

Diversité allozymique de peuplements de cyprès naturels et introduits au Maroc : conséquences pour la gestion des ressources

Abdelkarim BECHIR^a, Abdelhamid EL MOUSADIK^a, Christian PICHOT^{b*}

^a Laboratoire d'Agroforesterie et de Génétique Moléculaire, Faculté des Sciences, Université Ibn Zohr, BP 28/S-80000 Agadir, Maroc

^b INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Av. Vivaldi, 84000 Avignon, France

(Reçu le 26 février 2003 ; accepté le 19 décembre 2003)

Résumé – Dans une perspective de gestion des ressources génétiques naturelles du cyprès de l'Atlas au Maroc, la diversité de 9 provenances appartenant à trois espèces (*Cupressus atlantica* endémique et 2 espèces introduites : *C. sempervirens* et *C. arizonica*) a été évaluée à l'aide de sept systèmes enzymatiques. Le nombre moyen d'allèles par locus (A) varie de 2,0 chez *C. atlantica* et *C. arizonica* à 1,7 chez *C. sempervirens*. La diversité génétique est importante ($H_e = 0,29$ pour *C. atlantica* ; 0,27 pour *C. sempervirens* et 0,33 pour *C. arizonica*) mais un déficit généralisé d'hétérozygotie a été constaté. Les provenances de *C. atlantica* s'avèrent peu différenciées ($G_{ST} = 0,013$). Au niveau inter-spécifique, la forte divergence entre les espèces ($G_{ST} = 0,279$) est due à l'éloignement entre les deux cyprès méditerranéens (*C. atlantica* et *C. sempervirens*) et le cyprès de l'Arizona. Deux systèmes enzymatiques (*GOT* et *SOD*) différencient strictement les espèces méditerranéennes de l'espèce américaine et permettront de suivre d'éventuelles introgressions. Des recommandations sont formulées afin de préserver et valoriser la diversité génétique des populations de cyprès de l'Atlas et de limiter la dégradation de ces peuplements naturels.

Cupressus atlantica / *Cupressus sempervirens* / *Cupressus arizonica* / allozymes / ressources génétiques

Abstract – Allozyme diversity of natural and introduced cypress stands in Morocco: consequences for management of genetic resources. For the purpose of managing *Cupressus atlantica* natural genetic resources in Morocco, diversity among 9 provenances from 3 cypress species (*Cupressus atlantica* and 2 introduced species: *C. sempervirens* and *C. arizonica*) was studied using seven enzymatic systems. Mean allele number per locus (A) ranged from 2.0 in *C. atlantica* and *C. arizonica* to 1.7 in *C. sempervirens*. Genetic diversity was high ($H_e = 0.29$ in *C. atlantica*; 0.27 in *C. sempervirens* and 0.33 in *C. arizonica*) but heterozygote deficiencies were observed. *C. atlantica* provenances exhibited a low differentiation ($G_{ST} = 0.013$). The high interspecific differentiation ($G_{ST} = 0.279$) was due to the distance between the 2 Mediterranean cypresses (*C. atlantica* and *C. sempervirens*) and the Arizona cypress. Two enzymatic systems (*GOT* et *SOD*) strictly differentiated these 2 origins and could be used for introgression monitoring. Advice for preserving and using *C. atlantica* genetic resources and for reducing the degradation of these natural stands are proposed.

Cupressus atlantica / *Cupressus sempervirens* / *Cupressus arizonica* / allozymes / genetic resources

1. INTRODUCTION

Le genre *Cupressus* compte environ 25 espèces dont 3 méditerranéennes [16]. Le cyprès vert (*Cupressus sempervirens* L.) originaire de la partie orientale du bassin méditerranéen présente la plus grande aire naturelle et est également l'espèce qui a été la plus répandue à des fins de brise-vents, ornementales ou religieuses et plus rarement forestières. Le cyprès de Duprez (*Cupressus dupreziana* A. Camus) originaire du désert du Tassili N'Ajjer en Algérie s'avère extrêmement menacé en raison des fortes pressions anthropiques et climatiques qui ont pesé et pèsent encore sur l'espèce. Seuls environ 230 individus survivent dans le désert du Tassili. Enfin, le cyprès de l'Atlas

(*Cupressus atlantica* Gaussen), espèce endémique du Haut Atlas Occidental marocain, connaît une situation intermédiaire et constitue un des derniers remparts contre la désertification des zones semi-arides de haute altitude de cette région. Cette espèce a constitué une importante source de bois et de fourrage pour les populations locales et leurs troupeaux. Dans son aire naturelle, elle supporte un climat très contrasté, caractérisé par deux sécheresses physiologiques : l'une printano-estivale assez longue et l'autre hivernale à cause du froid [1]. Les formations forestières de cyprès de l'Atlas se présentent sous forme d'îlots isolés, à l'exception de la forêt d'Aghbar, et sont toutes fortement dégradées. Elles sont essentiellement localisées dans la Haute vallée de Oued N'fis, entre 1100 et 2200 m d'altitude,

* Auteur pour correspondance : pichot@avignon.inra.fr

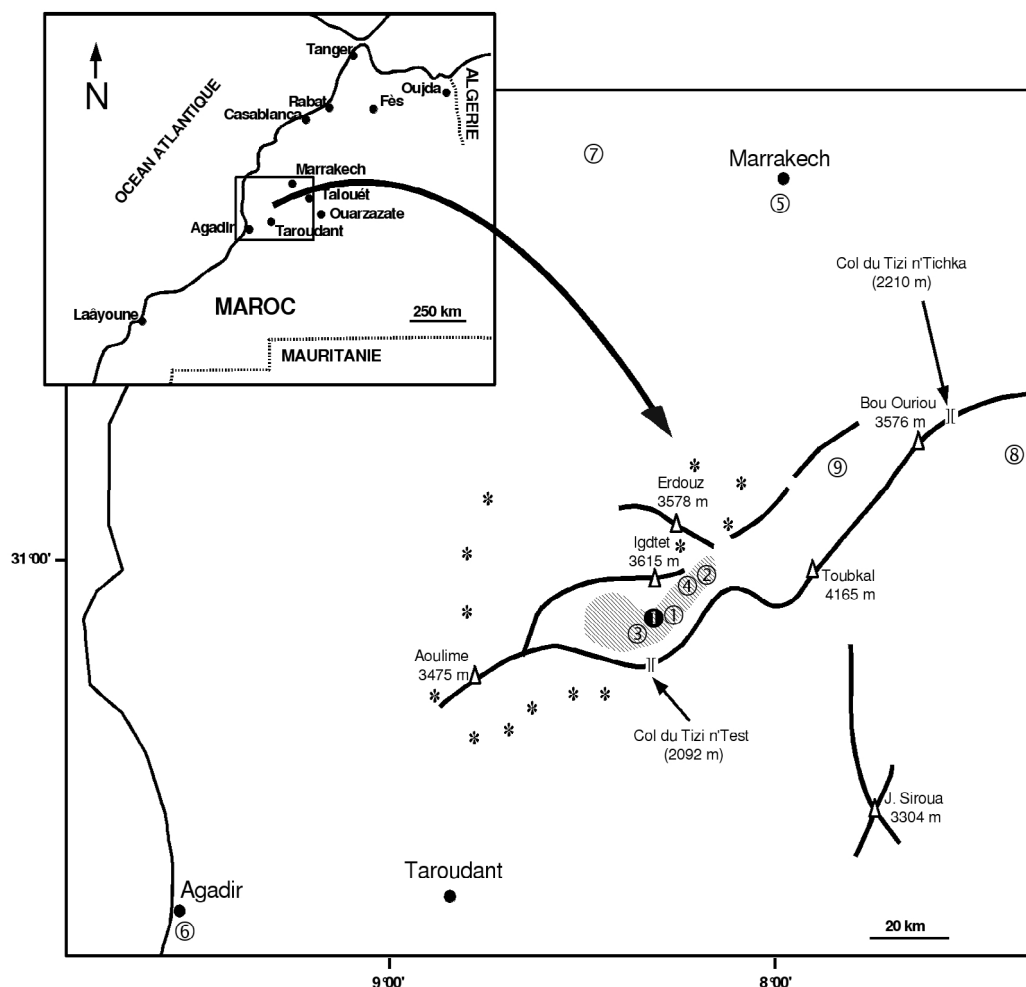


Figure 1. Aire naturelle du cyprès de l'Atlas et localisation des provenances étudiées. [] Vallée du Haut N'fis, principaux peuplements de *C. atlantica*. * Stations isolées de *C. atlantica* (d'après Alifriqui [2]). ● Plantation de *C. arizonica*. Populations étudiées : *C. atlantica* : ① Idni, ② Ighil, ③ Aghbar et ④ Taws ; *C. sempervirens* : ⑤ Dar-Tounsi, ⑥ Souss-Agadir et ⑦ Saada ; *C. arizonica* : ⑧ Telouet et ⑨ Tadmamt.

30° 45' et 31° 5' de latitude nord et 8° 5' et 9° de longitude ouest [4] (Fig. 1). La surface correspondante, estimée à 10 000 ha au début du xx^e siècle [21], puis à 6 000 ha vers 1950 [5] a été plus récemment évaluée à 1 485 ha [12]. L'espèce est particulièrement longévive et pourrait atteindre 800 à 1 000 ans [2]. La majorité des arbres de la forêt de l'Aghbar seraient âgés de 250 à 500 ans. Ce vieillissement des peuplements s'accompagne d'une absence constatée de régénération naturelle. En raison de conditions écologiques peu favorables, l'érosion du sol et de pressions anthropiques persistantes s'exprimant par le prélèvement de bois et le pâturage, le cyprès de l'Atlas est aujourd'hui une espèce menacée [14].

La sauvegarde et la valorisation de l'espèce nécessitent une stratégie volontariste basée d'une part sur la caractérisation des ressources génétiques encore disponibles et d'autre part sur la participation des populations locales et des services forestiers à la préservation des peuplements existants et aux reboisement

[11, 32]. Dans cet optique, des essais de conservation in et ex-situ ont été initiés [10] et une banque de semences a été installée à la Station Régionale des Semences Forestières de Marrakech [32]. Deux autres espèces de cyprès ont aussi été utilisées en reboisement : le cyprès vert et le cyprès de l'Arizona (*C. arizonica* Green). Cette dernière espèce, originaire d'Amérique du Nord (Arizona, Nouveau Mexique et Texas) présente une bonne adaptation aux conditions climatiques plus continentales et tolère notamment mieux le froid que le cyprès vert. Son introduction au Maroc daterait de 1948. La plus grande plantation se situe à Telouet (1978) et couvre 850 ha ; deux autres plantations (Tadmamt et Aghbar) s'étendent sur environ 150 à 200 ha (Fig. 1). Les plantations de ces cyprès exotiques parfois à proximité directe des peuplements de cyprès de l'Atlas, comme celle de *C. arizonica* à l'Aghbar, font potentiellement courir un risque de pollution génétique qu'il est toutefois difficile d'évaluer en l'absence d'information sur l'interfertilité de ces espèces.

Table I. Caractéristiques éco-géographiques des provenances de cyprès étudiées.

Espèce et provenance	Code	Latitude nord	Longitude ouest	Altitude (m)	Bioclimat
<i>C. atlantica</i>					
Idni	1	30° 55'	8° 18'	1700	Semi-aride/froid
Ighil-Ahachi	2	30° 57'	8° 15'	1300	Semi-aride/tempéré
Aghbar	3	30° 55'	8° 22'	1750	Semi-aride/froid
Taws	4	30° 57'	8° 18'	1550	Semi-aride/tempéré
<i>C. sempervirens</i>					
Dar-Tounsi	5	31° 37'	8° 02'	470	Semi-aride/froid
Souss-Agadir	6	30° 24'	9° 14'	80	Semi-aride/tempéré
Saada	7	31° 42'	8° 30'	450	Semi-aride/froid
<i>C. arizonica</i>					
Telouet	8	31° 16'	7° 21'	2000	Semi-aride/froid
Tadmamt	9	31° 14'	7° 52'	1750	Sub-humide/tempéré

Enfin, certains de ces peuplements naturalisés sont utilisés comme source de graines. Dans ce contexte, l'objectif de ce travail consiste d'une part à évaluer la diversité génétique contenue dans les plus grands peuplements de cyprès de l'Atlas, et d'autre part à caractériser les provenances de *C. sempervirens* et *C. arizonica* introduites dans le sud du Maroc. Contrairement au cyprès vert [22, 28–30, 39, 43] le cyprès de l'Atlas n'avait jusqu'à présent pas fait l'objet d'étude de diversité génétique à l'aide de marqueurs biochimiques ou moléculaires.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal étudié comprend neuf provenances représentant trois espèces de cyprès. Le cyprès de l'Atlas est représenté par quatre provenances, le cyprès vert par trois provenances et celui de l'Arizona par deux provenances. Les quatre provenances de *C. atlantica* étudiées représentent les plus vastes peuplements naturels de l'espèce (Fig. 1).

La plupart des autres stations décrites par Destremau lors du premier inventaire exhaustif de l'espèce ne contenait que quelques arbres [10]. Les populations étudiées sont également celles récoltées par la Station Régionale des Semences Forestières de Marrakech afin de fournir les graines destinées à la production des plants pour le reboisement. Les trois provenances de *C. sempervirens* et les deux provenances de *C. arizonica* échantillonnées représentent le matériel introduit au sud du Maroc (Tab. I). Chaque provenance est représentée par un mélange de 30 à 50 descendances maternelles récoltées sur des arbres distants d'environ 100 m. Les graines sont extraites par séchage naturel des cônes, puis conservées à 4 °C. Les semis de cyprès sont élevés en pépinière dans des pots en plastique remplis des sols enrichis à 20 % de tourbe.

2.2. Analyses enzymatiques

Les analyses enzymatiques ont été effectuées sur des échantillons de feuillages prélevés sur les jeunes plants (34 à 40 plants par prove-

nance, Tab. II). La composition de la solution d'extraction des enzymes a été empruntée avec quelques modifications à Wendel and Weeden [47]. Les extraits enzymatiques ont été obtenus à partir de 100 mg de jeunes feuilles broyées à sec avec du Sérum Albumine Bovine et du Polyvinylpyrrolidone (PVP) insoluble. Ensuite, le broyat a été rapidement mélangé à 0,6 mL du tampon d'extraction à base de Tris-HCl (0,2 M, pH 7,5) contenant : 0,02 % de dithiothreitol (DTT), 1 % de polyvinylpyrrolidone soluble (PVP), 0,1 % de L-cystéine, 1 % de polyéthylène glycol (PEG 20 000) et 0,4 % du 2-mercaptoéthanol. Les extraits ont été centrifugés à 20 000 g pendant 30 min à 2 °C, la migration a été réalisée sur gel de polyacrylamide en système discontinu selon le protocole de Ornstein et Davis [27]. Les techniques de révélation enzymatique utilisées sont celles de Conkle et al. [9] et de Pasteur et al. [31].

Onze systèmes enzymatiques ont été testés : phosphoglucomutase (*Pgm*, EC 2.7.5.1), phosphoglucose isomérase (*Pgi*, EC 5.3.1.9), glutamate oxaloacétate transaminase (*Got*, EC 2.6.1.1), leucine aminopeptidase (*Lap*, EC 3.4.11.1), alanine aminopeptidase (*Aap*, EC 3.4.11.1), shikimate déshydrogénase (*Skd*, EC 1.1.1.25), superoxide dismutase (*Sod*, EC 1.15.1.1), menadione reductase (*Mnr*, EC 1.6.99.2), malate déshydrogénase (*Mdh*, EC 1.1.1.37), alcool déshydrogénase (*Adh*, EC 1.1.1.1) et β -amylase (β -*Amy*, EC 3.2.1.2). Le déterminisme génétique de ces systèmes a été précédemment élucidé chez *C. sempervirens* [29, 39].

2.3. Analyse statistique

L'analyse des données a été réalisée à l'aide du programme *Biosys* [45] en ce qui concerne les différents paramètres de diversité génétique intraprovenances et par le programme *G.D.* [40] en ce qui concerne les distances génétiques de Nei [26] ainsi que les coefficients de différenciation génétique (G_{ST}) interprovenances et interespèces.

3. RÉSULTATS

Parmi les onze systèmes enzymatiques étudiés, quatre ont été abandonnés (menadione reductase, malate déshydrogénase, alcool déshydrogénase et β -amylase) à cause de difficultés de

Table II. Fréquences alléliques observées pour chacune des provenances de cyprès étudiées.

Allèles	Espèce et provenance								
	<i>C. atlantica</i> *				<i>C. sempervirens</i> **			<i>C. arizonica</i> ***	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Got-1-1</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,16
<i>Got-1-2</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,85	0,84
<i>Got-1-3</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00
<i>Got-2-1</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00
<i>Got-2-2</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00
<i>Pgm-1-1</i>	0,40	0,47	0,39	0,52	0,49	0,56	0,47	0,44	0,44
<i>Pgm-1-2</i>	0,27	0,22	0,31	0,18	0,52	0,45	0,38	0,21	0,33
<i>Pgm-1-3</i>	0,34	0,31	0,31	0,31	0,00	0,00	0,15	0,35	0,24
<i>Pgm-2-1</i>	0,58	0,53	0,61	0,46	0,65	0,57	0,58	0,44	0,44
<i>Pgm-2-2</i>	0,43	0,47	0,39	0,54	0,35	0,43	0,43	0,56	0,56
<i>Pgi-1-1</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>Pgi-2-1</i>	0,32	0,33	0,38	0,31	0,27	0,35	0,221	0,500	0,221
<i>Pgi-2-2</i>	0,39	0,49	0,33	0,49	0,46	0,47	0,40	0,32	0,37
<i>Pgi-2-3</i>	0,29	0,19	0,29	0,21	0,28	0,18	0,38	0,18	0,41
<i>Lap-1-1</i>	0,05	0,12	0,06	0,09	0,00	0,00	0,00	0,34	0,15
<i>Lap-1-2</i>	0,46	0,23	0,39	0,24	0,56	0,64	0,65	0,46	0,41
<i>Lap-1-3</i>	0,47	0,50	0,50	0,63	0,44	0,36	0,35	0,21	0,44
<i>Lap-1-4</i>	0,03	0,09	0,06	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Aap-1-1</i>	0,55	0,50	0,50	0,56	0,60	0,55	0,56	0,37	0,24
<i>Aap-1-2</i>	0,42	0,46	0,47	0,45	0,40	0,46	0,44	0,46	0,56
<i>Aap-1-3</i>	0,03	0,04	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,21
<i>Skd-1-1</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>Sod-1-1</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00
<i>Sod-1-2</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00

Les valeurs en caractères gras correspondent à des allèles présents chez *C. atlantica* et absents chez *C. sempervirens* ou à des allèles spécifiques de *C. arizonica*.

* *C. atlantica* : 1 = Idni ; 2 = Ighil-Ahachi ; 3 = Aghbar ; 4 = Taws.

** *C. sempervirens* : 5 = Dar-Tounsi ; 6 = Souss-Agadir ; 7 = Saada.

*** *C. arizonica* : 8 = Telouet ; 9 = Tadmamt.

lecture des zymogrammes. Pour les sept autres, huit loci polymorphes (*Pgm-1*, *Pgm-2*, *Pgi-2*, *Sod-1*, *Got-1*, *Got-2*, *Lap-1* et *Aap-1*) ainsi que deux monomorphes (*Pgi-1* et *Skd-1*) ont été identifiés (Tab. II).

Trois loci (*Got-1*, *Got-2* et *Sod-1*) différencient strictement les deux espèces méditerranéennes (*C. atlantica* et *C. sempervirens*) de l'espèce américaine (*C. arizonica*). Seul *C. arizonica* montre du polymorphisme pour le locus *Got-1* et les allèles *Got-1-1*, *Got-1-2*, *Got-2-1* et *Sod-1-1* lui sont spécifiques (Fig. 2). Enfin, les allèles *Lap-1-1* et *Lap-1-4* présents dans toutes les provenances de *C. atlantica* n'ont pas été détectés au sein des provenances de *C. sempervirens* étudiées (Tab. II).

Les paramètres de diversité génétique à l'intérieur des provenances (Tab. III) montrent que le nombre moyen d'allèles par locus (*A*) varie de 2,0 chez *C. atlantica* et *C. arizonica* à 1,7 chez *C. sempervirens*. Le pourcentage de locus polymorphes (*P*) varie de 50 % chez *C. atlantica* et *C. sempervirens* à

60 % chez *C. arizonica*. La diversité génétique observée est importante ($H_o = 0,21$) mais cette valeur reste en dessous de celle attendue ($H_e = 0,29$ pour *C. atlantica* ; 0,26 pour *C. sempervirens* et 0,33 pour *C. arizonica*). Parmi les provenances de cyprès de l'Atlas, Idni montre une diversité légèrement plus faible ($H_o = 0,18$).

Les provenances naturelles de *C. atlantica* s'avèrent peu différenciées ($G_{ST} = 0,013$). De même les provenances introduites de *C. sempervirens* d'une part et de *C. arizonica* d'autre part montrent également de faibles différenciations (Tab. IV). Au niveau inter spécifique nous retrouvons la proximité entre le cyprès de l'Atlas et le cyprès vert ($G_{ST} = 0,032$) et la forte différenciation entre les deux cyprès méditerranéens et le cyprès de l'Arizona.

Le dendrogramme établi à partir des distances génétiques de Nei conduit à un parfait regroupement des provenances en fonction des espèces (Fig. 3). Au sein des provenances de *C. atlantica*,

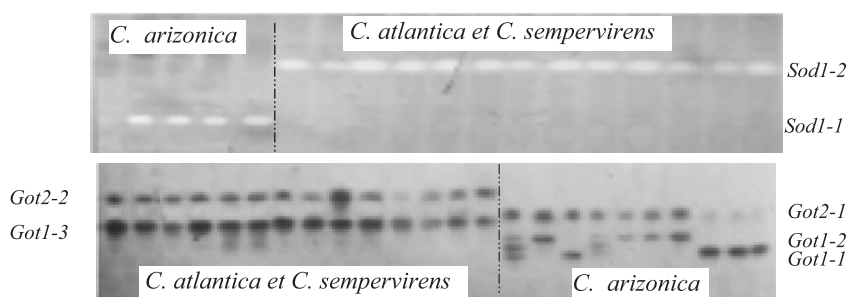


Figure 2. Zymogrammes présentant les allèles qui permettent de différencier *C. arizonica* des deux espèces méditerranéennes *C. atlantica* et *C. sempervirens*. Les allèles *Sod1-1*, *Got1-1*, *Got1-2* et *Got2-1* sont spécifiques de *C. arizonica*.

Table III. Paramètres de diversité génétique intraprovenances.

Provenances	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i> (%)	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>
<i>C. atlantica</i>					
Idni	33,9 (0,4)	2,0 (0,4)	50	0,18 (0,06)	0,29 (0,10)
Ighil-Ahachi	35,1 (0,4)	2,0 (0,4)	50	0,22 (0,07)	0,30 (0,10)
Aghbar	34,6 (0,3)	2,0 (0,4)	50	0,22 (0,08)	0,30 (0,10)
Taws	34,7 (0,4)	1,9 (0,3)	50	0,22 (0,08)	0,28 (0,10)
Moyenne	34,57	1,95	50	0,21	0,29
<i>C. sempervirens</i>					
Dar-Tounsi	33,8 (0,1)	1,6 (0,2)	50	0,20 (0,07)	0,26 (0,09)
Souss- Agadir	32,6 (0,8)	1,6 (0,2)	50	0,22 (0,07)	0,26 (0,09)
Saada	34,0 (0)	1,7 (0,3)	50	0,19 (0,07)	0,28 (0,07)
Moyenne	33,47	1,63	50	0,20	0,27
<i>C. arizonica</i>					
Telouet	40,7 (4,6)	2,0 (0,3)	60	0,23(0,07)	0,33 (0,10)
Tadmamt	34,0 (0,0)	2,0 (0,3)	60	0,20 (0,06)	0,33 (0,10)
Moyenne	37,35	2,0	60	0,21	0,33

N : effectif moyen par locus ; *A* : nombre moyen d'allèles par locus ; *P* (%) : pourcentage de loci polymorphes au critère de 0,95 ; *H_o* : hétérozygotie observée ; *H_e* : hétérozygotie attendue [26] ; erreurs standards entre parenthèses.

le regroupement est conforme aux proximités géographiques des populations (Ighil-Ahachi avec Taws et Idni avec Aghbar). Enfin, la distance entre les deux provenances de *C. arizonica* est du même ordre de grandeur que celle estimée entre les deux espèces méditerranéennes.

4. DISCUSSION

La présente étude constitue la première estimation de la diversité génétique du cyprès de l'Atlas. Cette diversité ($H_e = 0,29$) est d'un niveau proche de ceux observés chez *C. sempervirens* pour des provenances de Turquie [39] ($H_e = 0,24$), de Grèce [30] ($H_e = 0,40$) ou d'Israël [22] ($H_e = 0,18$). La diversité estimée chez le cyprès de l'Atlas, espèce endémique du Haut Atlas marocain n'apparaît donc pas plus faible que celles estimées chez le cyprès vert dont l'aire de répartition est, elle, beaucoup plus importante. Ce résultat est assez inattendu en raison

Table IV. Coefficients de diversité et différenciation génétiques entre provenances.

Subdivisions	<i>H_S</i>	<i>H_T</i>	<i>G_{ST}</i>
<i>C. atlantica</i>	0,288	0,292	0,013
<i>C. sempervirens</i>	0,270	0,273	0,011
<i>C. arizonica</i>	0,326	0,333	0,021
<i>C. atlantica</i> et <i>C. sempervirens</i>	0,277	0,286	0,033
<i>C. atlantica</i> , <i>C. sempervirens</i> et <i>C. arizonica</i>	0,288	0,399	0,279

H_S : diversité moyenne à l'intérieur des provenances ; *H_T* : diversité totale au sein des provenances ; *G_{ST}* : coefficient de différenciation génétique interprovenances.

non seulement de la taille réduite des populations mais aussi de la grande variabilité de fructification constatée. En effet le

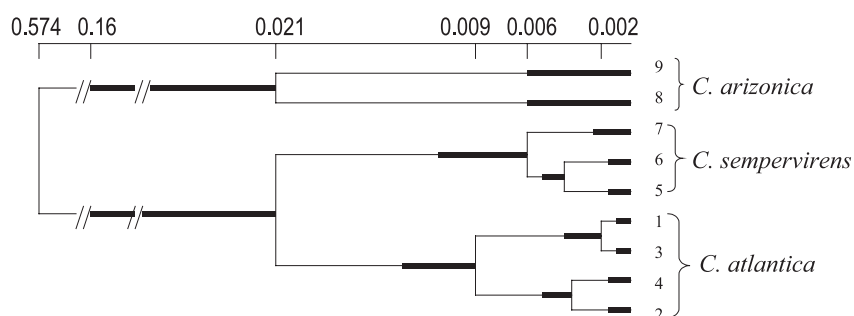


Figure 3. Dendrogramme des provenances de cyprès étudiées. Le dendrogramme est basé sur les distances génétiques de Nei [26] et a été établi par le programme GD de Ritland [40]. Les traits gras correspondent aux erreurs standards ; le classement est significatif lorsque la barre est inférieure à la moitié de la longueur de la branche.

nombre d'arbres fructifères est souvent assez faible et peut être même quasiment nul durant trois à quatre années consécutives. Le risque de dérive génétique et de réduction de la diversité associées à ce faible nombre de parents efficaces pourrait être compensé par les variations inter annuelles des géniteurs contribuant effectivement à la reproduction ainsi que par la grande longévité de l'espèce qui permet de cumuler de nombreuses années de fructification. Cette hypothèse permet d'expliquer la persistance d'une grande diversité au niveau des populations mais, en revanche, ne peut être avancée au niveau des individus ici analysés et qui proviennent d'une seule année de reproduction. Un résultat similaire a obtenu chez un cyprès américain, *C. macrocarpa* ($H_e = 0,18$) dont l'aire naturelle est également très réduite [8].

Nous observons un fort déficit en hétérozygotes ($H_o = 0,21$) au sein des quatre populations étudiées. Ce phénomène a également été rencontré chez *C. sempervirens* [22, 30, 39] ainsi que chez de nombreuses autres espèces forestières, Gymnospermes ou Angiospermes [6, 7, 13, 17]. En raison de la petite taille de ces populations (exception faite du peuplement de l'Aghbar), il est peu probable que ce déficit soit dû à une structuration géographique en sous populations [19] (effet Wahlund). L'hypothèse de consanguinité semble ici beaucoup plus réaliste même si d'autres facteurs liés à la densité des arbres et la phénologie de la reproduction (structuration temporelle en sous populations) favorisent également l'écart à la panmixie et ne peuvent donc être totalement écartés [38]. Il a effectivement été constaté un certain déphasage des périodes de floraison au sein des peuplements de cyprès de l'Atlas, mais aucune information précise n'est aujourd'hui disponible à ce sujet (Taïmi, communication personnelle).

Le déficit en hétérozygotes observé au stade jeunes plants, ne peut être extrapolé au stade adulte sans nouvelles observations. En effet, chez d'autres espèces forestières, des déficits en hétérozygotes observés au stade graine ou jeunes plants ne le sont plus au stade adulte [15, 37, 42, 48] indiquant un processus sélectif en faveur des hétérozygotes. La période pendant laquelle s'exprime la dépression de consanguinité varierait entre espèces [20, 25, 44] et il est probable que la valeur estimée dans notre étude soit elle-même inférieure à celle du stade graine. L'hypothèse de consanguinité semble également cohérente avec la faible structuration génétique observée entre les populations

de cyprès de l'Atlas ($G_{ST} = 0,013$). Ce résultat, habituel chez les arbres forestiers [18] peut s'expliquer par l'importance des flux de gènes qui limitent les effets de dérive [18, 23, 24, 46]. Ces importants flux de gènes résultent de la conjonction entre la biologie de la reproduction de l'espèce, les processus de dispersion des pollens et graines et les caractéristiques de densité et de répartition géographique des peuplements. *C. atlantica* est une espèce anémophile allogame et les provenances étudiées se situent dans une même région géographique (Haut Atlas occidental marocain) sous un bioclimat peu variable [1]. Sur un critère altitudinal, Destremau [10] proposait de différencier les populations du Haut N'fis (Aghbar et Idni) de celles du bas N'fis (Taws et Ighil). L'absence de différenciation génétique laisse penser qu'il existe en fait un flux de gènes significatif entre ces deux groupes. Chez *C. sempervirens* de précédents travaux révèlent également de faibles différenciations entre peuplements pourtant géographiquement beaucoup plus distants : $G_{ST} = 0,056$ entre des provenances du pourtour méditerranéen [22] (Grèce, Iran, Israël, Jordanie, Syrie et Turquie), $F_{ST} = 0,064$ entre des provenances grecques [30] et $G_{ST} = 0,073$ entre des provenances turques [39]. Ces valeurs sont proches de la moyenne calculée chez les Gymnospermes [18] ($G_{ST} = 0,073$). En revanche, certaines espèces forestières à aire de répartition morcelée, montrent une très forte structuration inter provenances. À titre d'exemple, le coefficient de différenciation (G_{ST}) des provenances d'arganier (*Argania spinosa* L., autre espèce endémique du sud marocain) atteint 0,25 [13].

L'introduction des deux espèces *C. sempervirens* et *C. arizonica* au Maroc et parfois à proximité de l'espèce autochtone *C. atlantica* laisse craindre des pollutions génétiques par introgression. Les décalages phénologiques entre espèces [33] limitent sans doute les possibilités d'inter croisement mais ne les éliminent pas complètement. D'autre part les connaissances actuelles ne nous permettent pas d'évaluer précisément les niveaux de compatibilité interspécifique. Si l'hybridation entre *C. arizonica* et *C. atlantica* n'est aujourd'hui qu'hypothétique, celle entre *C. sempervirens* et *C. atlantica* semble beaucoup plus probable en raison de la proximité phylogénique des deux espèces [3, 41]. La compatibilité entre *C. sempervirens* et *C. dupreziana* (espèce algérienne très proche de *C. atlantica*) constitue un fort argument en faveur de cette hypothèse, même si cette compatibilité ne conduit pas à la production d'hybrides mais à un développement de l'embryon uniquement à partir du

pollen en raison des anomalies de la reproduction présentes chez le cyprès algérien [34–36].

Aussi, la détection des éventuels hybrides revêt un enjeu de première importance. Certains critères morphologiques (nombre de cotylédons, architecture de la plante...) seraient susceptibles de fournir une première information, mais seuls des marqueurs biochimiques et moléculaires pourront confirmer ces possibles hybridations. Dans ce contexte, notre étude permet de retenir les systèmes enzymatiques *Got* et *Sod* qui différencient *C. arizonica* des espèces méditerranéennes. À partir de ces marqueurs, aucun individu potentiellement hybride n'a été observé au sein des plantules *C. atlantica* analysées. De nouveaux marqueurs devront être recherchés afin de différencier *C. atlantica* et *C. sempervirens*. Ces mêmes marqueurs sont également susceptibles d'être utilisés pour vérifier la pureté spécifique des semences.

La gestion des ressources génétiques du cyprès de l'Atlas doit être raisonnée en tenant compte d'une part de l'importante diversité génétique encore présente et d'autre part de la réduction alarmante des effectifs démographiques de la plupart des peuplements naturels. Les mesures de gestion devraient donc en priorité porter sur la re-densification de ces peuplements afin de réduire à terme la consanguinité ainsi que sur l'installation de peuplements conservatoires dans le cadre de nouveaux reboisements à l'abri de toute source de pollution génétique potentielle. Au sein de l'aire naturelle, il pourrait également être envisagé d'installer des « peuplements ponts » permettant des flux de gènes plus intenses entre les populations des haute et basse vallées du N'fis. Enfin, la mise en défens des peuplements naturels et des nouvelles plantations envisagées apparaît indispensable. Son succès nécessite une forte sensibilisation et responsabilisation du service forestier et de la population locale ; elle ne peut être envisagée qu'avec l'assentiment des acteurs locaux, et notamment des bergers. La protection des peuplements de cyprès relève donc d'une stratégie de développement local intégrant notamment les problèmes de fourrage et de disponibilité en bois.

La présente étude apporte de précieuses informations quant à la diversité neutre (ou supposée neutre) mais ne permet pas de présager de l'importance de la variabilité des caractères adaptatifs chez cette espèce. Aussi afin d'optimiser l'utilisation des ressources existantes, voire de produire des variétés améliorées, la connaissance de la variabilité des caractères de croissance, de résistance à la sécheresse, de forme... reste indispensable.

Remerciements : Nous remercions Monsieur Abdellatif Taïmi chef de la station des semences forestière à Marrakech de nous avoir aidé pour les sorties sur le terrain et pour les semences des provenances étudiées.

RÉFÉRENCES

- [1] Alifriqui M., Place du cyprès de l'Atlas dans les écosystèmes forestiers du Haut Atlas occidental, in: Actes des Premières Journées de l'Arbre, Laboratoire d'Écologie Végétale, Fac. Sci. Semlalia Marrakech, Maroc, 1992, pp. 75–80.
- [2] Alifriqui M., Relation station-productivité du cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen) en vue de la conservation des ressources génétiques et l'utilisation dans les reboisements de montagnes sèches, Rapport scientifique de fin de stage dans le cadre de la bourse d'excellence scientifique de l'AUPELF-UREF, 1993, 70 p.
- [3] Allemand P., Relations phylogéniques dans le genre *Cupressus* (Cupressaceae), in: Grasso V., Raddi P. (Eds.), Il cipresso: Malattie e difesa, AGRIMED, Commission of the European communities, Firenze, 23–24 November 1979, pp. 51–67.
- [4] Bellefontaine R., Vigueur de croissance du cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen) dans son aire naturelle et dans son aire d'introduction au Maroc, Ann. Rech. For. Maroc 19 (1979) 235–272.
- [5] Boudy P., Économie forestière nord-africaine, Monographie et traitement des essences forestières, Larose, Paris, 1950.
- [6] Chamberlain J.R., Hughes C.E., Galwey N.W., Patterns of isozyme variation in the *Leucaena shannonii* alliance (Leguminosae: Mimosoideae), Silvae Genet. 45 (1996) 1–7.
- [7] Comps B., Thiébaud B., Paule L., Merzeau D., Letouzey J., Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: Spatial differentiation among and within population, Heredity 65 (1990) 407–417.
- [8] Conkle M.T., Electrophoretic analysis of variation in native Monterey cypress (*Cupressus macrocarpa* Hartw.), in: Elias T.S. (Ed.), Conservation and Management of Rare and Endangered Plants, Conf. Proc. Sacramento, CA, USA, 1987, pp. 249–256.
- [9] Conkle M.T., Hodgskiss P., Nunnally L., Hunter S., Starch gel electrophoresis of conifer seeds, A laboratory manual, General Technical Report PSW-64, USDA, Forest Service Pacific Southwest and Range Experimental Station, 1982.
- [10] Destremau D.X., Précision sur les aires naturelles des principaux conifères marocains en vue de l'individualisation de provenances, Ann. For. Maroc 14 (1974) 1–90.
- [11] Ducrey M., Variabilité éco-physiologique des arbres forestiers au Maroc, Cas du cyprès de l'Atlas et de l'arganier, Proposition de projets de recherche, Rapport mission FAO, 1995.
- [12] Ech-Chamikh S., Productivité du thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl-Mast) et comportement du cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica* Gaussen) dans le bassin versant du Nfis (Haut Atlas), Mémoire de 3^e cycle Agronomie, option Eaux et forêts, Inst. Agro. Vété. Hassan II, Rabat, 1983, p. 127.
- [13] El Mousadik A., Petit R.J., High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the Argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco, Theor. Appl. Genet. 92 (1996) 832–839.
- [14] FAO, Fiches des renseignements sur les essences dont le patrimoine génétique s'appauvrit, Informations sur les ressources génétiques, Document forestier occasionnel 5 (1976) 22–30.
- [15] Farris M.A., Mitton J.B., Population density, outcrossing rate, and heterozygote superiority in ponderosa pine, Evolution 38 (1984) 1151–1154.
- [16] Gaussen H., Les Gymnospermes actuelles et fossiles, Trav. Lab. Forest., fascicule X, chap. XIII, Toulouse, 1968.
- [17] Gregorius H.R., Krauhansen J., Müller-Strack G., Spatial and temporal genetic differentiation among the seeds in a stand of *Fagus sylvatica* L., Heredity 58 (1986) 255–262.
- [18] Hamrick J.L., Godt M.J.W., Scherman-Broyles S.L., Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species, New For. 6 (1992) 95–124.
- [19] Hartl D.L., Clark A.G., Principles of populations genetics, 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, 1989.
- [20] Husband B.C., Schemske D.W., Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants, Evolution 50 (1996) 54–70.
- [21] Joubert A., Formations forestières marocaines, Les Cupressinées, Revue Eaux For. 71 (1933) 673–687.
- [22] Korol L., Kara N., Isik K., Schiller G., Genetic differentiation among and within natural and planted *Cupressus sempervirens* L., Eastern Mediterranean populations, Silvae Genet. 46 (1997) 155–161.
- [23] Kremer A., Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers, Genet. Sel. Evol. 26 (1994) 105–123.

- [24] Mitton J.B., The dynamic mating system of conifers, *New For.* 6 (1992) 197–216.
- [25] Morgante M., Vendramin G.G., Rossi P., Olivieri A.M., Selection against inbreds in early life-cycle phases in *Pinus leucodermis* Ant., *Heredity* 70 (1993) 622–627.
- [26] Nei M., Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals, *Genetics* 89 (1978) 583–590.
- [27] Ornstein L., Davis B., Disc electrophoresis, *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 121 (1964) 321–349.
- [28] Papageorgiou A.C., Diploid sporophytic tissue in the seed of *Cupressus sempervirens* L., *Heredity* 81 (1998) 586–590.
- [29] Papageorgiou A.C., Bergmann F., Gillet E., Hattemer H.H., Genetic analysis of isozyme variation in Mediterranean cypress (*Cupressus sempervirens* L.), *Silvae Genet.* 42 (1993) 109–111.
- [30] Papageorgiou A.C., Panetsos K.P., Hattemer H.H., Genetic differentiation of natural Mediterranean cypress (*Cupressus sempervirens* L.) population in Greece, *For. Genet.* 1 (1994) 1–12.
- [31] Pasteur N., Pasteur G., Bonhomme F., Catalon J., Britton-Davidian J., Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines, Lavoisier, Paris, 1987.
- [32] Pichot C., Le cyprès de l'Atlas, ressources génétiques, Actes du Séminaire sur l'Amélioration, Conservation et l'Utilisation des Ressources Génétiques Forestières Marocaines, Salé (Maroc), *Ann. Rech. For. Maroc n° hs* (1997) 144–154.
- [33] Pichot C., Variabilité de la pollinisation et du pollen chez les cyprès, *Allergie Immunol.* 31 (2000) 132–133.
- [34] Pichot C., Borrut A., El Maâtaoui M., Unexpected DNA content in the endosperm of *Cupressus dupreziana* A. Camus seeds and its implications in the reproductive process, *Sex Plant Reprod.* 11 (1998) 148–152.
- [35] Pichot C., Fady B., Hochu I., Lack of mother tree alleles in zymograms of *Cupressus dupreziana* A. Camus embryos, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 17–22.
- [36] Pichot C., El Maâtaoui M., Raddi S., Raddi P., Surrogate mother for endangered *Cupressus*, *Nature* 412 (2001) 39.
- [37] Plessas M.E., Strauss S.H., Allozyme differentiation among populations, stands, and cohorts in Monterey pine, *Can. J. For. Res.* 16 (1986) 1155–1164.
- [38] Prat D., Mating system in a clonal Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) seed orchard. II. Effective pollen dispersal, *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 213–222.
- [39] Raddi S., Sümer S., Genetic diversity in natural *Cupressus sempervirens* L. populations in Turkey, *Biochem. Syst. Ecol.* 27 (1999) 799–814.
- [40] Ritland K., Genetic differentiation, diversity and inbreeding in the mountain monkey flower (*Mimulus caespitosus*) of the Washington Cascades, *Can. J. Bot.* 67 (1989) 2017–2024.
- [41] Rushforth K., Adams R.P., Zhong M., Ma X.Q., Pandey R.N., Variation among *Cupressus* species from the eastern hemisphere based on Random Amplified Polymorphic DNAs (RAPDs), *Biochem. Syst. Ecol.* 31 (2003) 17–24.
- [42] Sagnard F., Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière : Étude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux, Thèse de doctorat en sciences, Université Aix-Marseille III, 2001, 212 p.
- [43] Schiller G., Korol L., Electrophoresis analysis of diversity within *Cupressus sempervirens* L., Growing in Israël, *Israël J. Pl. Sci.* 45 (1997) 1–8.
- [44] Sorensen F.C., Relationship between self-fertility, allocation of growth, and inbreeding depression in three coniferous species, *Evolution* 53 (1999) 417–25.
- [45] Swofford D.L., Selander R.B., BIOSYS-1, A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics, University of Illinois, Urbana, Illinois, 1989.
- [46] van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R., Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity, *Nature* 396 (1998) 69–72.
- [47] Wendel J.F., Weeden N.F., Visualization and interpretation of plant isozymes, in: Soltis D.E., Soltis P.S. (Eds.), *Isozymes in plant biology*, Chapman and Hall, London, 1989.
- [48] Yazdani R., Muona O., Rudin D., Szmíd A.E., Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed tree stand and naturally regenerated understorey, *For. Sci.* 31 (1985) 430–436.