologique. Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, N° 258 bis, 445 p.
- McDowell N, Oockman WT et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought. *New Phytologist.* 178: 719-739.
- Maurice CG et Crang RE (1986). Increase in *Pinus strobus* needle transectional areas in response to acid misting. *Arch Environ Contam Toxicol.* 15: 77–82.
<https://doi.org/10.1007/BF01055251>
- Mcdowell N, Oockman WT et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist.* 178: 719-739.
- Meddour R (1994). Cédraies de l'Atlas Blidéen, bioclimatologie, syntaxonomie et dynamique. Séminaire sur le Cèdre de l'Atlas. Ifrane (Maroc, 7-11 juin 1993). *Ann. Rech. For. Maroc.*, 27 (numéro spécial), Vol.1. Edité par M'Hirit, O., Samih, A. et Malagnoux, M. pp: 106-127.
- Mediouni K et Yahi N (1994). Phytodynamique et autoécologie du *Cedrus atlantica* dans le Djurdjura. *Ann. Rech.For. Maroc T (27) (spécial)*, 77-104.
- Meikle RD (1977). *Flora of Cyprus*, vol. 1. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Messat S (1994): Modèle matriciel pour la croissance des futaies jardinées ou irrégulières de *Cedrus atlantica* (manetti): Cas de la forêt du Seheb au Moyen Atlas du Maroc. *Ann. Rech. For. Maroc. T (27)*: 313-319.
- 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 (1990). Le cèdre de l'Atlas : répartition, croissance et traitement sylvicole. XIX^o Congrès mondial IUFRO, Montréal, août 1990; 23p.
- M'Hirit O (1994). Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) présentation générale et état des connaissances a travers le réseau Silva mediterranea "Le cèdre". Ann. Rech. For. Maroc. T (27): 3-21.
- M'Hirit O (1999). Le cèdre à travers le réseau Silva Méditerranéenne "Cèdre" Bilan et perspectives, Forêt méditerranéenne XX (3): 99-100.
- M'Hirit O et Blerot P (1999). Le grand livre de la forêt marocaine. Ed. Mardaga, 280p.
- M'Hirit O et Benzyane M (2006). Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps, Éditions Mardaga, 288p.
- M'hirit O et Benziane M (2006). Le cèdre de l'Atlas: Mémoire du temps. Edition Mardaga, Sprimont-Belgique.
- Mnissar Himyari S, Hoepffner C et al. (2002). Étude structurale du Haut Atlas Oriental (Maroc) à l'aide de l'analyse linéaire des images HRV (XS) de SPOT. Télédétection, 2(4): 243-253.
- Monserud RA et Marshall JD (1999). Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species, Can. J. For. Res. 29: 521–535.
- Mosse B, Stribley DP, Le Tacon F (1981). Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In: Alexander M (ed) Advances in microbial ecology 4. Plenum, New York. pp 137–210.
- Mouhssine M, Touzani A, Zinoune S, Mahtal A (2015). Terrassements sur terrains marneux sensibles aux glissements : cas des terrains et remblais autoroutiers entre Oued Amlil et Taza (Rif, Maroc). Varia. Volume 9: 8-22.
- Mouna M (1994). Ravageurs et maladies des forêts au Maroc. Guide pratique pour la protection phytosanitaire des forêts. Ed. DPVCTRF, Rabat, 26 p.
- Mousain D, Plassard C, Argillier C, Sardin T, Leprince F, El Karkouri K, Arvieu JC, Cleyet-Marel JC (1994). Stratégie d'amélioration de la qualité des plants forestiers et des reboisements méditerranéens par utilisation de la mycorrhization contrôlée en pépinière, Acta bot. Gallica. 141 (4): 571–580.
- Moussouni A et Boubaker Z (2015). Diversité des oiseaux de la cédraie du Djurdjura (Est de l'Algérie). Rev. For. Fr. LXVII 5.
- Nagy L, Grabherr G, Korner C (2003). Alpine biodiversity in space and time: a synthesis. Alpine Biodiversity in Europe. 167: 453–464.
- Nedjahi A (1994). Etude de la croissance radiale des provenances du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en Algérie. Ann. Rech. For., T (27): 451-462.

- Nezzar-Hocine H, Perrin R, Halli-Hargas R, Chevalier G (1998). Ectomycorrhizal associations with *Cedrus atlantica* (Endl) Manetti ex Carrière. I. Mycorrhizal synthesis with *Tricholoma tridentinum* Singer var. *cedretorum* Bon. *Mycorrhiza*. 8: 47. <https://doi.org/10.1007/s005720050210>
- Nicholić B, Bojović S, Marin PD (2016). Morpho-anatomical properties of *Pinus heldreichii* needles from natural populations in Montenegro and Serbia. *Plant Biosyst.* 150 (2): 254–263. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.984008>
- Nicolson R (1986). Collecting rare conifers in North Africa. *Arnoldia*. 46 (1): 20–29.
- Nikolić B, Bojović S, Marin P (2013). Variability of morphoanatomical characteristics of the needles of *Picea omorika* from natural populations in Serbia. *Plant Biosyst* 10:1080–1126.
- Nikolić B, Bojović S, Marin PD (2015). Morpho-anatomical traits of *Pinus peuce* needles from natural populations in Montenegro and Serbia. *Plant Biosystems*. DOI: 10.1080/11263504.2014.1000999
- Nobis MP, Traiser C, Roth-Nebelsick A (2012). Latitudinal variation in morphological traits of the genus *Pinus* and its relation to environmental and phylogenetic signals. *Plant Ecol Divers.* 5: 1–11
- Page CN (1990). Pinaceae. In: Kramer K.U. and Green P.S. eds. *Pteridophytes and Gymnosperms*. In: Kubitzki K (ed) *The families and genera of vascular plants*, 1, Springer, Barcelona. pp: 319–331.
- Panetsos KP, Christou A, Scaltsoyiannes A (1992). First analysis on allozyme variation in Cedar species (*cedrus* sp.) *Silvae Genetica*. 41 (6): 339-3420.
- Panetsos KP, Scaltsoyiannes A, Tsaktsira M (1993). Genetic variation in allozymes of *Cedrus libani* A. Rich and *Cedrus atlantica* Mannetti. *Seminaire International sur le Cèdre de l'Atlas*, Ifrane 7 - 11 Juin 1993.
- Perrin R, Parlade X, Pera J (1996). Receptiveness of forest soils to ectomycorrhizal association. I. Concept and method as applied to *Laccaria bicolor* (Maire) Orton, *Pinus pinaster* Art and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco symbiosis. *Mycorrhiza*. 6: 469–476
- 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: 1-149.
- Piqué A, Soulaïmani A, Hoepffner C, Bouabdelli M, Laville E, Amrhar M, Chalouan A (2007). *Géologie du Maroc*. Ed Pumag. Marrakech, Maroc, 284 p.

- Pujos A (1966). Les milieux de la cédraie marocaine. Annales de la Recherche Forestière au Maroc, Annexe, (cartes et graph.). pp: 1–383.
- Putod R (1979). Le cèdre de l'Atlas en France. Bull. de vulgarisation For. Août- Sept. pp: 1-75.
- Phipps M et Bourgeois L (1977). Etude des travaux d'aménagement dans les cédraies 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.
- Philippe G (2006). Partie 1 : du méristème à la graine. In: J. Baudel (ed.). Reproduction sexuée des conifères et production des semences en verger à graines. Collection Synthèses, Cemagref.
- Pujos A (1966). Les milieux de la cédraie marocaine. Ann. Rech. For. Maroc, 8, Annexe, (cartes et graph.). pp: 1-383.
- 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. Ann Bot. 100: 573–580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm134>
- Quezel P (1980). Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In «Actualités d'Ecologie forestière», collection éditée par Pesson. Masson, Paris. pp: 205-256.
- Quezel M, Barbero M, Benabid A (1987). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Haut-Atlas oriental (Maroc). Ecologiamediterranea. Tome XIII, Fasc. 1/2, pp: 107-117.
- Quezel P (1998). Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. Forêt méditerranéenne, t. XIX, n° 3, novembre 1998.
- Quezel P et Santa S (1962). Nouvelle flore de l'Algérie et des régions méridionales désertiques. C.N.R.S.Paris
- Rehfeldt G (1991). A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the Inland Northwest (USA): applications in gene resource management. Can J For Res. 21: 1491–1500.
- Reisch C, Anke A, Rohl M (2005). Molecular variation within and between ten populations of *Primula farinosa* (Primulaceae) along an altitudinal gradient in the northern Alps. Basic of Applied Ecology. 6: 35–45.

- Remphrey WR et Powell GR (1984). Crown architecture of *Larix laricina* saplings: quantitative analysis and modelling of (nonsylleptic) order 1 branching in relation to development of the main stem, *Can. J. Bot.* 62: 1904–1915.
- Remphrey WR et Powell GR (1985). Crown architecture of *Larix laricina* saplings: sylleptic branching on the main stem, *Can. J. Bot.* 63: 1296–1302.
- Renau-Morata B, Nebauer SG, Sales E, Allainguillaume J, Caligari P, Segura J (2005). Genetic diversity and structure of natural and managed populations of *Cedrus atlantica* (Pinaceae) assessed using random amplified polymorphic DNA. *Am J Bot.* 92: 875 – 884. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.5.875>
- Rhanem M (2009). L'alfa (*Stipa tenacissima* L.) dans la plaine de Midelt (haut bassin versant de la Moulouya) – Éléments de climatologie. *Physio-Géo – Géographie Physique et Environnement.* 3: 1-20. DOI : 1 0.4000/physio-geo.696
- Rhanem M (2010). Esquisse d'une typologie géomorphologiques de quelques cédraies à *Cedrus atlantica* Man. dans le Haut Atlas oriental de Midelt (Maroc). Menaces et perspectives de conservation, de gestion et de restauration. *Quad. Bot. Amb. Appl.* 21: 135-153.
- Rhanem M (2011). Aridification du climat régional et remontée de la limite inférieure du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) aux confins de la plaine de Midelt (Maroc). *Physio-Géo Géographie physique et environnement. Varia.* Vol 5.
- Rhoujjati A (2007). Changements paléoenvironnementaux et paléoclimatiques depuis 21.000 ans 14 C dans le Moyen Atlas marocain : les lacs Ifrah et Iffer (Région d'Ifrane). Thèse de Doctorat d'État, Université Chouaib Doukkali, Eljadida, 186 p.
- Rice RM et Lewis J (1988). Potential Streamflow Changes from Forest Decline Due to Air Pollution. *Tagungspublikation.* 1: 51-65.
- Ripert C et Boisseau B (1991). Écologie et croissance du cèdre de l'Atlas en Provence. Centre National du Machinisme Agricole, du Génie Rural, des Eaux et des Foêts (CMAGREF) Division Forêt Méditerranéenne, B.P. 31, Le Tholonet, 13612 Aix-en-Provence Cedex 1, France. *Ann. Rech. Maroc, T (27):* 173-185.
- Ripert C et Boisseau B (1994). Écologie et croissance du cèdre de l'Atlas en Provence. CMAGREF. pp: 156-171.
- Roques A (1983). Insectes ravageurs de cônes et graines de conifères en France. Paris, INRA.
- Ruiz De La Torre J (1956). La vegetación natural del Norte de Marruecos, y la selección de especies para su reprobación forestal. Servicio De Montes. Larache, Maroc, p. 98.

- Ruzin S (1999). Plant microtechnique and microscopy. New York, NY: Oxford University Press.
- 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). *Ann. For. Sci.* 60: 19–29.
- Sabatier SA et Barthélémy D (1994). Premières observations sur l'architecture du cèdre de l'Atlas, "*Cedrus atlantica*" (Endl.) Manetti ex Carrière, (Pinaceae). In: *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* = ISSN 0483-8009. 2 (27): p.364-379.
- Sabatier S et Barthélémy D (1995). Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière (Pinaceae), in: Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, 23– 25 novembre 1993, Montpellier, INRA éditions, Les Colloques. 74: 159–173.
- Scaltsoyiannes A (1998). Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genetica*. 48: 61–68.
- Scaltsoyannes A (1999). Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genet.* 48: 61–68.
- Schlichting CD (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu Rev Ecol Syst.* 17: 667–693.
- Semaan MT et Dodd RS (2008). Genetic variability and structure of the remnant natural populations of *Cedrus libani* (Pinaceae) of Lebanon. *Tree Genet. Genomes*. 4: 757–766. <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-008-0148-y>.
- Sękiewicz K, Sękiewicz M, Jasińska AK, Boratyńska K, Iszkuło G, Romo A, Boratyński (2013). Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosystems*. 147 (1): 125–134. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>.
- Sękiewicz K, Dering M, Sękiewicz M, Boratyńska K, Iszkuło G, Litkowiec M, Ok T, Bou Dagher-Kharrat M, Boratyński A (2015). Effect of geographic range discontinuity on species differentiation – East- Mediterranean *Abies cilicica*: a case study. *Tree Genet Genomes*. 11: 810. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0810-5>.
- Staszkiwicz J (1993). Zmienność morfologiczna szpilek, szyszki nasion. In: S. Białobok, A. Boratyński & W. Bugała (eds.). *Biologia sosny zwyczajnej*. pp: 33-43. PAN Instytut Dendrologii, Kórnik.
- Strullu DG (1991). *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées*. Lavoisier, Paris.
- Tabachnik BG et Fidell LS (1996). *Using multivariate statistics*. New York, NY: Harper Collins College Publishers.

- Taillefer F (1964). Du Haut-Atlas oriental aux ergs sahariens : Fernand Joly, Études sur le relief du Sud-Est marocain. Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen. 35 (1): 102-106.
- Taleb M (2004). Contribution à l'étude de la productivité de *Cedrus atlantica* Manetti en fonction des Caractéristiques Stationnelles. Mem. Ing. Agr. I.N.A. El-Harrach. Alger, 81p.
- Taleb MS et Fennane M (2003). Etude des groupements steppiques du Parc National du Haut Atlas oriental et ses bordures (Maroc). Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie. 25: 25-41.
- Terrab A, Paun O, Talavera S, Tremetsberger K, Arista M, Stuessy TF (2006). Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. Am J Bot. 93 (9): 1274–1280. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.9.1274>
- 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 (10): 1262–1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
- Thomas AL, Gégout J-C, Landmann G, Dambrine E, King D (2002). Relation between ecological conditions and fir decline in a sandstone region of the Vosges Mountains (northeastern France). Ann. For. Sci. 59: 265–273.
- Thomas P. (2013), *Cedrus atlantica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013:e.T42303A2970716.
- Tiwari SP, Kumar P, Yadav D, Chauhan DK (2013). Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas. Turkish J Bot. 37: 65–73.
- Toth J (1971). Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* en France). Bulletin de la vulgarisation forestière. N° 4. pp: 5-19.
- Toth (1978). Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le sud de la France. Thèse Université St Jérôme Marseille. 136p.
- Toth J (1980). Le cèdre II. La graine: Dissémination, extraction, qualité, germination, conservation. La forêt privée. 131: 78–84.
- Toth J (1984). La prévision des possibilités de récoltes de cônes de cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti). Bull. Tech. n°15 O.N.F: 39-51.

- Toth J (1987). Effets des facteurs d'environnement sur l'accroissement du cèdre de l'Atlas. Bulletin Société et Nature du Vaucluse. 71-77.
- Toth J (1994). Le cèdre de l'Atlas en France: Croissance et production dans les dispositifs anciens. Ann. Rech. For. Maroc, T (27): 321-335.
- Toth J (2005). Le cèdre de France: étude approfondie de l'espèce. Éditions L'Harmattan, Paris.
- Vidaković M (1991). Conifers. Graficki Zavod Hrvatske.
- Urbaniak L, Chudzińska E, Fałerek S (2008). Differentiation of *Pinus sylvestris* populations of the Tatra Mts and the Tuchola forest expressed in the needle anatomical traits. Dendrobiology. 60: 35–43.
- Urbaniak L, Karliński L, Popielarz R (2003). Variation of morphological needle characters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in different habitats. Acta Soc Bot Pol. 72: 37–44. <https://doi.org/10.5586/asbp.2003.005>
- Van Lerberghe P (2007). Réussir un boisement en cèdre de l'Atlas. Forêt - entreprise n°174.
- Varela MC (2008). Dépérissement des peuplements de chêne-liège et changement climatique. Forêt méditerranéenne. t. XXIX (2): 209-212.
- Vidaković M (1991). Conifers. Graficki Zavod Hrvatske.
- Wahid N, González-Martínez SC, El Hadrami I, Boulli A (2006). Variation of morphological traits in natural populations of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Morocco. Ann. For. Sci. (63): 83–92. DOI: 10.1051/forest: 20050100.
- Wahid N, González-Martínez SC, Alía R, Boulli A (2009). Exploration et conservation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc. Forêt Méditerranéenne. 3: 245– 256.
- Walters GM et MC CARTHY BC (1997). Forest Decline and Tree Mortality in a Southeastern Ohio Oak-Hickory Forest. Ohio J. Sci. 97 (1): 5-9.
- Woo KS, Fins L, McDonald GI, Wenny DL, Eramian A (2002). Effects of nursery environment on needle morphology of *Pinus monticola* Dougl. and implications for tree improvement programs. New For. 24: 113–129.
- Wortely AH et Scotland RW (2006). The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. Syst Biol. 55 (4): 677–685. <https://doi.org/10.1080/10635150600899798>
- Xing FQ, Mao JF, Meng JX, Dai JF, Zhao W, Liu H, Xing Z, Zhang H, Wang X, Li Y (2014). Needle morphological evidence of the homoploid hybrid origin of *Pinus densata* based on analysis of artificial hybrids and the putative parents, *Pinus tabuliformis* and *Pinus yunnanensis*. Ecol Evol. 4: 1890–1902.

- Yuliani Y, Soemarno, Yanuwadi B, Leksono AS (2015). The Relationship between Habitat Altitude, Environmental Factors and Morphological Characteristics of *Pluchea Indica*, *Ageratum Conyzoides* and *Elephantopus Scaber*. On Line Journal of Biological Sciences. DOI: 10.3844/ojbsci.2015.143.151.
- Zaki A (1970). Premières études sur les phénomènes de dormance de la graine de cèdre et sur l'influence de différents facteurs à l'égard de sa germination. Ann. R.F.M., Tome 11: 243-298.
- Zhang M, Meng JX, Zhang ZJ, Zhu SL, Li Y(2017). Genetic Analysis of Needle Morphological and Anatomical Traits among Nature Populations of *Pinus Tabuliformis*. Journal of Plant Studies. 6 (1).
- Zine El Abidine A (2003). Le dépérissement des forêts au Maroc : analyse et stratégies de lutte. Sécheresse. 14 (4): 18-209.
- Zine El Abidine A, Lamhamedi MS, Taoufik A (2014). Relations hydriques des arbres sains et dépérissants de *Cedrus atlantica* M. au Moyen Atlas Tabulaire au Maroc. Geo-Eco-Trop. 37(2): 157-176

Webographie :

1. <http://www.eauxetforets.gov.ma/fr/text.aspx?id=1083&uid=94>
2. Association Actades, 2015 : <http://lestetardsarboricoles.fr/wordpress/2016/05/18/aktades-une-association-marocaine-recherche-le-successeur-du-cedre-gouraud/>
3. Climate-Data.org. Climat: Ifrane [Internet] 2012 [cited 2018 Aug 31]. Available from: <https://fr.climate-data.org/location/21510/>
4. Climate-Data.org. Climat: Azrou [Internet] 2012 [cited 2018 Aug 31]. Available from: <https://fr.climate-data.org/location/21511/>

DOI: 10.5586/asbp.3591

Publication historyReceived: 2018-02-19
Accepted: 2018-08-08
Published: 2018-09-28**Handling editor**

Beata Zagórska-Marek, Faculty of Biological Sciences, University of Wrocław, Poland

Authors' contributions

NE and MBA: research design, data analysis, and writing the manuscript

Funding

Funding was received for this article from Sidi Mohammed Ben Abdellah University (Morocco).

Competing interests

No competing interests have been declared.

Copyright notice

© The Author(s) 2018. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits redistribution, commercial and noncommercial, provided that the article is properly cited.

CitationEl Bakkali N, Bendriss Amraoui M. The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas. Acta Soc Bot Pol. 2018;87(3):3591. <https://doi.org/10.5586/asbp.3591>**Digital signature**

This PDF has been certified using digital signature with a trusted timestamp to assure its origin and integrity. A verification trust dialog appears on the PDF document when it is opened in a compatible PDF reader. Certificate properties provide further details such as certification time and a signing reason in case any alterations made to the final content. If the certificate is missing or invalid it is recommended to verify the article on the journal website.

ORIGINAL RESEARCH PAPER

The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas

Nezha El Bakkali, Mohammed Bendriss Amraoui*

Laboratory of Biotechnology and Preservation of Natural Resources, Faculty of Sciences Dhar el Mahraz, Sidi Mohammed Ben Abdellah University, P.O. Box 1796, Atlas, Fez, Morocco

* Corresponding author. Email: mohamed.bendrissamraoui@usmba.ac.ma

Abstract

The variation in some adaptive characters of cedar needles was studied in two different regions of the Moroccan Middle Atlas that have different local environmental conditions and levels of genetic diversity. The two populations are localized in the Azrou and Ifrane regions. Tukey's tests showed that the needle/brachyblast number (Nn/R), length (Nl), and needle width (Nw) showed the greatest variation. In addition, all anatomical characters studied showed a significant correlation with Nw, whereas only the area of the vascular bundles (AVb) was related to Nl. Discriminant analysis revealed that Nn/R, Nl, and the area of the central cylinder (ACc) are high-discriminating characters among populations of Azrou and Ifrane and confirms their isolation. These adaptations of the morphological and anatomical traits of the Atlas cedar needles of the Azrou and Ifrane regions are discussed in relation to the local environmental conditions and have been found to be in harmony with their genetic distinctiveness revealed previously.

Keywords

anatomy; biometry; leaf; morphology; population

Introduction

Predicting how species will respond to future events by identifying structural differentiation is crucial in both preserving the species' potential and understanding their evolutionary forces [1]. The findings of several studies indicate the North-East Asiatic origin of the *Cedrus* tree and show that all *Cedrus* species, belonging to both the Mediterranean and Himalayan regions, were far more widely distributed across Europe, Asia, and Africa before the Quaternary [2–4]. Ivanov et al. [5] found that the retraction of the geographic range of the *Cedrus* occurred during the late Tertiary as a result of the increase in climate cooling.

In North Africa, *C. atlantica* is now distributed into five unequal, fragmented and distinct geographical regions. In Morocco, the largest area is localized in the Middle and High Atlas (116,000 ha) and the second in the Rif (15,000 ha). In Algeria, its natural area occupies only approximately 33,000 ha in the Tell Atlas and 17,000 ha in the Aurès Mountains [6]. Molecular analyses and fossil record have suggested that *C. atlantica* populations of the Rif and the central and the eastern Tell Atlas, in addition to those that occurred before the Holocene in Tunisia and eastern Algeria, represent the most ancient persistent cores in North Africa [7]. Such interpretations imply that *C. atlantica* would have persisted through the last glacial period in these distinct refugia located along the coast of the Western Mediterranean Sea, and then expanded south to west

and colonized the Middle Atlas, which now harbors more recent stands that are genetically isolated and have contrasting levels of within-population diversity [7–9].

The genetic potential of *C. atlantica* acquired during its evolution confers this species a position in projects that revalorize Mediterranean populations, especially on calcareous land [10,11]. Its introduction and acclimatization in the Mediterranean mountains has proven to be successful [12,13]. Its exceptional power of adaptation to varied and often difficult ecological, climatic, and edaphic conditions has generated great interest in many foresters, ecologists, biologists, and botanists in this species for its potential outside its natural range for the reconstruction of unproductive or degraded forests and the restoration of denuded mountains [13–15]. In the past decade, three polymorphic cpSSR loci were analyzed in 162 individuals across six *C. atlantica* populations and five unique alleles were detected in the Middle and High Atlas populations, one unique allele was detected in the Rif, and seven haplotypes were not found in any individual of the Rif populations [8]. This high genetic diversity, due to heterogeneous environmental conditions, confirms the high adaptation potential of *C. atlantica* in the Middle Atlas of Morocco that are certainly linked to variation in the photosynthetic apparatus and needle structure of *C. atlantica* [16,17].

Thus, in Morocco and elsewhere, needle size, number of needles per brachyblast, number of stomata lines, etc. may be used as the criteria to differentiate the species and the trees in both nurseries and natural populations [18–20]. These authors have also revealed that the populations in the High Atlas and the Rif are easier to characterize, while those in the Middle Atlas remain morphologically more complex, and require more detailed investigations on both structure of needles and genetics, which are limited. The only studies published during the last decade on the taxonomic and geographic differentiation of conifers show that morphological and anatomical characteristics are important in the recognition of the phylogenetic relationships and geographical pattern of variation in Pinaceae [21–31]. Moreover, to date, no research has been carried out on the variation in needle morphology between genetically distinct populations of *C. atlantica*.

The aim of the present study was to record and assess the distinguishing characteristics of *C. atlantica*, based on materials from nearby natural populations with different levels of genetic diversity [7] and local environmental conditions, by using biometric analysis of some adaptive anatomical and morphological traits of needles.

Material and methods

Materials for the study were collected from the Azrou and Ifrane regions of the Moroccan Middle Atlas during April and May 2014. These two regions were characterized by the highest percentage of polymorphic fragments (83.01 and 90.34), Shannon diversity (26.38 and 43.02), differences in the number of private fragments (0 and 1), and average gene diversity (0.113 and 0.203). The number of shared fragments between the two regions is only 66 and the pairwise F_{ST} distance is high (0.356) [7]. Two populations of the localities of Kha and Mou belonging to the

Azrou region and a population of the locality of Tam in the Ifrane region were selected (Fig. 1, Tab. 1). The populations of Kha and Tam have been shown to be molecularly distinct [7], whereas Mou has never been studied genetically or structurally. The forest of Tam is characterized by a gradient of decreasing rainfall from the southwest to the northeast, following a descending altitudinal gradient [32]. This cedar forest differs from the Kha population in terms of climate and soil and the presence of a steep slope, and from Mou in terms of climate and soil only (Fig. 2, Tab. 1). The forest of Kha differs from that of Mou by the presence of a steep slope only (Tab. 1). These mountains are

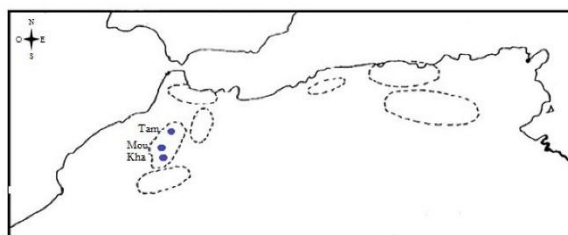


Fig. 1 Distribution and localization of sampled populations: Mou (Moude-mame), Kha (Kharzouza), and Tam (Tamrabta). The dashed lines delineate the natural distribution areas of *C. atlantica* in North Africa.

Tab. 1 Environmental conditions of sampled populations of *C. atlantica* Manetti in Azrou and Ifran regions.

Regions	Localities	Coordinates	Elevation (m)	Distances between populations (km)	Parent rock	Substrate	Bioclimate
Azrou	Kha: clear population with green oak on a plateau at the top of a mountain which has a slope of 37%	33°24' N 5°12' W	1,823	Kha–Mou: 3	Basalt-calcareous	Volcanic substrate of post-villafranchian plio-quaternary age (basalt and ancaratrite lavas)	Fresh humid
	Mou: a pure and dense population on a plateau that has a slope of 0%	33°25' N 5°11' W	1,780	Mou–Tam: 27	Basalt-calcareous		Fresh humid
Ifran	Tam: a sparse and clear population with maritime pine or green oak on a plateau that has 10% slope	33°37' N 5°03' W	1,605	Tam–Kha: 30	Calcareous/dolomite/sander	Substrate rich in carbonate of calcium and magnesium of Liasic age rich in fossils	Cold subhumid to very cold

The forests of Moudemame (Mou) and Kharzouza (Kha) of Azrou occurred, respectively, in cedar forest soil with humus or in cedar and holm oak forest soil with humus, whereas the forest of Tamrabta (Tam) of Ifran took place in bare soil.

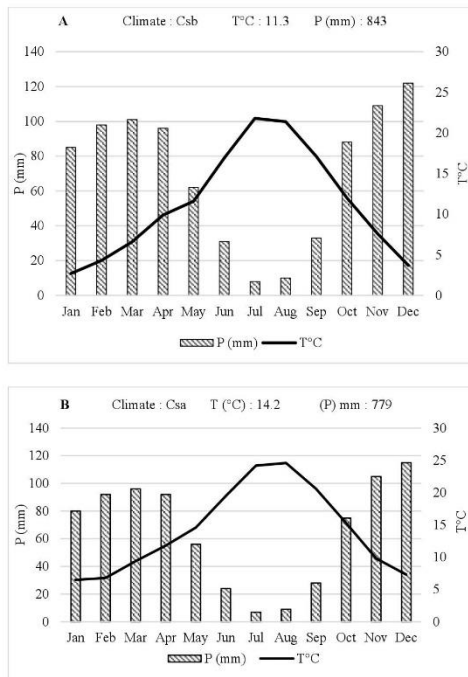


Fig. 2 Climate graph of the Ifran region (A) [37] and the Azrou region (B) [38] during the year 2012.

characterized by the presence of *C. atlantica* and *Quercus ilex*. Kha is specifically marked by the dominance of *Q. ilex* compared to Mou. In each population, eight to ten trees aged approximately 150 years were selected (eight trees of Kha, 10 trees of Mou and Tam) spaced at a distance of no less than 30 m from each other. For tree selection of each population, similar light conditions were taken into account, with sampling of ten 2-year-old undamaged brachyblasts, and fully developed needles for each tree. The samples were preserved in 70% alcohol and stored at -20°C . A needle was selected from each brachyblast of each tree included in this study. Among these 10 mature needles, we selected two (the longest and the shortest) to prepare cross sections. Values were obtained from 16 to 20 replicates of needles. The anatomic preparations were performed freehand at the central portion of each needle, and the transversal sections were treated with 5% NaOH for 4 h at 70°C , according to the methods of Arnott and Brady cited by Ruzin [33].

The majority of the adaptive characters found in *C. atlantica* [34] and in *Pinus canariensis* [35] were measured. The length of the needle (Nl) was determined manually with an accuracy of 0.25 mm. The needle/brachyblast number (Nn/R) was counted for every sample. The number of the sclerenchymatic cells (NSc) adjacent to the phloem and the xylem was counted for each transversal section under a light microscope (Optika DM-15). The preparations were then photographed using the integrated camera of the same microscope. Measurement of traits (Fig. 3): needle width (Nw) and areas of: cross section (AS), mesophyll (AMP), central cylinder (ACc) (all tissues including and within

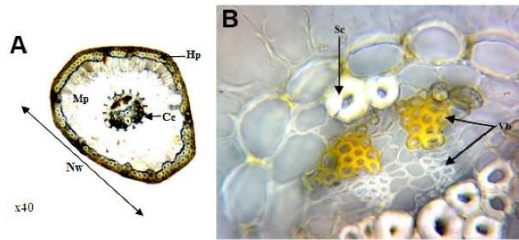


Fig. 3 Measured characters of the needle cross section. Hd – hypodermis; Mp – mesophyll; Cc – central cylinder; Sc – sclerenchymatic cells; Vb – vascular bundles; Nw – needle width.

the endodermis are referred to as central cylinder), hypodermis (AHd), and vascular bundles (xylem and phloem) (AVb), with an accuracy of 1 μ m, were made using the best image of a section for every tree, using Opimas software ver. 1.0. All data were analyzed statistically using IBM SPSS Statistics 20.0 software. Descriptive statistics (means, minima, and maxima), and coefficient of variation (CV) were calculated for each trait. The Pearson correlation between characters was verified to avoid the most redundant ones, with $p = 0.01$ and 0.05 . To determine the possibility of using multivariate statistical analyses, the distribution of each character was verified using the Shapiro–Wilk test. Each estimated character was standardized. Differences

between means were calculated using the Tukey’s test with a significance level of $p < 0.05$. The relationships among the populations were estimated on the scatter plot of function on the space between the first discrimination variables, after performing a stepwise discrimination analysis on the whole set of traits [36].

Results

Important variation in adaptive morphological characters of the needles among the three populations of cedar were observed (Tab. 2). The average number of needles per brachyblast was significantly low (32.80) in the population of Kha, intermediate in Mou (66), and high in Tam (Tab. 2). Similarly, the population of Kha is characterized by low values of average needle length (13.60 mm) compared to the other two populations that have a mean equal to 16 mm (Tab. 2). In contrast, the trees of Kha have very wide needles with a mean value of 1,099.54 μ m and a high variation coefficient (18.60) (Fig. 4A, Tab. 2).

Tab. 2 Statistic description of analyzed morphological characters of needles sampled from the three populations.

Statistics	Localities	Nl (mm)	Nw (μ m)	Nn/R
Mean	Kha	13.60	1,099.54	32.80
	Mou	16.00	930.50	66.00
	Tam	16.36	935.65	71.57
Minimum	Kha	10.00	846.66	18.00
	Mou	13.00	706.79	52.00
	Tam	12.00	763.33	34.00
Maximum	Kha	18.00	1,417.00	60.00
	Mou	20.00	1,130.06	94.00
	Tam	22.00	1,091.46	113.00
Standard error	Kha	2.01	49.59	6.05
	Mou	2.19	123.43	13.02
	Tam	2.84	116.79	22.38
Variation coefficient	Kha	15.72	18.60	32.71
	Mou	13.69	13.27	19.73
	Tam	17.39	12.48	31.27

Nl – length of the needle; Nw – needle width; Nn/R – needle/brachyblasts number.

Tab. 3 Statistic description of analyzed anatomical traits of needles sampled from the three populations. The values of surfaces must be multiplied by $103 \mu\text{m}^2$.

Statistics	Localities	AS	AMp	ACc	AHp	NSc	AVb	AVb/AMp
Mean	Kha	563.65	356.07	66.62	77.72	11.00	10.62	0.03
	Mou	520.73	315.97	69.33	78.54	10.81	11.77	0.04
	Tam	534.57	336.49	70.86	76.01	11.00	11.80	0.04
Minimum	Kha	458.10	280.10	47.21	47.20	3.00	6.23	0.02
	Mou	366.30	204.70	48.00	60.60	5.00	7.94	0.03
	Tam	324.27	189.23	43.45	44.34	6.00	8.14	0.02
Maximum	Kha	659.82	420.30	85.60	94.50	24.00	15.07	0.04
	Mou	703.80	420.50	110.10	106.60	18.00	17.78	0.05
	Tam	739.68	528.76	113.06	106.90	17.00	18.89	0.05
Standard error	Kha	65.07	46.38	11.39	14.82	5.10	2.46	0.01
	Mou	87.74	61.08	17.20	13.10	3.71	3.12	0.01
	Tam	112.10	87.15	20.18	15.87	2.99	2.90	0.01
Variation coefficient	Kha	11.55	13.03	17.09	19.07	46.35	23.13	22.37
	Mou	16.85	19.33	24.80	16.68	34.31	26.49	22.36
	Tam	20.97	25.90	28.48	20.87	27.16	24.60	25.08

AS – area of the cross section; AMp – area of the mesophyll; ACc – area of the central cylinder; AHd – area of the hypodermis; NSc – number of the sclerenchymatic cells; AVb – area of the vascular bundles; AVb/AMp – proportion of area of the vascular bundle/area of the mesophyll.

The adaptive anatomical characters of needles varied considerably in the three populations (Tab. 3). The average area of the cross section in the Kha population was $563.65 \times 103 \mu\text{m}^2$, whereas in the Mou and Tam populations, this value was lower, $520.73 \times 103 \mu\text{m}^2$ and $534.57 \times 103 \mu\text{m}^2$, respectively. (Fig. 4A,C,E, Tab. 3). The lowest CV was observed in Kha (11.55%), followed by Mou (16.85%), and finally by Tam (20.97%) (Tab. 3). Furthermore, the average area value of the mesophyll (AMp, i.e., the main living tissue that has to be supplied with water) varied in the same direction as in the three populations. The highest value was in the Kha population ($356.07 \times 103 \mu\text{m}^2$) and lowest value was in the Mou population ($315.97 \times 103 \mu\text{m}^2$), with a low CV observed in Kha (13.03%) and higher CV in Mou (19.33%) and Tam (25.90%) (Fig. 4A,C, Tab. 3).

The average values of ACc varied slightly in the three populations, with a coefficient of variation of 17.09% detected at Kha, followed by 24.80% at Mou, and 28.48% at Tam (Fig. 4B,D,F, Tab. 3). The trees of Kha were distinguished by values of CV that indicate these three characters are more consistent compared with the other two populations. In contrast, the average and CV values of AHd varied slightly (from 76.01 to $78.54 \times 103 \mu\text{m}^2$ and from 16.68% to 20.87%) in the three populations (Tab. 3). The average value of NSc adjacent to the vascular bundles varied between 10 and 11 in the three populations studied. This adaptive trait varied at 46.35% in Kha, 34.31% in Mou, and 34.31% in Tam (Tab. 3). The mean and CV values of AVb and the reported AVb/AMp in the populations were slightly higher for Tam and Mou than those of Kha (Tab. 3).

The correlation analysis indicated a statistically significant relationship between needle length and Nn/R, AVb, and AVb/AMp characters. Nn/R was positively correlated with AVb/AMp ratio, while Nw was positively correlated with AS, AMp, ACc, AHd, and AVb (Tab. 4). This correlation indicated that the needle width determined by the cross section was significantly correlated with more anatomical characters than Nl and Nn/R.

Analysis of the differences between means by the Tukey's test revealed that only the morphological characters Nl, Nn/R, and Nw were significantly distinct at $p < 0.05$ between the population of Kha, Mou, and Tam (Tab. 5). In contrast, the dispersion of trees within the space between the two first canonical values U_1 and U_2 (responsible for

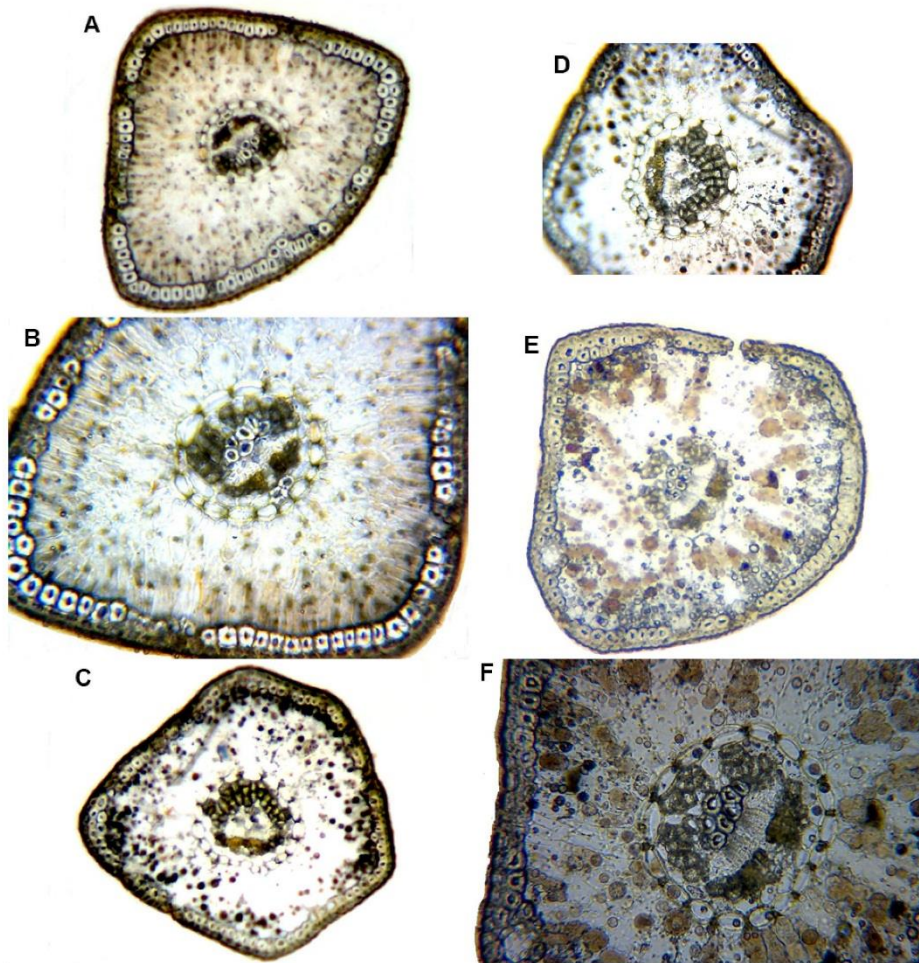


Fig. 4 Cross sections of needles – (A,B): Kha; (C,D): Mou; (E,F): Tam, with a magnification of $\times 40$ (A,C,E) and $\times 100$ (B,D,F).

100% variation among the populations), showed three dispersed clouds of individuals (Fig. 5). The variable U_1 was determined essentially by Nn/R, NI, and ACc, while U_2 by AS, AMp, AHd, NSc, AVb, AVb/AMp, and Nw. This dispersion shows that all Kha trees are within the 95% confidence interval without any overlap with the populations of Mou and Tam. A partial separation was also observed between the Mou and Tam populations along the second axis but it was not very clear, because of a partial overlap among their variation ranges. Moreover, these two populations are spread out along the first axis, showing their larger within-population variation regarding characters correlated with this axis than the variation within the Kha population (Fig. 5).

Discussion

The traits needle/brachyblast number (Nn/R), needle length (NI), and needle width (Nw) contributed most significantly to the morphological differences between the three studied populations of *Cedrus atlantica* (Tab. 2). The trait Nn/R is often listed

Tab. 4 Values of Pearson's correlation coefficients between characters of needles of the three populations.

	Nl	Nn/R	NSc	Nw	AS	AMp	ACc	AHd	AVb
Nn/R	0.540**								
NSc	0.064	-0.042							
Nw	0.084	-0.132	0.153						
AS	0.232	-0.175	0.083	0.725**					
AMp	0.042	-0.293	-0.026	0.543**	0.831**				
ACc	0.260	0.045	0.207	0.551**	0.769**	0.560**			
AHd	0.269	-0.029	0.006	0.564**	0.834**	0.607**	0.613**		
AVb	0.345*	0.089	0.073	0.301*	0.590**	0.424**	0.811**	0.461**	
AVb/AMp	0.330*	0.304*	0.060	-0.265	-0.194	-0.435**	0.259	-0.134	0.596**

Nl – length of the needle; Nw – needle width; Nn/R – needle/brachyblasts number; AS – area of the cross section; AMp – area of the mesophyll; ACc – area of the central cylinder; AHd – area of the hypodermis; NSc – number of the sclerenchymatic cells; AVb – area of the vascular bundles; AVb/AMp – proportion of area of the vascular bundle/area of the mesophyll. * The correlation is significant at the 0.05 level (bilateral). ** The correlation is significant at the 0.01 level (bilateral).

Tab. 5 P value of multiple comparison Tukey test for 10 characters of needles of the three populations of *Cedrus atlantica*.

	Nl	Nn/R	Nw	NSc	AS	AMp	ACc	AHd	AVb	AVb/AMp
Kha-Mou	0.012*	0.000*	0.006*	0.993	0.442	0.275	0.909	0.988	0.566	0.070
Mou-Tam	0.990	0.422	0.971	0.866	0.678	0.429	1.000	0.911	0.980	0.610
Tam-Kha	0.013*	0.000*	0.009*	0.934	0.880	0.899	0.904	0.973	0.661	0.323

Nl – length of the needle; Nw – needle width; Nn/R – needle/brachyblasts number; AS – area of the cross section; AMp – area of the mesophyll; ACc – area of the central cylinder; AHd – area of the hypodermis; NSc – number of the sclerenchymatic cells; AVb – area of the vascular bundles; AVb/AMp – proportion of area of the vascular bundle/area of the mesophyll. * Statistically significant at the 0.05 level.

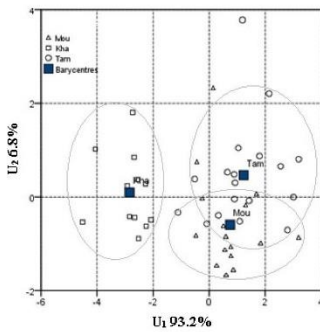


Fig. 5 Dispersion of individuals of the studied populations of *C. atlantica* in the first two discriminant axes (U_1 , U_2).

as a discriminant character between populations of the Moroccan cedar [34]. It distinguishes the populations, despite the fact that they are not geographically distant from each other (Fig. 5, Tab. 1), and even confirms the study by de Lillo and Fusaro [39] in Italy for the provenance of populations in the Rif and the High Atlas of Morocco. The values of the average length of needles of the three populations (Tab. 2) were within the range of length of 10–25 mm reported by Farjon [40]. Arbez et al. [34] found a mean length of needles between 18.3 and 20.5 mm in the Middle Atlas of Morocco. Recently, Jasińska et al. [21] found mean values of Nl of 11.83 (7–17) mm, for brachyblasts of *C. atlantica* harvested at Jbel Anasan in the Rif and 14.78 (10–19) mm for brachyblasts harvested from the mountains of Azrou. The average length of needles at 13.6 (10–18) mm found in Kha was lower than those reported for Mou and Tam despite the fact that Mou is located close to Kha (Tab. 1, Tab. 2). In contrast, the value of Nl for Kha is similar to that found by Jasińska et al. [21] in Azrou. This result confirms that needle length is a discriminant trait within the Azrou region of the Middle Atlas as shown in Fig. 5. Various studies cited by Farjon [40] on the characteristics of needles have shown that only Nl, Nw, and Nh have been found to discriminate *C. atlantica*, *C. libani*, *C. brevifolia*, and *C. deodora*.

On the other hand, the variation in Nw in the present study indicate considerable efficiency of this character in distinguishing Mou and Tam trees from Kha trees, which have very wide needles (Fig. 5, Tab. 2, Tab. 5). This character of Kha is similar to that identified in a few species of pines subjected to drought [34,35,41].

In the present study, the decreases in Nn/R and Nl and the increase in Nw in trees in the Kha region (Tab. 2) indicate that there is some consistency between our results and those reported by Arbez et al. [34], Ducrey et al. [42], and Ladjal et al. [43]. These authors underline a positive relationship between stomata lines and needle width; however, to date, no information is available on the relationships between these traits and the diameter, height of stem, and root growth in *C. atlantica*. Moreover, Ladjal et al. [43] found a reduction in stomatal conductance, mesophyll photosynthesis, and hydraulic conductivity of the stem and the needles of *C. atlantica* following water deficit. Regardless of this, this drought-tolerant species is characterized by low values of critical predawn water potential (approximately -3.0 MPa), and 10% of the maximum value of mesophyll photosynthesis remains significantly higher for predawn water potential reaching -5.0 MPa [42]. However, its growth in height stopped below -2.1 MPa because the stomata remain open until -3.6 MPa at zero turgor, and its drought adaptation is mainly due to efficient root growth and good soil prospectation ability. This author also reported that the growth in height and diameter is correlated to rainfall and temperature.

Based on the area measured, the CV of AS, AMp, and ACc detected in the present study (Tab. 3) are low and more stable in the Kha population compared to those in Mou and Tam populations. This low variation is in agreement with the low cellular structure changes of needle [21] and the low genetic diversity [7] present in the locality of Azrou (Kha) of the Middle Atlas of Morocco. In contrast, the largest variation in AS, AMp, and ACc revealed in Tam is in accordance with the high level of genetic diversity of *C. atlantica* [7], and the high polymorphism of maritime pine [44,45] present in this locality of Ifrane (Tam). Similarly, the fact that the population of Tam has the lowest and highest values of AS, AMp, and ACc indicates a high phenotypic variation of the needles in this population. Furthermore, the discriminant analysis revealed that area of the central cylinder (ACc) differentiates Kha, Mou, and Tam populations (Fig. 5), whereas Jasińska et al. [21] found that only height and not width of the central cylinder discriminate *C. atlantica*, *C. libani*, and *C. brevifolia*. The description suggests that different features should be used to distinguish between the *Cedrus* species (height of the central cylinder), and between other *Cedrus* populations (width of the central cylinder).

On the other hand, the population of Kha, compared with Tam, displayed a decrease in AS, AMp, and ACc. It is important to clarify the factors that cause variation in these characters. Grill et al. [35] showed that AS, AMp, and ACc of *P. canariensis* in seedling needles decreased under controlled conditions of drought, while Maurice and Crang [46] showed that AS of *P. strobus* needles increased in response to acid misting. In further studies, Bleweiss et al. [47] found that high levels of sulfur in the needles of *C. libani* caused needles to develop xeromorphic characteristics, with very thick cuticle, thick cutinized walls of the epidermis and hypodermal cells, sunken stomata, and plicate mesophyll cells. Similarly, Marin et al. [48] discovered that the surface area and volume density of mesophyll cells and intercellular spaces increased in the needles of *C. atlantica*, while the volume density of the epidermis, central cylinder, and resin ducts decreased in the polluted environment. These findings show that the anatomical traits of *Cedrus* taxon needles, like many conifers, increase in response to pollution but decrease in response to drought, indicating that the *Cedrus* trees adjust its needle structure (AS, AMp, and ACc) depending on the type of stress. These data demonstrate that the decrease in AS, AMp, and ACc of the Kha *Cedrus* is caused by a tendency of the population to moderate their needle structure in response to the elevation in temperature and to the drought during summer caused by the steep slope of 37% inclination (Fig. 2, Tab. 1).

The CV of NSc varied more than AS, AMp, and ACc in the Kha population, compared to Mou and Tam populations (Tab. 3). Jasińska et al. [21] reported CV values of 47.91% for NSc in the Middle Atlas and only 18.11% in the Rif of Morocco. This could be attributed to fewer individuals (10 individuals) analyzed from the Middle Atlas in contrast to 30 from the Rif [21]. The similarity of NSc between the three populations is not in agreement with the results of Böcher [49] and Grill et al. [35], who found an increase in NSc in response to drought and/or high temperature in the year of growth of needles, to avoid the collapse of the vascular package under conditions of turgor loss. In contrast, the high CV of Kha trees, compared to Tam, may be confirmed by the trend of *C. atlantica* to adapt its photosynthetic apparatus to water deficits and

by its low thermotolerance [16,17] in response to the elevation in temperature and the subsequent drought during the summer season caused by the steep slope of 37% inclination (Fig. 2, Tab. 1).

The results presented in Tab. 3 show neither an increase in the mean value of AHd nor in the CV in the Mou and Tam populations, compared to the Kha population. Moreover, the number of hypodermis cells, even if they were counted, does not necessarily indicate an increase in sclerification. Therefore, the number of cells will be dependent not only on the sclerification level but also on the needle circumference. The most important parameter which may explain an increase in the observed values was the hypodermis being composed of a single layer. Similarly, the results in Tab. 3 do not show an increase in the number of sclerenchymatic cells (NSc), while their number (mean value) is similar for all populations. These constancies of AHd and NSc suggest that *C. atlantica* does not adopt the mechanism of reinforcement of vascular bundles by increasing the number of the sclerenchymatic cells or increasing the number of hypodermis layers or the hypodermis surface size.

In the present study, the mean values of AVb and the report AVb/AMp were similar between the studied populations (Tab. 3). According to Grill et al. [35], under conditions of artificial droughts, the areas of the transverse section and the mesophyll (AS and AMp) decrease, while that of the vascular bundles (AVb) increase, leading to increased AVb/AMp in *P. canariensis*. On the basis of these findings, it is not clear whether AVb and AVb/AMp of *Cedrus* are under the influence of environmental conditions; thus, further extensive studies are required to clarify this aspect.

In the present study, the populations of Azrou (Kha) and Ifrane (Tam) regions (Tab. 1), which had only 66 fragments shared between them, high pairwise F_{ST} distances (0.356), and were found to be genetically distinct by Terrab et al. [7], displayed structural differentiation in NI, Nw, Nn/R, AS, AMp, and ACc values of needles (Fig. 5, Tab. 2, Tab. 3). These needle trait distinctions resulted from the variations in environmental conditions, and are in accordance with the genetic characterization of these two regions by Terrab et al. [7].

All the populations studied therefore deserve some attention in genetic improvement programs of Atlas cedar, particularly the populations of Kha and Tam. The isolation and the distinctiveness between these populations confirmed in the present study can be useful for the Moroccan foresters for preserving their genetic characteristics. Useful markers for identification of beneficial genes controlling NI, Nn/R, Nw, AS, AMp, and ACc may facilitate management and conservation of the genetic pool of this cedar species, which is threatened by climate change. Other DNA fragments that are used to investigate phylogenetic relationships of the genus *Cedrus*, such as the *nad5* intron [50,51] and the intergenic spacer trnH-psbA [52], may also bring more precision to determining the variation in needle traits and their specific genes.

Acknowledgments

We would like to thank all persons who have helped us to perform this paper, particularly the team of the laboratory: Plant and Environment Interactions.

References

1. Urbaniak L, Karliński L, Popielarz R. Variation of morphological needle characters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in different habitats. *Acta Soc Bot Pol.* 2003;72:37–44. <https://doi.org/10.5586/asbp.2003.005>
2. Charco J. Guía de los árboles y arbustos del norte de África. Madrid: Agencia Española de Cooperación Internacional; 2001. (Ediciones Mundo Árabe e Islam).
3. Blokhina N, Afonin MA. Fossil wood *Cedrus penzhinaensis* sp. nov. (Pinaceae) from the Lower Cretaceous of north-western Kamchatka (Russia). *Acta Palaeobotanica.* 2007;47:379–389.
4. Manzi G, Magri D, Palombo MR. Early-Middle Pleistocene environmental changes and human evolution in the Italian Peninsula. *Quat Sci Rev.* 2011;30:1420–1438.

- <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.05.034>
5. Ivanov D, Utescher T, Mosbrugger V, Syabryaj S, Djordjević-Milutinović D, Molchanoff S. Miocene vegetation and climate dynamics in Eastern and Central Paratethys (Southeastern Europe). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 2011;304:262–275. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.07.006>
 6. Ezzahiri M, Belghazi B. Synthèse de quelques résultats sur la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas au Moyen Atlas (Maroc). *Science et Changements Planétaires/Sécheresse.* 2000;11:79–84.
 7. Terrab A, Hampe A, Lepais O, Talavera S, Vela E, Stuessy TF. Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): combined molecular and fossil data reveal a complex quaternary history. *Am J Bot.* 2008;95(10):1262–1269. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800010>
 8. Terrab A, Paun O, Talavera S, Tremetsberger K, Arista M, Stuessy TF. Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *Am J Bot.* 2006;93(9):1274–1280. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.9.1274>
 9. Renau-Morata B, Nebauer SG, Sales E, Allainguillaume J, Caligari P, Segura J. Genetic diversity and structure of natural and managed populations of *Cedrus atlantica* (Pinaceae) assessed using random amplified polymorphic DNA. *Am J Bot.* 2005;92:875–884. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.5.875>
 10. Bariteau M. L'amélioration génétique des cèdres en France. In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 464–472. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 11. M'Hirit O. Le cèdre de l'atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) présentation générale et état des connaissances à travers le réseau Silva Mediterranea "le cèdre". In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 3–21. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 12. Sabatier S, Barthelemy D. Premières observations sur l'architecture du cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (ENDL.) Manetti ex carrière (Pinaceae). In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 364–377. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 13. Ripert C, Boisseau B. Ecologie et croissance de cèdre de l'Atlas en Provence. In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 156–164. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 14. Ferrandes P. Cèdres. *Revue Forestière Française.* 1986;(special issue):139–142. <https://doi.org/10.4267/2042/25705>
 15. Lanier L. Les champignons des cédraies en Algérie (Etude comparative). In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 554–561. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 16. Ludlow M. Strategies of response to water stress. In: Kreb KH, Richter H, Hinckley TM, editors. *Structural and functional responses to environmental stresses.* The Hague: SPB Academic Publishing; 1989. p. 269–281.
 17. Epron D. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *J Exp Bot.* 1997;48(315):1835–1841. <https://doi.org/10.1093/jxb/48.10.1835>
 18. Benabid A. Biogéographie phytosociologie et phytodynamique des cédraies de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Manetti). In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 61–76. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 19. Bariteau M, Panetsos KP, M'hirit O, Scaltsoyiannes A. Variabilité génétique du cèdre de l'atlas en comparaison avec les autres cèdres méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne.* 1999;20:175–190.
 20. Sabatier S, Baradat P, Barthelemy D. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Ann For Sci.* 2003;60:19–29. <https://doi.org/10.1051/forest:2002070>

21. Jasińska AK, Boratyńska K, Sobierajska K, Romo A, Ok T, Bou Dagher Kharat M, et al. Relationships among *Cedrus libani*, *C. brevifolia* and *C. atlantica* as revealed by the morphological and anatomical needle characters. *Plant Syst Evol.* 2013;299:35–48. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0700-y>
22. Jasińska AK, Wachowiak W, Muchewicz E, Boratyńska K, Montserrat JM, Boratyński A. Cryptic hybrids between *Pinus uncinata* and *P. sylvestris*. *Bot J Linn Soc.* 2010;163:473–485. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01065.x>
23. Jasińska AK, Boratyńska K, Dering M, Sobierajska KI, Ok T, Romo A, et al. Distance between South-European and South-West Asiatic refugial areas involved morphological differentiation – *Pinus sylvestris* case study. *Plant Syst Evol.* 2014;300:1487–1502. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0976-6>
24. Boratyńska K, Sękiewicz K, Jasińska KA, Tomaszewski D, Iszkuło G, Ok T, et al. Effect of geographic range discontinuity on taxonomic differentiation of *Abies cilicica*. *Acta Soc Bot Pol.* 2015;84(4):419–430. <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.037>
25. Douaihy B, Sobierajska K, Jasińska KA, Boratyńska K, Ok T, Romo A, et al. Morphological versus molecular markers to describe variability in *Juniperus excelsa* subsp. *excelsa* (Cupressaceae). *AoB Plants.* 2012;2012:pls013. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls013>
26. Sękiewicz K, Sękiewicz M, Jasińska KA, Boratyńska K, Iszkuło G, Romo A, et al. Morphological diversity and structure of West Mediterranean *Abies* species. *Plant Biosyst.* 2013;125–134. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753130>
27. Sękiewicz K, Dering M, Sękiewicz M, Boratyńska K, Iszkuło G, Litkowiec M, et al. Effect of geographic range discontinuity on species differentiation – East-Mediterranean *Abies cilicica*: a case study. *Tree Genet Genomes.* 2015;11:810. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0810-5>
28. Alvarez SG, Juaristi CM, Gutierrez JS, Garcia-Amorena I. Taxonomic differences between *Pinus sylvestris* and *P. uncinata* revealed in the stomata and cuticle characters for use in the study of fossil material. *Rev Palaeobot Palynol.* 2009;155(1–2):61–68. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.01.002>
29. Nicholić B, Bojović S, Marin PD. Morpho-anatomical properties of *Pinus heldreichii* needles from natural populations in Montenegro and Serbia. *Plant Biosyst.* 2016;150(2):254–263. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.984008>
30. Wortely AH, Scotland RW. The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. *Syst Biol.* 2006;55(4):677–685. <https://doi.org/10.1080/10635150600899798>
31. Jenner RA. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Syst Biol.* 2004;53(2):333–342. <https://doi.org/10.1080/10635150490423962>
32. Labhar M, Lebaut S. Les cédraies du Moyen Atlas Central (Maroc): structure et dynamique actuelle. *Revue de l'Association Forum du Nord du Maroc.* 2012;6–8:2–19.
33. Ruzin S. *Plant microtechnique and microscopy.* New York, NY: Oxford University Press; 1999.
34. Arbez M, Ferrandes P, Uyar N. Contribution à l'étude de la variabilité géographique des Cèdres. *Ann For Sci.* 1978;35(4):265–284. <https://doi.org/10.1051/forest/19780402>
35. Grill D, Tausz M, Pöllinger UTE, Jiménez MS, Morales D. Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora.* 2004;199:85–89. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00137>
36. Tabachnik BG, Fidell LS. *Using multivariate statistics.* New York, NY: Harper Collins College Publishers; 1996.
37. Climate-Data.org. Climat: Ifrane [Internet] 2012 [cited 2018 Aug 31]. Available from: <https://fr.climate-data.org/location/21510/>
38. Climate-Data.org. Climat: Azrou [Internet] 2012 [cited 2018 Aug 31]. Available from: <https://fr.climate-data.org/location/21511/>
39. de Lillo M, Fusaro E. Field comparison of different *Cedrus atlantica* provenances from Morocco and relative morpho-physiological characteristics. In: *Proceedings of the International Cedar Symposium; 1990 Oct 22–27; Antalya, Turkey.* Ankara: Forest Research Institute; 1990. p. 353–365. (Miscellaneous Publications; vol 59).
40. Farjon A. *A handbook of the world's conifers.* Vol. 1. Leiden: Brill; 2010.
41. Cinnirella S, Magnani F, Saracino A, Borghetti M. Response of a mature

- Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiol.* 2002;22:21–30. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.1.21>
42. Ducrey M. Adaptation du cèdre de l'atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) au climat méditerranéen: aspects écophysologiques de sa réaction à la sécheresse. In: M'Hirit O, Samih A, Malagnoux M, editors. *Le cèdre de l'atlas Cedrus atlantica* (Manetti). Casablanca: Imprimerie Najah ElJadida; 1994. p. 139–153. (Annales de la Recherche Forestière au Maroc; vol 27).
 43. Ladjal M, Huc R, Ducrey M. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiol.* 2005;25:1109–1117. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.9.1109>
 44. Eveno E, Collada C, Guevara MA, Léger V, Soto A, Díaz L, et al. 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. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm272>
 45. Wahid N, González-Martínez SC, Alía R, Boulli A. Exploration et conservation des ressources génétiques du pin maritime au Maroc. *Forêt Méditerranéenne.* 2009;3:245–256.
 46. Maurice CG, Crang RE. Increase in *Pinus strobus* needle transectional areas in response to acid misting. *Arch Environ Contam Toxicol.* 1986;15:77–82. <https://doi.org/10.1007/BF01055251>
 47. Bleweiss G, Werker E, Peleg M. Air-pollution effects on *Cedrus libani* trees – a case-study. *Environ Conserv.* 1985;12(1):70–73. <https://doi.org/10.1017/S0376892900015186>
 48. Marin M, Koko V, Duletić-Laušević S, Marin PD. Effects of air pollution on needles of *Cedrus atlantica* (Endl.) Carriere in industrial area of Pančevo (Serbia). *Bot Serb.* 2009;33(1):69–73.
 49. Böcher TW. Xeromorphic leaf types. Evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. Copenhagen: E. Munksgaard; 1979. (Biologiske Skrifter; vol 22).
 50. Jaramillo-Correa JR, Aguirre-Planter E, Eguiarte LE, Khasa DP, Bousquet J. Evolution of an ancient microsatellite hotspot in the conifer mitochondrial genome and comparison with other plants. *J Mol Evol.* 2013;76(3):146–157. <https://doi.org/10.1007/s00239-013-9547-2>
 51. Qiao CY, Ran JH, Li Y, Wang XQ. Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Ann Bot.* 2007;100:573–580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm134>
 52. Laiou A, Mandolini LA, Predda R, Bellarosa R, Simeone MC. DNA barcoding as a complementary tool for conservation and valorisation of forest resources. *Zookeys.* 2013;365:197–213. <https://doi.org/10.3897/zookeys.365.5670>