



# THESE

PRESENTEE DEVANT

L'UNIVERSITE MOULOU MAMMARI DE TIZI-OUZOU  
EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE DOCTEUR D'ETAT EN  
SCIENCES AGRONOMIQUES

OPTION : ECOLOGIE FORESTIERE

PAR

**Fazia KROUCHI**

**Étude de la diversité de l'organisation reproductrice et de la structure génétique  
du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en peuplement naturel  
(Tala-guilef, Djurdjura nord – ouest, Algérie).**

devant le jury :

**Mme HARGAS Rosa** ; Professeur ; U.M.M.T.O.

**Mr DERRIDJ Arezki** ; Professeur ; U.M.M.T.O.

**Mr LEFEVRE François** ; Directeur de Recherches ; INRA d'Avignon, France

**Mr NEDJAH Abdallah** ; Directeur de Recherches ; I.N.R.F., Bainem, Alger

**Mme DAHMANI Malika** ; Professeur ; USTHB, Alger

**Mr BENTOUATI Abdallah** ; Maître de Conférences ; Université de Batna

**Présidente**

**Rapporteur**

**Co-rapporteur, invité**

**Examineur**

**Examinatrice**

**Examineur**

**Décembre 2010**

## Résumé :

Une étude de la diversité de l'organisation reproductive du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) et de sa structure génétique a été envisagée au niveau de la cédraie de Tala-guilef (versant nord-occidental du massif montagneux du Djurdjura).

- L'étude de la diversité de l'organisation reproductive a comporté un certain nombre de volets complémentaires qui sont : (1) le suivi interannuel de la floraison mâle et femelle d'arbres d'une même station ; (2) l'analyse quantitative et qualitative des productions mâle (chatons) et femelle (cônes) ; (3) l'analyse de l'efficacité de la production de graines à l'échelle du cône ; (4) l'étude de la variation morphologique de la graine (et de son aile) en relation avec la localisation des arbres dans la cédraie.

- L'étude de la structure génétique a concerné 107 arbres échantillonnés à l'intérieur de la cédraie sur un transect de 160 x 50m. Les marqueurs utilisés pour ce génotypage sont des microsatellites nucléaires (nSSR) et chloroplastiques (cpSSR) sur aiguilles. La circonférence des arbres génotypés varie de 50 à 715cm avec une moyenne de 295cm.

Les résultats indiquent une diversification des stratégies reproductives à l'échelle des arbres avec certains privilégiant la fonction de reproduction femelle et d'autres, celle de reproduction mâle malgré la monoécie de l'espèce ; l'existence de possibilités de flux polliniques entre arbres d'une même parcelle avec toutefois, quelques individus isolés phénologiquement des autres à l'échelle locale, mais dont la synchronisation avec d'autres arbres au-delà du périmètre prospecté est possible ; l'existence d'un risque d'autogamie du point de vue déroulement de la floraison que certains arbres éviteraient par une séparation des branches mâles et femelles sur le houppier, l'alternance des productions mâle et femelle ; ou le décalage intra-arbre entre la période de réceptivité femelle et de disponibilité du pollen.

L'examen de l'efficacité de la production grainière à l'échelle du cône indique que la plus grosse perte de bonnes graines est due aux structures non viables dites graines « aplaties » retrouvées dans la partie médiane du cône et qui sont pourvues d'un tégument lignifié mais dépourvues d'endosperme et d'embryon, alors que les pertes dues aux appendices ligneux retrouvés à la base et au sommet du cône d'une part, et aux graines vides d'autre part, y contribueraient de façon négligeable et relativement constante. La perte due au parasitisme par *Megastigmus pinsapinis* est pour sa part très négligeable.

L'étude de la morphologie de la graine a révélé l'existence d'une mosaïque de variation inter-arbres au sein des stations et une variation inter-stationnelle négligeable. Elle indique aussi des relations de type allométrique entre la dimension du cône et celle de ses graines et cela indépendamment du nombre de graines par cône.

L'analyse de la structure génétique a montré un niveau élevé de diversité génétique intra-population à l'intérieur d'un transect de 160x50m où des arbres distants de moins d'un mètre ne sont pas nécessairement identiques génétiquement, et où le recrutement de juvéniles au sein de taches de régénération de l'ordre de quelques mètres carrés, peut avoir lieu à partir de graines de parents génétiquement différents.

Les résultats fournis par cette étude indiquent que *Cedrus atlantica* constitue, au niveau de la forêt de Tala-guilef, une population relativement équilibrée en ce qui concerne son organisation reproductive et sa diversité génétique.

**Mots clef :** *Cedrus atlantica*, pollen, morphologie de la graine, phénologie de la floraison, efficacité de production de graines, reproduction, structure génétique, microsatellites, Tala-guilef.

## Summary:

A study of diversity in reproductive organization of Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) and its genetic structure were undertaken in the Cedrus forest of Tala-guilef (Djurdjura-north-westerner).

- The diversity of reproductive organization included a number of complementary aspects: (1) an inter-annual survey of flowering phenology of trees located within the same stand; (2) a quantitative and qualitative analysis of male (strobili) and female (cone) productions; (3) an analysis of seed efficiency within cone; (4) and a study of variation in seed morphology (size and weight) in connection with tree localization within the Cedrus forest.

- The study of genetic structure concerned 107 individuals sampled in a within continuous forest stand across a transect of 160x50m. The markers used for genotyping trees are nuclear (nSSR) and chloroplast (cpSSR) microsatellites on needles. Circumference of genotyped trees ranged between 50 and 715cm with an overall mean of 295cm.

The results indicate diversified reproductive strategies among trees with some of them favoring female reproduction and others male reproduction despite species monoecy; the possibility of pollen flow between trees within the same stand even there are some few individuals isolated from their neighbors but which may be synchronized with other trees outside the prospected area; the existence of inbreeding risk as indicated by the flowering phenology avoided by some trees through female and male branch separation on the crown and also by alternating female and male productions; another diversifying way consists in delayed female receptivity within tree.

Examination of seed efficiency at cone level indicated that loss of filled seeds is due mainly to the category of unviable structures called "flat seeds" which have a tegument but no endosperm and embryo, and occupying the median part of the cone; whereas loss to lignified appendices found at the base and tip of the cone and to normal-sized but empty seeds are constant and negligible. Loss to *Megastigmus pinsapinis* is negligible.

The study of seed morphology revealed a mosaic of inter-individual variation within stands and negligible inter-stand differences. It also indicated allometric relationships between cone and seed size independently of number of seeds per cone.

Analysis of genetic structure showed a high within population genetic diversity within a transect of 160x50m, where trees distant by less than 1m are not genetically similar and where regeneration patches of few meter square may be supplied with seeds from parents genetically distinct.

Results provided by this study indicate that *Cedrus atlantica* at Tala-guilef forest, constitute a population at a relative equilibrium regarding its reproductive organisation and level of genetic diversity.

**Keywords:** *Cedrus atlantica*, pollen, seed morphology, flowering phenology, seed efficiency, reproduction, genetic structure, microsatellites, Tala-guilef.

## Remerciements

Un travail de doctorat est une démarche où le candidat fournit un effort de recherche et d'investigation à travers lequel il donne une empreinte à sa démarche, mais c'est un travail qui aboutit grâce à la contribution de nombreuses personnes, qui sur le terrain, qui sur le plan administratif, qui par l'orientation scientifique, qui par l'encouragement et le soutien moral et qui par un soutien logistique. C'est à l'ensemble de toutes ces contributions que je dois la finalisation de ce travail.

Les travaux que nous présentons ici sont été entamés depuis les années 1992 et ont été interrompus sur le terrain pour des raisons conjoncturelles et durant ce laps de temps il m'a été donné l'occasion d'être reçue au niveau de laboratoires étrangers (Toulouse, Bordeaux, Avignon) grâce à l'humanisme, l'esprit de partage et l'ouverture scientifique des responsables des laboratoires à une époque où les portes d'accès aux algériens à l'étranger étaient limitées...

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Pr Derridj Arezki, Docteur en écologie forestière et enseignant à la Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques de l'Université Mouloud Mammeri de Tizi-ouzou qui n'a de cesse d'encourager ses étudiants et collègues, pour certains, en nous faisant profiter de l'estime et du respect dont il jouit auprès de personnalités scientifiques d'universités du bassin méditerranéen, en particulier la France, où il a introduit nombre d'entre nous.

C'est à Mr Derridj en effet, que je dois mes premiers contacts avec des laboratoires en dehors du territoire national. Je lui dois de m'avoir introduite auprès des responsables de différents laboratoires français (Pr Guy Durrieu à Toulouse, Mr Michel Arbez et Antoine Kremer à l'INRA de Bordeaux, et Mr Michel Bariteau à l'INRA d'Avignon). Depuis, mes contacts scientifiques se sont élargis mais ma reconnaissance et ma considération seront toujours grands envers ces personnalités et responsables scientifiques, à l'humanisme, et à l'esprit de partage indéniables, qui ont guidé mes premiers pas dans des structures scientifiques où j'ai appris des méthodes d'organisation que je ne connaissais pas jusque là et eu accès à des outils de travail non disponibles dans les laboratoires nationaux. Pour les mêmes raisons, ma pensée va aussi au Dr Martin Lascoux (Université d'Uppsala, Suède).

Mon séjour à l'INRA d'Avignon dans le cadre de la réalisation d'une partie de cette thèse a été financé par une bourse du gouvernement algérien. Je tiens donc à remercier les responsables administratifs hiérarchiques (à l'échelle de mon Université et du ministère de tutelle) comme les responsables des œuvres sociales du gouvernement français, ayant œuvré chacun en ce qui le concerne, pour me faire bénéficier de cette bourse.

Mon séjour à l'INRA d'Avignon a été enrichissant humainement et scientifiquement et je tiens à remercier chaleureusement tous les membres de l'équipe de l'unité de recherches forestières méditerranéennes pour la confiance, le respect et la collaboration scientifique dont j'ai bénéficié auprès d'eux.

Je remercie Mr le Pr Derridj collègue enseignant et en même temps encadreur de cette thèse pour m'avoir fait confiance sur le plan scientifique et m'avoir laissé la latitude de donner à ce travail une empreinte personnelle et de l'orienter en fonction de mes lectures sur les sujets abordés. Je remercie aussi mes collègues de l'INRA d'Avignon (F. Lefèvre, B. Fady et Ch. Pichot) pour m'avoir fait profiter d'un avis scientifique toutes les fois que je les ai sollicités. Mr François Lefèvre a accepté de codiriger ce travail, il a respecté mes approches et mon rythme d'avancement (rythme, qui, je dois le reconnaître, a été lent non par négligence de ma part, mais par souci de toujours rajouter des données pour envisager l'influence de l'année sur certains paramètres), je le remercie très chaleureusement pour sa confiance et sa disponibilité. Et j'espère que notre collaboration ira au delà de cette thèse.

Le travail de terrain en milieu forestier n'a pas toujours été facile. En dépit de la bonne volonté, le terrain a été souvent inaccessible pour des raisons conjoncturelles... et c'est à mes amis et collègues Mahdi Moussa et Laouari Said, gardes forestiers au Parc National du Djurdjura, que je dois d'avoir eu du matériel biologique quand moi-même je ne pouvais accéder à la forêt. Chers amis soyez assurés de ma profonde gratitude.

Je tiens aussi à remercier les autres collègues de ce Parc National, ceux de la direction, mais aussi les responsables d'antenne de Tala-guilef successivement, Mr Abderahmani Said et Mr Madhi Abdelaziz pour avoir autorisé les gardes forestiers sous leur autorité administrative à m'accompagner sur le terrain. Un grand merci aussi à mon collègue Alileche Ahmed, ingénieur au Parc National du Djurdjura, pour m'avoir servi de relais auprès des villageois de la périphérie de Tala-guilef toutes les fois que j'ai formulé le souhait de louer un taxieur de confiance pour le transport sur terrain. Un grand merci aux gardes forestiers de l'antenne de Tala-guilef et de Tikjda en particulier Mr Kaci et Mr Laidani Akli.

Je remercie Mr Abed Mohand (technicien supérieur en arboriculture) du village des Ait-ouabanes) et Messaoud Bensidhoum (étudiant en magistère) du village de Darna pour m'avoir aidée à sillonner la forêt des Ait-ouabanes.

Mes étudiants en mémoire d'ingénieur pour l'année académique 2008-2009 en l'occurrence, Bouzegza Said, Kahlouche Lamia, Halit Zahir et Bessadi Ouarda, ont été sur le terrain plus que des étudiants mais des partenaires de travail. Leur volonté d'apprendre et leur disponibilité à aller sur le terrain nous ont permis de faire ensemble plus de 20 sorties au niveau du massif forestier du Djurdjura. Grâce à leur présence à mes cotés j'ai pu prendre le temps d'observer, dans le détail, des aspects phénologiques sur lesquels il m'aurait été difficile de m'attarder si j'étais seule sur le terrain. Les données que nous avons collectées ensemble m'ont permis de vérifier certains aspects de la phénologie de la floraison du cèdre. Ces étudiants ont engrangé sur le terrain un maximum d'explications que je pouvais leur donner, qu'ils transmettront à leur tour aux générations suivantes. Qu'ils soient assurés de mes encouragements, de ma disponibilité et de ma considération.

Mme le Pr Hargas Rosa, Mme le Pr Dahmani Malika., Mr le Dr Nedjahi Abdallah. ; et Mr le Dr Bentouati Abdallah ont bien voulu siéger au jury d'examen. Je leur exprime ma sincère gratitude pour avoir accepté de consacrer de leur temps et de me faire profiter de leur savoir et de leur expérience pour donner chacun un avis sur la démarche scientifique adoptée et sur l'interprétation des résultats auxquels nous sommes parvenus.

Je remercie mon chef de département Mr Madiou Hamid, et son adjoint Mr Larbi Amine qui, par leurs qualités humaines (sagesse, équité, et disponibilité) ont contribué à créer une bonne ambiance de travail pédagogique. Je remercie l'équipe de la post-graduation de notre faculté (le Pr Mati et son adjoint Mr Talbi) pour s'être occupés de mes réinscriptions parce que personnellement, je ne suis pas encline à m'en occuper de par moi-même. Que de fois je me suis faite relancer dans ce sens !

Je remercie, sans toutes les nommer, toutes les personnes, qui m'ont aidée sous une forme ou une autre.

## Listes des illustrations par chapitre

	Page
<b>Chapitre I : Aperçu sur le cèdre</b>	
<b>Liste des figures :</b>	
<b>Fig.1 :</b> Cycle de reproduction du cèdre de l'Atlas selon Derridj (1990)	8
<b>Fig.2 :</b> Projection de quelques stations du cèdre sur le climagramme d'Emberger selon Derridj (1990)	12
<b>Liste des planches :</b>	
<b>Planche1 :</b> Représentation de quelques organes végétatifs et reproducteurs et de quelques processus physiologiques et de régénération du cèdre	6
<b>Chapitre II: Aperçu sur la région d'étude</b>	
<b>Liste des figures :</b>	
<b>Fig. 1 :</b> Carte de localisation de la région de Tala-guilef	22
<b>Fig. 2 :</b> Coupe topographique dans la région de Tala-guilef	22
<b>Liste des annexes :</b>	
<b>Annexe IIa:</b> Valeurs des précipitations mensuelles extrapolées à Tala-guilef à partir des valeurs obtenues aux Ait-ouabanes sur 20 ans (1990-2009).	
<b>Annexe IIb:</b> Régime saisonnier des précipitations à Tala-guilef sur la base des extrapolations à partir des Ait-ouabanes (période 1990-2009).	
<b>Annexe IIc:</b> Températures moyennes mensuelles enregistrées aux Ait-ouabanes sur 20 ans (1990-2009) et extrapolées pour Tala-guilef à différentes altitudes	
<b>Annexe IIId :</b> Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen à Tala-guilef	
<b>Annexe IIe :</b> Valeurs du quotient pluviothermique et bioclimat correspondant pour Tala-guilef à différentes altitudes	
<b>Aperçu méthodologique global</b>	
<b>Fig.1:</b> Vue globale de la forêt de cèdre et de chêne vert de Tala-guilef situant les points d'échantillonnage (ronds orangés, verts et bleus) de l'ensemble des années d'investigation (photo satellite google earth06).	31
<b>Chapitre III: Year and tree effect on reproductive organisation of <i>Cedrus atlantica</i> in a natural forest</b>	
<b>Liste des figures:</b>	
<b>Fig.1.</b> Distribution of the number of cones per tree each year within population 1 (the date of seed release is indicated), and distribution of the mean annual cone production over the 7 years.	36
<b>Fig.2.</b> Relationship between male and female fecundity parameters: number of male branches (averaged over 3 years) and number of cones (averaged over 7 years).	37
<b>Fig.3.</b> Correlation between tree circumference and fecundity parameters: number of cones (averaged over 7 years) and number of male branches (averaged over 3 years).	37
<b>Liste des tableaux:</b>	
<b>Table 1:</b> Analysis of variance of male and female fecundity parameters at tree level	35
<b>Table 2:</b> Spearman rank correlation between years within stand 1 for the number of cones per tree (total: total number of cones produced over the 7 years)	36
<b>Table 3:</b> Analysis of variance of cone and seed traits	37
<b>Chapitre IV: Factors affecting seed efficiency of <i>Cedrus atlantica</i> in a natural forest</b>	
<b>Liste des figures:</b>	
<b>Fig.1:</b> Variation of the number of filled seeds (a) and that of flat seeds (b) as a function the number of normal-sized seeds across years	51
<b>Liste des tableaux:</b>	
<b>Table 1:</b> Basic statistics for collection of 1992 and 1993	47
<b>Table 2:</b> Basic statistics for collection of 2006	47
<b>Table 3:</b> Basic statistics for collection of 2008	47
<b>Table 4:</b> F value significance for tested factors and % of variance explained by trees in variation of cone size and seed numbers	50
<b>Table 5:</b> Values of correlation coefficients between categories of seeds/cone over years	50
<b>Liste des planches:</b>	
<b>Planche 5:</b> Illustration of different categories of seeds in the cone (A) and contents of normal-sized seeds (B and C)	44
<b>Liste des annexes :</b>	
<b>Annexe IVa:</b> Projection of variables on the correlation circle (plan 1x2)	
<b>Annexe IVb :</b> Correlation matrix for seed numbers and cone size on mean values per tree (collection of 2008)	

**Chapitre V: Apport de la floraison à la connaissance de l'organisation reproductive du cèdre**

**Liste des figures :**

<b>Fig.1:</b> Quelques aspects de la floraison incluant le taux de survie des inflorescences, le rythme d'élongation des chatons et leur modalité de distribution sur le houppier	68
<b>Fig.2:</b> Distribution des arbres pour la réalisation de certains stades de la phénologie de la floraison en automne 1998 et 2000	71
<b>Fig.3:</b> Durée d'ouverture des inflorescences et de disponibilité du pollen selon les arbres en automne 1998 et 2000 au niveau de la station alticole	72

**Liste des planches :**

<b>Planche 2 :</b> Illustration de quelques étapes de la phénologie de la floraison du cèdre d'après nos observations <i>in situ</i>	65
<b>Planche 3 :</b> Quelques étapes de l'élongation des chatons mâles courant juillet et août et du dégagement progressif des inflorescences femelles courant septembre, ainsi qu'une illustration du parasitisme des chatons et de l'avortement progressif des cônelets femelles	66

**Chapitre VI: Within population variation of *Cedrus atlantica* seed traits at Tala-guilef**

**Liste des tableaux:**

<b>Table 1:</b> Basic statistics for seed and wing traits measured in 2002	91
<b>Table 2:</b> Basic statistics for seed and wing traits measured in 2006	91
<b>Table 3:</b> Basic statistics for seed and wing traits measured in 2008	91
<b>Table 4:</b> Mean values per range for seed traits in 2008	96
<b>Table 5:</b> Mean values per year for trees collected in two pairs of years in the lower and upper range	98
<b>Table 6a:</b> Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2002	99
<b>Table 6b:</b> Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2006	99
<b>Table 6c:</b> Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2008	99
<b>Table 7:</b> Pearson correlation coefficients between cone and seed traits calculated on mean values per tree in 2008	103
<b>Table 8:</b> Distribution of trees for the percent of <i>in situ</i> seedling emergence after 39 days	104
<b>Table 9:</b> Overall mean and range per tree for seedlings traits.	106

**Liste des figures:**

<b>Fig.1a:</b> Illustration of seed and wing size measurements.	89
<b>Fig.1b:</b> Illustration of inter-individual variation in seed size, wing size and shape.	89
<b>Fig. 2:</b> Distribution of trees for some cone and seed traits over years (and ranges).	92
<b>Fig. 3:</b> Graph showing the relative constancy in rank of trees for some seed traits across two years (2006 and 2008).	97
<b>Fig. 4:</b> Relationships between cone weight and corresponding seed size traits and number measured in 2006.	101
<b>Fig. 5:</b> Distribution of variables on the correlation circle	103
<b>Fig. 6:</b> PCA on mean values per tree for cone seed traits observed in 2008	104
<b>Fig.7:</b> Germination dynamics per tree and stand (collection of 2009)	106

**Liste des annexes:**

<b>Annexe Va:</b> Percent of variance explained by tree and cone-within tree for seed and wing traits in two years	
<b>Annexe Vb:</b> Analysis of variance on stand effect in 2008	
<b>Annexe Vc:</b> Cosinus square of individuals on the 6 first axes	

**Chapitre VII: Within population genetic structure of *Cedrus atlantica* at Tala-guilef**

**Liste des figures**

<b>Fig.1:</b> Localisation of the sampled transect within the Tala-guilef forest (Photo google earth)	115
<b>Fig.2:</b> Distribution of sampled trees for circumference.	115
<b>Fig.3:</b> A partial view of the sampled stand showing adults trees and regeneration patches	116

**Liste des tableaux:**

<b>Table1:</b> Distribution of individuals for circumference	117
<b>Table 2:</b> Values of genetic parameters for chloroplast microsatellites	118
<b>Table 3:</b> Values of haplotype diversity across subpopulations of trees	118
<b>Table 4:</b> Values of genetic parameters for nuclear microsatellites	119

**Liste des annexes :**

<b>Annexe VI:</b> Protocole d'extraction d'ADN sur des feuilles congelées	
---	--

# Table des matières

	Page
<b>Introduction</b>	1
<b>Chapitre I : Aperçu sur le cèdre</b>	3
1- Systématique du cèdre de l'Atlas .....	3
2- Caractères botaniques du cèdre de l'Atlas .....	3
3- Cycle de reproduction du cèdre de l'Atlas .....	7
4- Aire naturelle du cèdre de l'Atlas .....	9
5- Le cèdre de l'Atlas hors de son aire naturelle	11
6- Ecologie du cèdre de l'Atlas .....	11
6-1- Répartition en altitude .....	11
6-2 - Exigences climatiques .....	11
6-3- Substrat .....	13
6-4- Groupements végétaux du cèdre de l'Atlas .....	13
6-6- Associations mycorhiziennes .....	14
7- Ecophysiologie du cèdre .....	15
7-1- Débourrement végétatif et élongation du rameau .....	15
7-2- Comportement à la sécheresse .....	15
7-3- Capacité germinative des graines .....	15
8- Facteurs biotiques et abiotiques influençant la santé du cèdre .....	15
9- Apport des marqueurs génétiques à la connaissance de la variabilité et de l'histoire du cèdre .....	16
Références .....	17
<b>Chapitre II: Aperçu sur la région d'étude</b>	
1- Localisation de la cédraie d'étude .....	21
2 - Topographie et relief .....	21
3- Géologie .....	21
4- Végétation .....	21
5- Climat .....	25
5-1- Précipitations .....	25
5-1-1- Pluviométrie annuelle .....	25
5-1-2- Pluviométrie mensuelle .....	25
5-1- 3- Pluviométrie saisonnière .....	25
5-2 - Températures .....	25
5-2-1-Températures moyennes mensuelles .....	26
5-2-2- Amplitude thermique maximale annuelle .....	26
5-3- Autres facteurs climatiques .....	26
5-3-1- Enneigement .....	26
5-3-2- Brouillard .....	26
5-3-3- Humidité de l'air .....	26
5-3-4- Le vent .....	26
5-4- Synthèses climatiques .....	27
6- Sol .....	27
7- Conclusion .....	27
Références .....	28
<b>Aperçu méthodologique global</b>	27
1- Diversité de l'organisation reproductive .....	
1-1- Aspects abordés .....	29
1-2- Méthodologie appliquée .....	29
2- Etude de la structure génétique intra-population .....	30
<b>Chapitre III: Year and tree effect on reproductive organisation of <i>Cedrus atlantica</i> in a natural forest</b>	
1- Introduction .....	32
2- Material and methods .....	33
2-1- Study site .....	33
2-2- Female cone assessment .....	33
2-3- Male fecundity parameters .....	34
2- 4- Statistical analyses .....	34
3- Results .....	34
3-1- Female cone production .....	34

3-2- Cone and seed characteristics .....	35
3-3- Male strobili production .....	35
3-4- Male strobili weight and pollen viability .....	35
3-5- Correlation between male and female parameters .....	35
3-6- Correlation between fecundity and tree circumference .....	37
4- Discussion .....	38
References .....	39
<b>Chapitre IV: Factors affecting seed efficiency of <i>Cedrus atlantica</i> in a natural forest</b>	
1- Introduction .....	41
2- Material and methods .....	42
2-1- Study sites .....	42
2-1- Tree and cone sample size .....	43
2-2- Measured parameters .....	43
2-3- Statistical analyzes .....	45
3- Results .....	45
3-1- Cone size and weight .....	45
3-2- Total number of seeds per cone .....	46
3-3- Number of rudimentary structures per cone .....	48
3-4- Number of normal-sized seeds per cone .....	48
3-5- Number of flat seeds per cone .....	49
3-6- Number of filled seeds per cone .....	52
3-7- Seed efficiency .....	52
4- Discussion .....	53
5- Conclusion .....	59
References .....	59
<b>Chapitre V: Apport de la floraison à la connaissance de l'organisation reproductive du cèdre</b>	
1- Introduction .....	62
2- Matériel et Méthodes .....	63
2-1- Rythme d'accroissement et dimension des chatons mâles .....	64
2-2- Répartition des chatons mâles sur le houppier .....	64
2-3- Taux de survie des inflorescences femelles .....	64
2-4- Durée d'ouverture des inflorescences femelles et de disponibilité du pollen dans les chatons .....	67
3-Résultats .....	67
3-1- Rythme d'accroissement et dimensions des chatons .....	67
3-2- Répartition des chatons mâles sur le houppier .....	69
3-3-Taux de survie des inflorescences femelles .....	69
3-4- Dates de dégagement et de fermeture des inflorescences femelles .....	70
3-5- Date de début et de fin de dispersion du pollen .....	73
3-6- Durée de synchronisation entre la floraison mâle et femelle .....	73
4- Discussion .....	74
5- Conclusion .....	80
Références .....	81
<b>Chapitre VI: Within population variation of <i>Cedrus atlantica</i> seed traits at Tala-guilef</b>	
1- Introduction .....	84
2- Material and methods .....	85
2-1-Study sites and sample size .....	85
2-2- Measured parameters .....	87
2-3-Statistical analyses .....	88
3- Results .....	90
3-1-Overall means and range of variation between trees for cone and seed traits .....	90
3-2- Range of variation across stands (i.e. ranges) .....	96
3-3- Range of variation across years .....	96
3-4- Correlation between traits .....	98
3-5- Seed germination .....	105
4- Discussion .....	107
5- Conclusion .....	111
References .....	112
<b>Chapitre VII: Within population genetic structure of <i>Cedrus atlantica</i> at Tala-guilef</b>	

1-Introduction .....	114
2-Material and methods .....	114
2-1- Field sampling procedure .....	114
2-2- Laboratory procedure .....	117
2-2-1- DNA extraction .....	117
2-2-2- PCR reaction .....	117
2-2-3- Sequencing and gel revelation .....	117
2-2-4- Calculation of genetic parameters .....	118
3-Results .....	118
2-1- Chloroplast simple sequence repeat (cpSSR) gene diversity .....	118
2-2- Nuclear simple sequence repeats (nSSR) gene diversity .....	119
2-3- Genetic vs geographic distance between individuals .....	119
2-4- Inter-populations genetic structure .....	119
4-Discussion .....	120
References .....	121
<b>Conclusion et perspectives</b> .....	<b>123</b>
<b>Bibliographie</b> .....	<b>127</b>
<b>Annexes</b> .....	

# Introduction

## Introduction générale

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) est une essence des montagnes d'Afrique du Nord (Algérie et Maroc) qui suscite un intérêt grandissant pour ses nombreuses qualités forestières et ornementales: faible inflammabilité, rusticité, richesse écologique, bois de qualité supérieure à celle des pins méditerranéens, port remarquable et esthétique, attrait touristique en forêt de plaisance, etc. (Toth, 1980 ; Barriteau et Ferrandes, 1990).

La connaissance de l'étendue de la variabilité morphologique et génétique, mais aussi des stratégies reproductives des espèces forestières sont des outils d'aide à la décision dans le choix des populations à inclure dans les programmes de conservation des ressources génétiques forestières ; dans les stratégies de collecte du matériel génétique pour constituer des banques de semences ou de germplasm ; comme dans la gestion sylvicole de périmètres forestiers où en sus des critères sylvicoles classiques portant sur les seules dimensions des tiges et leur nombre, on pourrait aussi tenir compte de l'existence ou pas d'une structure génétique spatiale, et d'une éventuelle différence de fertilité mâle et femelle alors que classiquement, le choix des semenciers en forêt est basé sur le seul critère de la production grainière. Ainsi, la connaissance de l'étendue de la variation de paramètres morphologiques (dimensions des organes) et écophysiologicals (degré de dormance des graines) permettra de constituer des collections de matériel biologique dans lesquelles seront représentées les gammes de valeurs des caractères mise en évidence *in situ*.

Alors qu'un certain nombre de travaux (Toth, 1978 ; Derridj, 1990 et Illoul et *al.* 2004) ont été consacrés à l'étude de la production grainière du cèdre de l'Atlas, peu de travaux en revanche, ont envisagé une compréhension des phénomènes sous-jacents susceptibles d'expliquer la variation de la production grainière et de la qualité de la graine. La fluctuation inter - annuelle de la production de cônes a été bien soulignée par Toth (1978) chez le cèdre introduit en France, fluctuation caractérisée par l'alternance d'années de bonne production avec des années de faible production, alternance que l'auteur relie au facteur climatique. Les travaux sur la production grainière et la capacité de germination des graines menés par Derridj (1990) et Illoul et *al.* (2004) ont montré, en moyenne, une bonne aptitude des cédraies algériennes à fournir de la graine en bonne quantité et de bonne qualité (i.e. bonne capacité germinative). Toutefois, les données relatives à l'étendue de la variation inter-arbres au sein des cédraies manquent quand il s'agit d'envisager la dynamique de régénération de la cédraie (quels sont les arbres susceptibles d'y participer ? y participeraient-ils en tant que donneurs de pollen ; producteurs de graines ou les deux à la fois ? quels arbres sont susceptibles de participer aux cohortes de régénération observées certaines années ? les arbres installés en dehors du périmètre de la cédraie dense (dans les pelouses ou vers l'horizon inférieur de l'espèce) s'y installent – ils par hasard ou bien comme conséquence d'attributs particuliers (prédominance de leur production sur celle des autres, possession de graines à plus fort potentiel de dispersion?).

Notre présente contribution a pour objet d'apporter un certain nombre de réponses aux questions posées par l'analyse la diversité de l'organisation reproductrice de l'espèce et de sa structure génétique intra-population au niveau d'une cédraie septentrionale appartenant au versant nord - occidental du massif montagneux du Djurdjura. Elle vise à connaître si au sein de la cédraie tous les individus sont susceptibles de contribuer efficacement à la régénération ou si au contraire des différences inter-individuelles de fertilité résulteraient dans la réduction de la taille efficace de la population d'arbres.

La structure spatiale de la distribution des tiges du cèdre au niveau de la cédraie de Tala-guilef montre par endroits, une juxtaposition d'arbres de grande dimension visiblement plus âgés et d'arbres voisins plus jeunes, ce qui donne l'impression d'une mosaïque. Une telle mosaïque serait – elle le reflet d'une différence de fertilité entre arbres où certains d'entre eux seraient susceptibles d'engendrer la plus grande part du recrutement dans leur voisinage créant de ce fait une structure génétique spatiale?

Selon Lovett Doust (1989), parmi les composantes ayant un rapport avec les stratégies reproductives chez les plantes, il y a la fréquence et la durée des événements reproductifs durant le cycle de vie de ces plantes ; les patrons de fécondité selon l'âge et la taille ; l'arrangement et la qualité des structures sexuelles ; et la proportion dans laquelle sont distribuées les ressources à la production de gamètes et à la production d'embryons.

Le cèdre de l'Atlas est une espèce arborescente, itéropare et à longue durée de vie. Notre approche de ses stratégies reproductives se base sur une étude quantitative et qualitative des fonctions de reproduction mâle et femelle et des paramètres permettant de les comprendre, par exemple la taille de l'arbre. Cette approche comporte les parties suivantes :

**a-** Une étude de la phénologie de la floraison où nous nous sommes intéressés au déroulement des différentes phases de développement des chatons mâles et des cônelets femelles et évalué les possibilités de flux polliniques entre arbres ;

**b-** Une étude de l'importance de l'effort reproductif de l'arbre (nombre de cônes et de chatons mâles produits) en relation avec sa dimension (hauteur et circonférence) et l'effet de l'année ;

Chez la plupart des espèces l'importance de l'effort reproductif augmente avec la taille de l'individu (collectif d'auteurs in McGraw, 1989), mais certaines études ont montré que les différences de fertilité (importance des contributions mâles et femelles) sont d'ordre génétique (Linhart et *al.*, 1981) ; enfin, la structure de la population peut être modulée par une corrélation spatiale entre la dispersion des graines et l'établissement des plantules, et le potentiel reproductif des arbres (*sensu* Jenzen, 1970 in McCarthy et Quinn, 1988).

**c-** Une étude du succès reproductif, appréhendé par les biomasses des organes mâles et femelles (cônelets, cônes mûrs et chatons mâles), le nombre et le poids des graines portées à maturité, ainsi que les capacités germinatives du pollen et des graines.

Parmi ces paramètres, l'efficacité de la production de graines a fait l'objet d'un chapitre spécial où nous avons décomposé les différentes sources de pertes de graines dans le cône et analysé l'effet de l'arbre, de la station et de l'année sur l'importance de chaque type de perte.

En effet, aux différences inter-individuelles des productions au point de vue quantitatif peuvent s'ajouter des différences d'ordre qualitatif (Schlinschting et Devlin, 1992) ; le nombre et le poids des graines peuvent faire l'objet d'un ajustement par la plante (Lloyd, 1980), avec possibilité d'existence d'un compromis entre les deux paramètres (Gorchov, 1988 ; Mione et Anderson, 1992, etc.) ; les variations dans les germinations des graines reflèteraient des différences dans l'aptitude des plantes à engendrer une descendance (Hendrix, 1984) ; et de la capacité germinative du pollen (pourcentage et vitesse de germination) dépendra le niveau de compétition gamétophytique, donc l'efficacité de la fonction mâle.

**d-** Une étude des attributs de la graine et de son aile (qui est un outil de dispersion) ayant pour objet de nous renseigner si les individus établis actuellement dans les espaces libres de végétation arborée (i.e. pelouse) ou bien établis dans les marges inférieures de l'étage du cèdre faisant incursion dans la zone de végétation dévolue au chêne vert, ont des attributs particuliers (dimensions et formes des graines) qui expliqueraient leur présence à ces endroits, elle nous permettra de savoir s'il y a une variation intra-population de tels attributs ou si au contraire nous sommes en présence d'une distribution homogène de l'étendue de la variation en différents points de la cédraie.

**e-** Une analyse de la structure spatiale des génotypes a été aussi été envisagée au sein d'un échantillon d'arbres de l'intérieur de la cédraie, et ce en complément de l'étude de la diversité de l'organisation reproductrice de l'espèce. Car des différences de fertilité et un isolement reproductif entre arbres peuvent engendrer une structuration spatiale à une échelle assez fine de l'ordre de quelques dizaines de mètres. L'existence d'une telle structuration ou son inexistence, guidera les schémas de gestion des périmètres couverts par l'espèce quand il s'agit de prélever du bois, de réaliser des éclaircies ou de collecter du matériel végétal.

# Chapitre I :

## Aperçu sur le cèdre

## 1- Systématique du cèdre de l'Atlas

Le cèdre de l'Atlas a pour noms berbères Inguel ou Avaoual et pour noms arabes, Elarz ou Elmedad. Cette dernière appellation arabe viendrait du fait que les branches de l'espèce ploient sous le poids de la neige au lieu de se casser.

Le cèdre de l'Atlas répond à la systématique suivante :

- 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.

C'est l'une des quatre espèces du genre *Cedrus*. Les autres espèces sont: *C. libani* (cèdre du Liban); *C. brevifolia* (cèdre de Chypre) espèces de région méditerranéenne et *C. deodara* espèce himalayenne.

Derridj (1990) donne un aperçu de la distribution de ce genre (cf. carte 1).

## 2 - Caractères botaniques du cèdre de l'Atlas

### - L'arbre

Le cèdre de l'Atlas est un arbre de haute taille, dépassant souvent 50 m pour atteindre 60 m et ayant en moyenne 40 m dans les peuplements soit anciens en sol profond, soit serrés (Boudy, 1952).

Le diamètre du tronc prend souvent des formes considérables pouvant atteindre 1 m (Maire, 1952). Dans la région d'Azrou au Maroc, les arbres de plus de 8 m de tour ne sont pas rares (Boudy, 1952). Au Djurdjura, nous avons aussi repéré plusieurs dizaines d'individus de grande circonférence. A Chréa (Atlas blidéen), nous avons aussi repéré une dizaine d'individus de très grande circonférence.

Le port est droit et pyramidal, il prend une forme tabulaire en vieillissant (Boudy, 1952 ; Maire, 1952 ; Toth, 1970).

Le tronc est monopodial, orthotrope, à croissance rythmique. L'unité architecturale est caractérisée par cinq catégories d'axes végétatifs qui sont : le tronc, la branche, le rameau long, la ramille et le rameau court (Barthelemy et al. 1989 in Sabatier et Barthelemy, 1994).

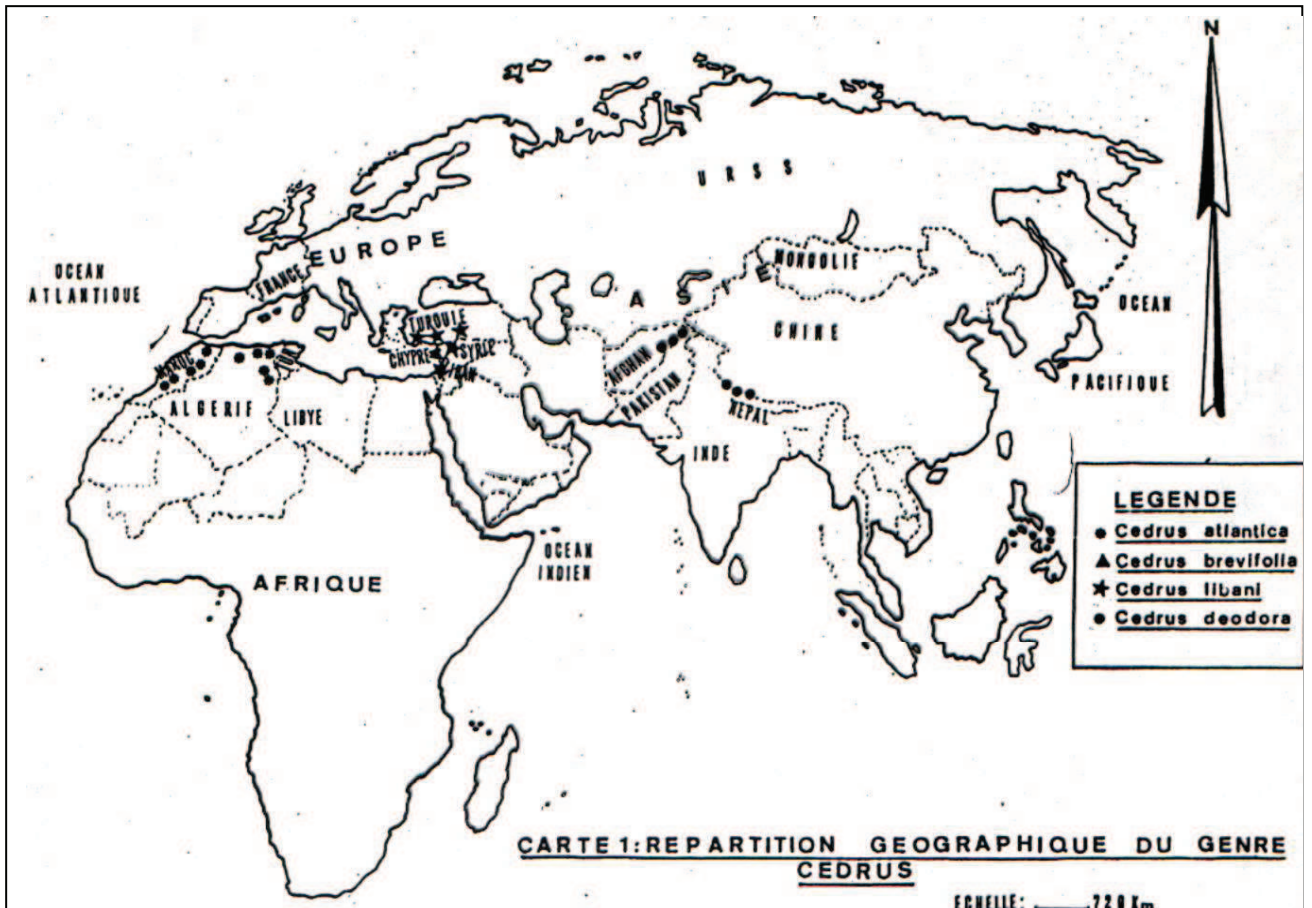
Le tronc et les branches constituent la charpente de l'arbre, tandis que les rameaux longs, les ramilles et les rameaux courts, ont d'avantage un rôle d'exploiter le milieu (Sabatier et Barthelemy, 1994).

Le fût ou le tronc du cèdre a des formes et des dimensions très variables selon les conditions écologiques. La cime est trapue quand l'arbre est isolé, et prend une forme tabulaire à un âge avancé. Les arbres ayant crû en massif serré, acquièrent au contraire, une forme élancée (Boudy, 1952). Sur les crêtes du massif du Djurdjura, nous avons observé que le vent et la neige induisent un port trapu chez les arbres et une hauteur qui n'est pas en rapport avec la circonférence. Par ailleurs, chez certains arbres isolés, la perte de la flèche terminale induit un processus de réitération où la flèche perdue est remplacée par un rameau secondaire avec pour corollaire une hauteur qui n'est en rapport avec le diamètre (i.e. corrélation linéaire moyenne). Le maintien de cette flèche nous permet de distinguer des individus en pleine phase de croissance par contraste avec des sujets âgés ayant un port tabulaire dans les mêmes conditions de milieu.

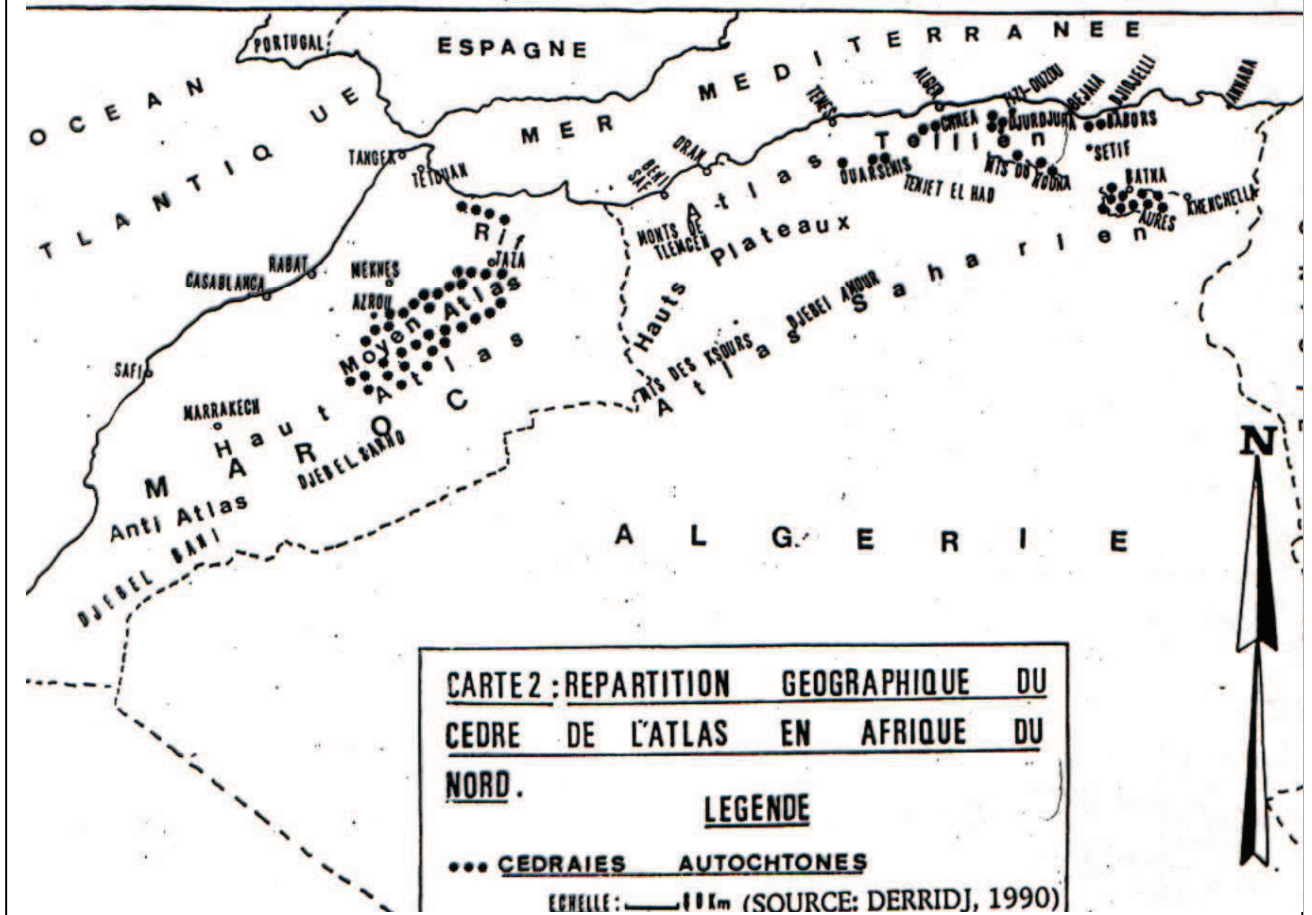
Le système racinaire est développé, mais rarement pivotant et la stabilité de l'arbre est assurée (Boudy, 1952). Les racines obliques sont très fortes, colonisent les sols profonds et humides (Toth, 1970).

### - L'écorce

Le tronc est recouvert d'une écorce lisse de couleur grise bientôt remplacée par un rhytidome brun noir, épais, fissuré et écailleux (Maire, 1952).



ECHELLE: 720 Km  
(SOURCE: DERRIDJ, 1990)



### **- Les aiguilles**

Elles sont isolées sur les jeunes rameaux longs fasciculés et en rosettes sur les rameaux courts latéraux. Elles sont toutes semblables, aciculaires, tétragones souvent un peu incurvées, aigues, portant les stomates sur les trois faces (Maire, 1952). D'après nos observations sur coupes transversales des aiguilles on peut voir que certaines ont 5 cotés mais d'inégale largeur.

La longueur des aiguilles est de 25 mm en général (Debazac, 1964). Elle est comprise entre 10 et 20 mm (Boudy, 1952). Chez des semis représentant les provenances algériennes du cèdre, la longueur des aiguilles est en moyenne de 11.93 mm selon Illoul et Moualek (1992) de 10.79mm selon Khris et Lounaci (1994) sur semis de 16 mois en plantation comparative de provenances (à Tagma, INRF de Yakouren, Tizi-ouzou) et de 13.92mm selon Bouzar et Loumi (1995) sur semis de 2 ans au sein de la même plantation.

La longueur de l'aiguille est en moyenne de 17mm à l'échelle de 30 sujets adultes de la cédraie de Tala-guilef et de 19.32mm à l'échelle d'un échantillon plus large de 79 arbres de la même cédraie (nos données).

Les aiguilles sont persistantes (Maire, 1952) et vivent trois ans (Boudy, 1952 in Derridj, 1990).

Les aiguilles sont portées isolement sur les rameaux longs dits auxiblastes et en rosettes par les rameaux dressés dits mésoblastes.

Nos observations indiquent que selon les arbres, le rameau qui porte les rosettes d'aiguilles peut être court ou long. Quand il est court, c'est qu'il est peu verticillé. Il en résulte une concentration d'aiguilles autour de la rosette donnant un aspect assez compact au feuillage sur le rameau horizontal support. Quand le rameau court support de la rosette d'aiguilles est long (i.e. comprenant une dizaine voire plus de verticilles) alors le rameau horizontal qui le sous-tend a un aspect plutôt frêle.

Le nombre de lignes de stomates est en moyenne est de 10.36 chez des semis de 16 mois en plantation comparative de provenances (à Tagma) ; de 12.64 chez les mêmes provenances à l'âge de 2 ans au sein de la même plantation ; de 9.86 chez des semis de 3 à 6 ans échantillonnés *in situ* à l'échelle des provenances algériennes du cèdre (Illoul et Moualek, 1992) ; de 10.84 à l'échelle de 30 sujets adultes de la cédraie de Tala-guilef, et de 8.39 à l'échelle de 79 arbres de cette même cédraie (nos données).

La couleur des aiguilles est verte ou glauque (Debazac, 1964 in Derridj, 1990), elle varie du vert bleuté au vert foncé selon les individus (Boudy, 1952 in Derridj, 1990).

Concernant l'aspect des aiguilles, D'après nos observations, certains arbres arborent plutôt l'un ou l'autre ton de couleur d'aiguilles (i.e. glauque ou vert). Toutefois, un examen détaillé des branches d'un même sujet laisse voir parfois les deux types de coloration sur les rameaux. Cette différence de couleur est en apparence due à l'apparition d'une pruine sur les aiguilles.

### **- Les organes reproducteurs**

Le cèdre est une espèce monoïque. Les organes mâles et femelles sont retrouvés sur un même arbre. Les organes mâles sont des chatons et les organes femelles sont des inflorescences qui se développent progressivement en cônelets puis en cônes. Nos observations sur terrain indiquent qu'en dépit de la monoïcie de l'espèce, on peut observer une dioïcie fonctionnelle chez les arbres dont certains tendent à être plutôt femelles et d'autres plutôt mâles.

Les chatons sont de forme cylindro-conique. Sur la base de 2203 représentant 45 arbres d'une même cédraie (Tala-guilef), leur poids frais est de 2.4g en moyenne, leur longueur de 31mm et leur largeur de 12mm et le rapport longueur sur largeur de 2.60 (Krouchi données non publiées).

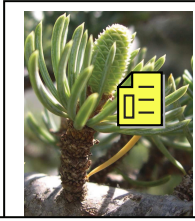
Les cônes ont 13 x 9 cm de dimension, ils sont solitaires, portés par un rameau court, ellipsoïdaux avec le sommet tronqué ou oblique, leurs squames sont très serrées formant une surface lisse (Maire, 1952).

Selon Derridj (1990) le poids du cône, à l'échelle des provenances algériennes, est en moyenne de 55.83g, sa longueur de 6.28cm et son diamètre de 5.17 cm.

En moyenne, le poids frais d'un cône mature récolté en automne représente environ celui du poids frais de 393 inflorescences réunies ou le poids frais de 50 chatons mâles réunis (Krouchi, 1995).

La graine est résineuse tendre (Toth, 1978). Elle comporte au moins une poche résinifère sur chaque coté. La rupture de cette poche entrave définitivement la germination de la graine. La partie libre de l'aile est plus longue que la graine elle même avec un rapport « longueur de l'aile/longueur de la graine » de l'ordre de 1.49 en moyenne à Tala-guilef.

Quelques stades de débourrement du cèdre montrant des bourgeons gonflés ayant rompu l'enveloppe protectrice et des aiguilles dégagées en début d'élongation.



Rameau court, dressé, inséré sur un rameau long horizontal.

Aiguilles de différentes longueurs selon les arbres.



Germination des graines sur boîte de Pétri.

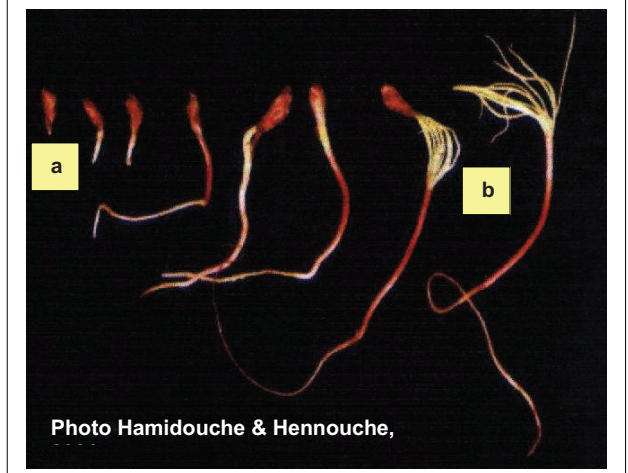
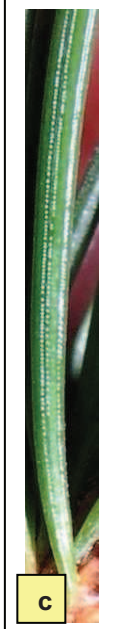
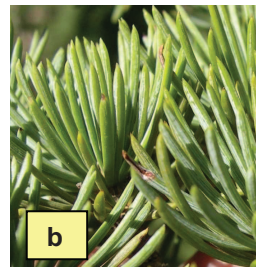
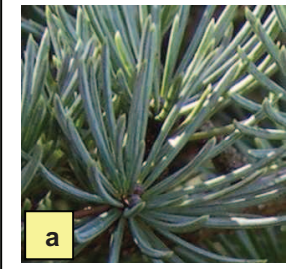
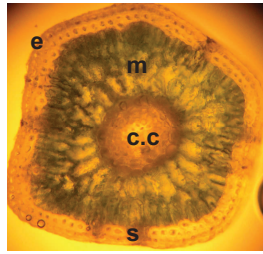


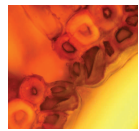
Photo Hamidouche & Hennouche,

Etapes successives de la germination de la graine de cèdre, depuis la percée du micropyle par la radicule (a) à la plantule au stade cotylédonaire (b).

Coupe anatomique d'une aiguille sans coloration : (e) : épiderme (m) : mesophylle ; (c.c.) : cylindre central (s) : stomate



(a) Aiguilles glauques ; (b) aiguilles vert vif ; (c) portion d'aiguille montrant des lignes de stomates.



détail du stomate

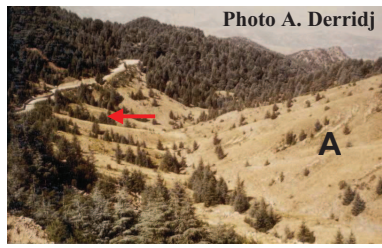


Photo A. Derridj

A



Photo M. Mahdi

B



Photo Krouchi

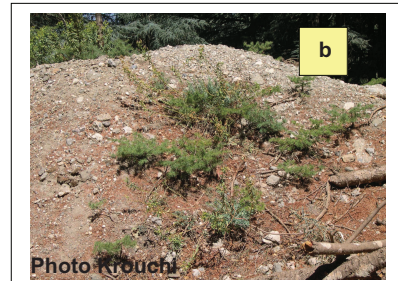


Photo Krouchi

Installation d'une régénération sur substrat meuble : (a) calcaire (Tigounatine, Tikjda), (b) : argileux (Tala-guilef).

Installation d'une régénération sur sol de déblaiement à Tala-guilef : (A) vue prise en 1985, (B) vue prise en 1997.

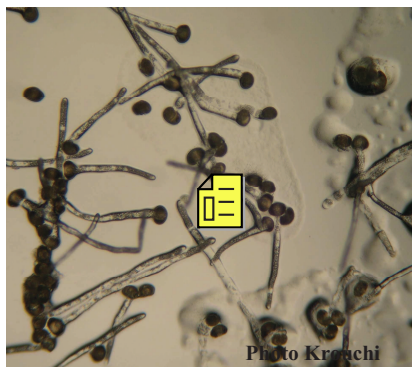


Photo Krouchi

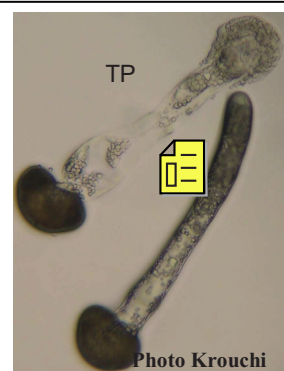
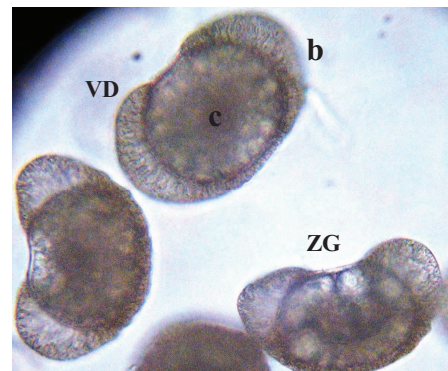


Photo Krouchi



Grains de pollen en vue distale (VD) et de profil (VP). (b) : ballonnet ; (c) : corps ; (ZG) : zone germinale.

Germination *in vitro* du pollen sur substrat solide (agar 2% et saccharose 5%). TP : tube pollinique.

**Planche 1** : Représentation de quelques organes végétatifs et reproducteurs et de quelques processus physiologiques et de régénération du cèdre.

Les moyennes de la longueur et de largeur des graines du cèdre de l'Atlas obtenues par Derridj (1990) sur des provenances algériennes et par Aidrous-Larbi (2007) sur les provenances marocaines sont de l'ordre de 12 mm pour la longueur et de 5mm pour la largeur.

Nos données pour Tala-guilef montrent que la graine de cèdre a, en moyenne, une longueur de 12mm, une largeur de 5mm et une épaisseur de 3mm.

Selon Derridj (1990) le grain de pollen du cèdre de l'Atlas, en vue de profil, a un corps long de 57.24µm et large de 47µm ; et des ballonnets larges de 42,24µm et hauts de 27µm. Cet auteur a aussi mesuré les dimensions des grains de pollen en vue distale que nous n'avons pas repris ici.

#### **- Longévité**

Elle est remarquable, et sa limite supérieure n'a pas encore été arrêtée. Elle dépasse certainement 600 à 700 ans. On lui attribue même 1000 ans et plus, ce qui est très possible (il y a des arbres de 12 à 15 m de tour). Le cèdre de l'Atlas donne des graines fertiles jusqu'à un âge avancé (Boudy, 1952 in Derridj,1990).

Au niveau de la cédraie de Tala-guilef (Djurdjura Nord-ouest), on trouve des cèdres de quelques mètres de tour, dits " cèdres millénaires ", qui continuent de fleurir et de fructifier.

### **3- Cycle de reproduction du cèdre de l'Atlas**

Le cycle de reproduction du cèdre de l'Atlas a été décrit en détail par Toth (1978) au niveau de la cédraie artificielle du sud de la France et confirmé par Derridj (1990) au niveau de l'aire naturelle de l'espèce. Cycle que nous confirmons aussi par nos observations pluri-annuelles sur le terrain.

Le cycle de reproduction du cèdre de l'Atlas dure deux ans (cf. fig.1): il commence par une initiation florale courant été de l'année (N), une pollinisation d'automne de la même année (N). Après la dormance hivernale, survient la fécondation durant l'année (N+1) qui s'accompagne d'une augmentation du poids du cônelet fécondé, qui acquiert sa maturité morphologique à la fin septembre de l'année (N+1). Quant à sa maturité physiologique, il ne va l'acquérir que tard dans la deuxième année (N+2). La désarticulation des cônes a lieu en automne de l'année (N+2), elle est favorisée par les pluies.

Les graines dispersées en automne séjournent au sol durant l'hiver et peuvent être recouvertes d'une couche de neige qui leur assure une sorte de stratification au froid humide les préparant à la germination au cours du printemps suivant.

Dans ce qui suit, nous reprenons la description du cours de la floraison mâle et femelle selon Krouchi (1995). La variabilité inter - individuelle de la phénologie de la floraison sera développée dans un chapitre à part.

#### **a- Evolution des chatons mâles**

Les premiers bourgeons mâles commencent à se différencier morphologiquement vers la fin juin. Chaque bourgeon, apparaît au milieu d'une rosette d'aiguilles insérées sur un rameau court. Il mesure quelques millimètres de longueur. La rupture de l'enveloppe qui le protège, laisse apparaître un petit chaton de couleur vert tendre, qui va évoluer courant juillet pour acquérir progressivement une plus grande taille. A la fin de son développement, il atteint dans le meilleur des cas 4 à 5 cm de long et 1cm de diamètre.

Au point de vue morphologique, le chaton mâle du cèdre est semblable aux chatons mâles des autres conifères, et consiste en un simple axe portant une série d'écailles comprimées dont chacune porte, attachés à sa partie supérieure, deux sacs polliniques contenant le pollen (Anonyme, 1983).

Quand le chaton est encore vert, il contient du pollen humide. A maturité, il prend une couleur marron et des fendillements latéraux le traversent par suite de l'allongement de son axe, et le pollen à présent sec et poudreux commence à être libéré, marquant le début d'anthèse qui intervient vers la mi-septembre chez les arbres les plus précoces.

#### **b- Evolution des inflorescences femelles**

L'apparition des inflorescences femelles a lieu vers la fin août chez les arbres les plus précoces.

L'inflorescence femelle apparaît solitaire au milieu d'une rosette d'aiguilles, sous forme d'un bourgeon gonflé dont l'extrémité ovale est plus claire que la base. La rupture de l'enveloppe protectrice laisse voir partiellement une inflorescence aux écailles tendres au toucher et de couleur verte. L'inflorescence s'allonge et se dégage progressivement pour atteindre des dimensions maximales la rendant totalement visible avec des écailles écartées d'un angle de 90° par rapport à son axe.



Cette inflorescence peut être décrite comme étant formée d'un axe sur lequel sont insérées des bractées en spirale. Chaque bractée, comporte à sa base une écaille ovulifère qui lui est reliée d'une part et à l'axe d'autre part. Cette écaille porte deux ovules sur sa face supérieure (Anonyme, 1983). Chaque écaille est une « fleur » composée de deux carpelles soudés, et l'ensemble des écailles forme le cônelet femelle (Toth, 1978).

Le stade de réceptivité maximale au pollen est indiqué par l'ouverture des écailles à des angles perpendiculaires à l'axe du cônelet (Toth, 1978 ; Cumins et Righter, 1948 *in* Fowler, 1964 ; Anonyme, 1983). Une fois ce stade dépassé, le cônelet femelle referme progressivement ses écailles. Cette fermeture intervient dès la troisième semaine de septembre chez les arbres les plus précoces mais peut se poursuivre courant octobre.

#### **4- Aire naturelle du cèdre de l'Atlas**

L'aire naturelle du cèdre est très morcelée (cf. carte 2).

Au Maroc où se trouve la grosse masse, on reconnaît deux blocs d'inégale importance, l'un dans le Rif occidental et central, l'autre dans le moyen et le Grand Atlas oriental (M'hirit, 1982).

En Algérie les massifs des cédraies sont très dispersés et beaucoup plus petits qu'au Maroc (Emberger, 1938 ; M'hirit, 1982).

Gausson (1967) distingue dans cette aire naturelle deux ensembles d'écologie différente :

##### **A - L'ensemble méridional adapté à une forte sécheresse d'été :**

Au Maroc, il est représenté par la cédraie du Haut Atlas, de Midelt, d'une étendue de 1.000 ha, qui occupe les massifs de l'Ayachi et du Masker, ainsi que les avants - monts précédant ce dernier, au nord et à l'ouest (Pujos, 1964 *in* Derridj, 1990).

En Algérie, cet ensemble est représenté par les cédraies des Aurès et du Hodna (cf. carte 3).

Les cédraies des Aurès couvrent 17450 ha, avec comme principaux massifs, le Belezma (8.100 ha) à l'Ouest ; le Chelia le Sgag, l'Aidel, etc., à l'Est (Abdessemed, 1981 *in* Derridj, 1990).

Les cédraies des monts du Hodna (8.000 ha) prolongent à l'ouest, les massifs des Aurès (cf. carte 3), elles sont réparties en cantons isolés (Maadid, Boutaleb et Guethiane). (Le Houerou et Claudin, 1975 *in* Derridj, 1990).

##### **B- L'ensemble septentrional dans l'Atlas Tellien humide:**

Au Maroc, la cédraie humide est représentée par 16.000 ha dans le Rif et le Tazzaca et 100.000 ha dans le Moyen Atlas (Pujos, 1964 *in* Derridj, 1990).

En Algérie, cet ensemble est représenté d'Est en Ouest par :

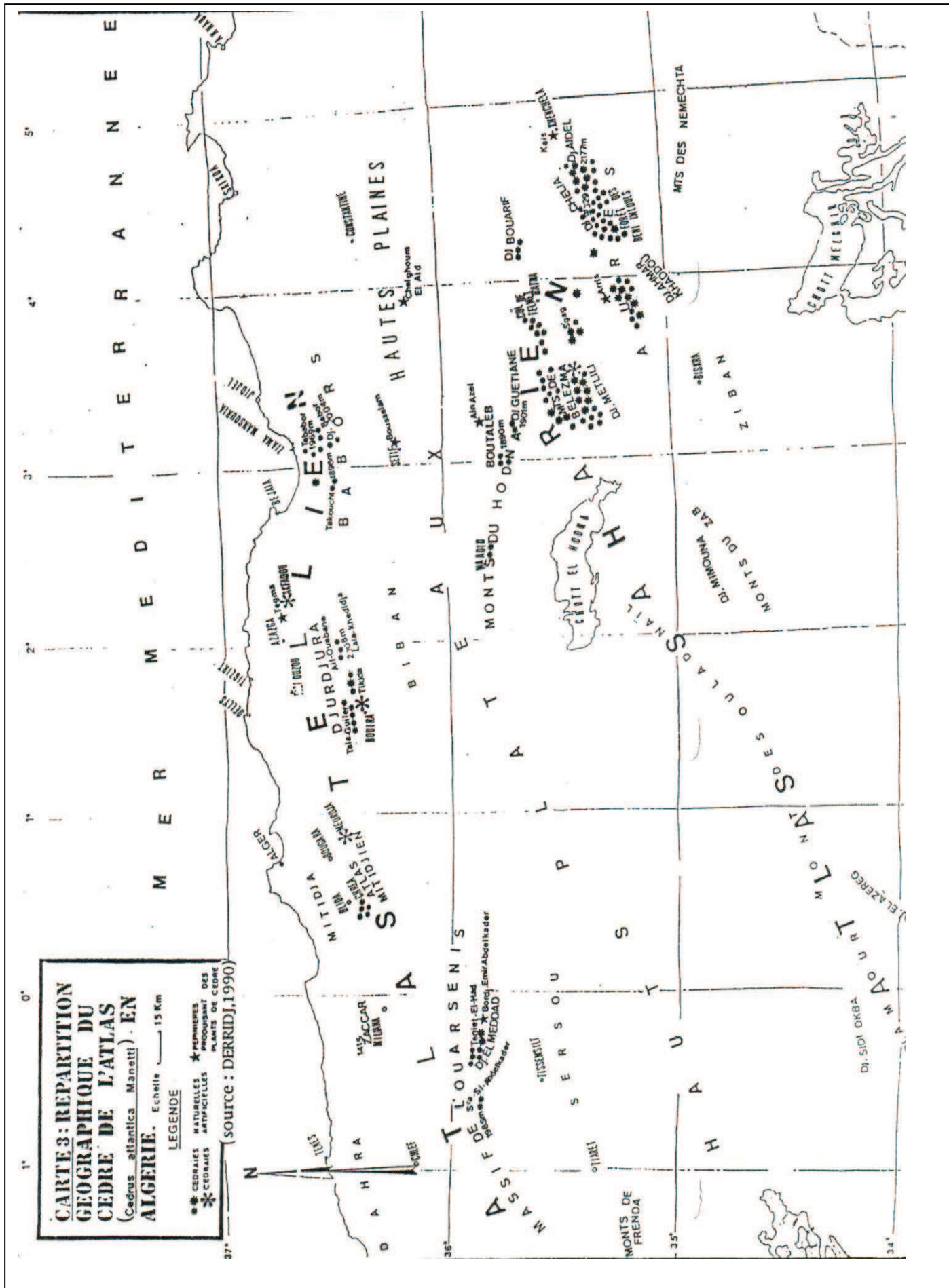
\* Les massifs des Babors et Tababors, avec 1.300 ha environ (Derridj, 1990);

\* Le massif du Djurdjura avec 2.000 ha (Pujos, 1964 *in* Derridj, 1990) regroupant la cédraie de Tala-Guilef sur le flan Nord-Ouest, celle des Ait-ouabanes sur le flan Nord - Est et enfin la cédraie de Tikjda sur le versant Sud.

\* La cédraie de l'Atlas Blidéen occupant environ 1.000 ha (Lapie et Maige, 1952 *in* Derridj, 1990);

\* Les cédraies de l'Ouarsenis réparties sur 1.500 ha à Teniet-El-Had et 150 ha à Sraa-Si-Abdelkader (Sari, 1975).

Au point de vue superficie, les cédraies Marocaines totaliseraient 116.000 ha dans le moyen et le grand Atlas oriental, et 15.000 ha dans le Rif occidental et central (M'hirit, 1982). Les cédraies algériennes occuperaient 29.000 ha (Boudy, 1952 *in* Derridj, 1990) ; voire seulement 23.000 ha (Anonyme, 1979 *in* Derridj, 1990). Toutefois, à notre avis, la superficie actuelle des cédraies demande à être réévaluée en détail pour chaque massif, car des facteurs anthropozoogènes ont contribué à réduire ou faire disparaître des pans de cédraie (cas de Tikjda, Djurdjura sud, après l'incendie de l'année 2000) alors que le relâchement de la pression anthropique ou la réalisation de travaux comme l'ouverture de routes ont favorisé l'installation d'une régénération sur sol de déblaiement (cas d'une partie de la cédraie de Tala-guilef, Djurdjura Nord-Ouest).



## 5 - Le cèdre de l'Atlas hors de son aire naturelle

Le cèdre de l'Atlas a été introduit hors de son aire naturelle dans divers pays:

En France, il a été introduit avec succès dans le Mont Ventoux où il prospère bien et se régénère facilement (Toth, 1980). Après le succès de cette introduction, l'espèce est abondamment utilisée dans les reboisements en zone méditerranéenne Française dans l'étage du chêne pubescent (Toth, 1980 ; Ferrandes, 1986).

Des études sur l'adaptation, la croissance, et la productivité de l'espèce, ont été engagées dans le cadre du programme d'amélioration des cèdres en France (Bariteau et Ferrandes, 1990). Des introductions de cette espèce dans d'autres pays comme l'Italie où selon Morandini et Mercuri (1990), des recherches ont été réalisées sur la régénération, la croissance, la production, l'effet de l'intensité des éclaircies, etc. et dans d'autres pays (Russie, Crimée, Caucase, Etats-unis selon M'herit, 1982. Mais la France demeure le pays où le cèdre bénéficie du plus grand intérêt et où il occupe de vastes étendues.

## 6 - Ecologie du cèdre de l'Atlas

### 6 - 1- Répartition en altitude

Le *Cedrus atlantica*, est situé essentiellement à l'étage montagnard méditerranéen (Quezel, 1976 et 1980 ; M'herit, 1982).

Emberger (1938) signale la variabilité des limites inférieures du cèdre en étroite dépendance avec l'humidité.

- Au Maroc, la limite inférieure du cèdre est de 1500 à 1600 m et sa limite supérieure va jusqu'à 2600 et 2800 m. Après 2800 m, il est toujours dominé par le genévrier thurifère (Boudy, 1952). Selon M'herit (1982), cette limite supérieure est de 2600 m à partir de laquelle, le cèdre se trouve sous forme d'individus isolés.

- En Algérie, le cèdre occupe partout le sommet des montagnes (Derridj, 1990):

\* Sur le versant Nord de l'Atlas Tellien, il commence à se montrer entre 1300 et 1400 m d'altitude (Emberger, 1938), quelques pieds isolés peuvent toutefois descendre dans les ravins jusqu'à 950 m d'altitude (Maire, 1926).

\* Sur le versant sud de l'Atlas Tellien et dans l'Aurès, il n'apparaît qu'à partir de 1400-1500 m d'altitude et il monte jusqu'à 2200m, c'est - à - dire jusqu'aux plus hautes altitudes de l'Algérie (Emberger, 1938).

Au Djurdjura, le cèdre débute à 1400 m sur le versant Nord et à 1600 m sur le versant sud (Lapie et Maige, 1914 in Derridj, 1990): A Tala-Guilef (versant Nord-Ouest du Djurdjura), la cédraie s'étend depuis 1.100 m environ dans les ravins, où les jeunes cèdres constituent de belles plages de rajeunissement, jusqu'au sommet du Pic des cèdres (1800 m), cependant c'est surtout au dessus de 1400-1500 m que la cédraie prend toute son individualité (Bouheraoua, 1993). Pour notre part, nous avons observé vers 1200m d'altitude, dans l'étage du chêne vert, des pieds de cèdre isolés et bien venants installés à la faveur de l'humidité des talwegs. Par ailleurs des images satellite du massif sur le web ([www. Google earth](http://www.google.com/earth)) montrent des pieds de cèdre isolés sur les sommets au-delà de 1900m.

### 6 - 2 - Exigences climatiques

- Le cèdre croit sous des températures moyennes annuelles comprises entre 8 et 14°C (Boudy, 1950 et Pujos, 1964 in Derridj, 1990; Toth, 1980). Les valeurs estimées par Derridj (1990) sur l'ensemble des cédraies Algériennes s'encartent dans cet intervalle.

- Le cèdre résiste à -25°C en atmosphère sèche (Gaussen, 1967), il vit dans ses pays d'origine avec des extrêmes absolus de - 25°C et + 35°C (Putod, 1979).

- Le cèdre reçoit dans ses pays d'origine des lames de pluies annuelles comprises entre 450 et 1500 mm (Putod, 1979). A l'échelle des cédraies algériennes, en se basant sur la méthode d'extrapolation, Derridj (1990) a estimé des tranches de pluies annuelles bien supérieures:

- Aurès et Hodna: 720 à 770 mm / an ;

- Djurdjura méridional, Ouarsenis, Chréa et Meurdja: 1126 à 1420 mm / an ;

- Babors et Djurdjura septentrional: 1600 à 2100 mm / an.

Toutefois, la répartition des pluies est irrégulière, de sorte que la saison la plus arrosée est l'hiver, et la plus sèche est l'été, comme le note Quezel (1976) pour les forêts de cèdre du pourtour méditerranéen qui subissent un climat caractérisé par une sécheresse estivale de 1 à 3 mois.

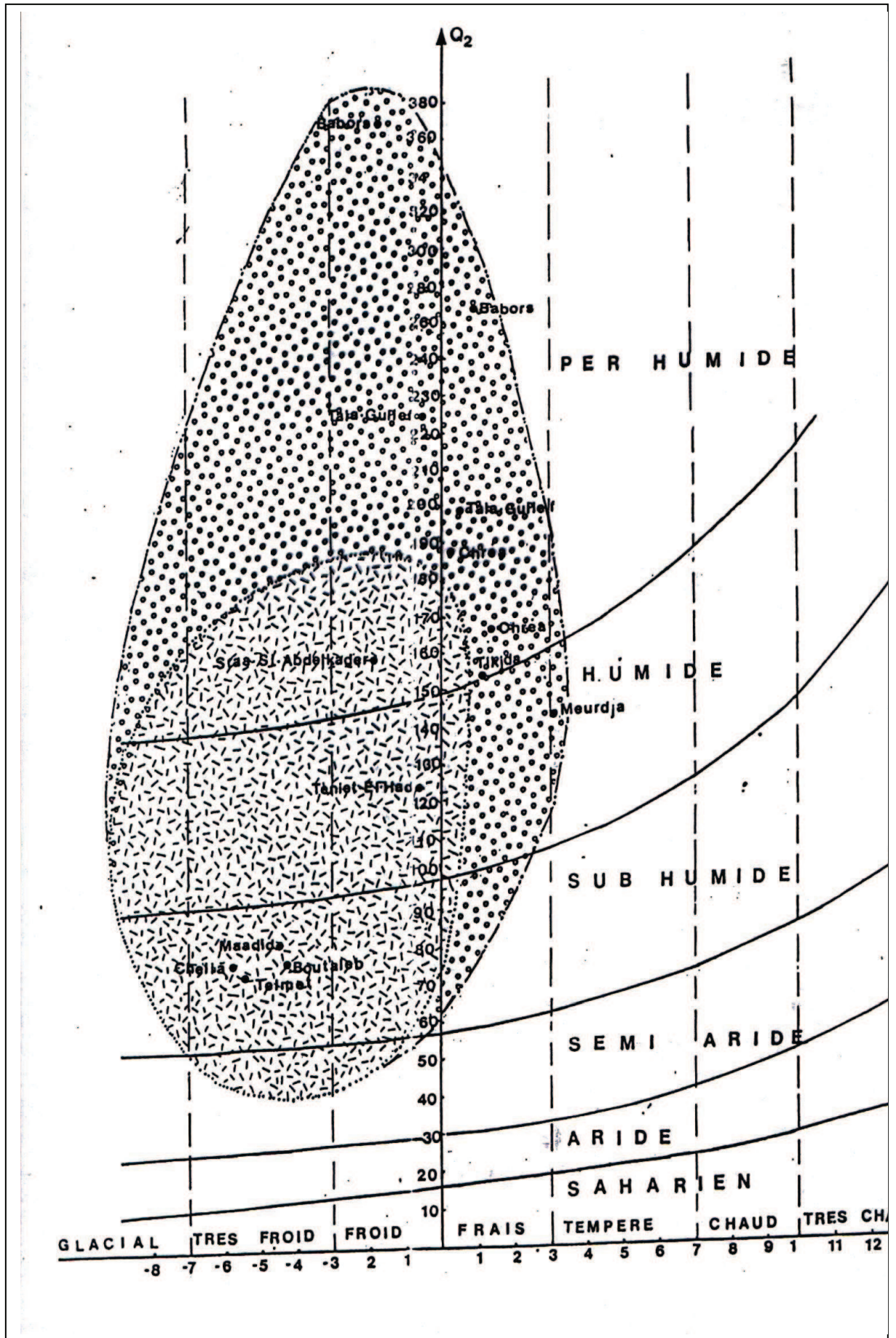


Fig. 2: Projection de quelques stations du cèdre sur le climagramme d'Emberger selon Derridj (1990).

- Le cèdre de l'Atlas s'accommode de climats très différents: montagnes littorales humides (Rif Marocain); montagnes continentales sèches (Aurès), et montagnes continentales humides (Moyen Atlas Marocain) (Boudy, 1952), mais son optimum est le climat méditerranéen humide et froid (Boudy, 1952; Quezel, 1976).

En Algérie, les cédraies de l'Atlas Saharien (Hodna, Aurès), s'inscrivent dans l'étage bioclimatique sub-humide froid et très froid, alors que les cédraies de l'Atlas Tellien s'inscrivent dans l'étage humide voire per-humide frais et froid (cf. fig.2). Ces dernières bénéficient d'un climat plus humide et plus doux que celui des cédraies méridionales en raison de leur proximité de la mer (Le Houerou et al. 1977 ; Abdessemed, 1984 in Meddour, 1994 ; M'hirit, 1982).

### 6-3- Substrat

Les cédraies circum-méditerranéennes sont d'une façon générale, localisées sur substrats calcaires (Quezel, 1980).

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. Les neuf dixièmes (9/10<sup>ème</sup>) des cédraies algériennes se localisent sur les formations siliceuses et en bien moindre proportion sur les calcaires du Crétacé (Boudy, 1950 in Derridj, 1990).

Au Djurdjura bien que la plus grande partie de la zone du cèdre soit constituée par les Calcaires du Lias (Flandrin, 1952), c'est sur Grès et Poudingues que Lapie (1909) a signalé les cédraies les mieux conservées du massif, en l'occurrence la cédraie des Ait-ouabanes et celle de Draa-Inguel à Tala-Guilef.

Guinier (1943) in Derridj (1990), a décrit les cédraies du Djurdjura en fonction du substrat et a noté les passages entre la cédraie dense sur grès rouges ; la cédraie claire sur les poudingues minces ; la cédraie dégradée, composée d'arbres morts ou mourants, et le déboisement total sur calcaire pur.

Le cèdre n'a pas d'exigences particulières pour le sol, mais ne vient pas dans les sols tourbeux ou humides (Gausson, 1967). Il redoute les sols mal drainés, asphyxiants, mouilleux, et la texture argileuse lui est défavorable (Toth, 1971). Sa croissance est sensiblement meilleure lorsque les fissures de la roche mère sont abondantes et profondes (Putod, 1979).

Le cèdre de l'Atlas couvre un éventail varié de sols. Il peut s'accommoder même de sols peu évolués qu'il continue à améliorer (Putod, 1979).

Sous le cèdre de l'Atlas, l'humus est de bonne qualité (Putod, 1979). Sous la futaie de cèdre à Tala-Guilef, l'humus est abondant et sec, recouvert d'un feutrage serré d'aiguilles tombées (Lapie, 1909). Toujours à Tala-Guilef, Bensaad et Bellahcene (1989) ont décrit un sol brun acide sous cédraie à *Ilex aquifolium* et un ranker de pente sous cédraie à *Genista tricuspidata*.

Au Nord-Est du massif du Djurdjura (forêt des ait-ouabanes), Mouas (1989) a décrit un sol brun fersialitique sous cédraie dense ; un sol brun calcique sous cédraie composite et un sol peu évolué d'apport sous cédraie dégradée.

Donc sous les cédraies fermées les sols sont bruns humifères. Quezel (1976) mentionne qu'en général, sous cédraies humides, le sol est épais et humifère.

En certains points de la cédraie de Tala-guilef, le facteur pente aidant, une partie du sol humifère est déplacée voire emportée dans le sens de la pente par suite du piétinement par le bétail, de l'ouverture de pistes forestières, ou de leur élargissement.

### 6-4- Groupements végétaux du cèdre de l'Atlas

Les cèdres dans le pourtour méditerranéen, forment aussi bien des forêts humides, où ils sont en mélange avec des espèces caducifoliées comme *Q. faginea* en Afrique du Nord ; avec un cortège floristique riche en espèces sylvatiques significatives, que des cédraies sub-humides où par exemple en Afrique du Nord sont présents, *Q. ilex* et *J. thurifera* (Quezel, 1976).

En Afrique du Nord, le cèdre est partout plus au moins associé au chêne vert, *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, à des chênes à feuilles caduques, *Sorbus torminalis* et *Sorbus aria*, *Rhamnus alpina*, *Crateagus laciniata*, *Cotoneaster fontanesii*, etc. (Emberger, 1938).

\* En Algérie, Maire (1926) a décrit une association du cèdre avec deux (02) faciès: la cédraie mixte et la cédraie pure :

\*\* La cédraie pure se développe surtout sur les sols peu profonds. Elle est assez bien représentée sur quelques points de l'Atlas Blidéen. La strate arborescente est formée de cèdre pur, avec un sous-bois formé de quelques rares *Q. ilex* buissonnants, *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, *Genista tricuspida*, *Berberis hispanica*, *Rosa agrestis*, *R. canina*. Il n'y a pas de lianes. La strate herbacée est constituée surtout par *Bunium alpina*, *Ptychotis atlantica*, *Rumex tuberosus*, *Silene atlantica*, *Balansaea glaberrima*, *Viola mumbyana*, *Geranium malviflorum*, *Ranunculus rupester*, *Luzula graeca*.

La dégradation de cette cédraie aboutit à la formation de pelouses pseudo-alpines couvertes d'un gazon abondant de *Festuca atlantica*, *Poa bulbosa*, parsemé de buissons bas de *Bupleurum spinosum* dans les parties les plus rocailleuses.

\*\* La cédraie mixte se développe surtout dans les sols profonds des montagnes bien arrosées. Elle est typique dans les montagnes des Ait-ouabanes (Djurdjura nord-oriental). La strate arborescente est formée de *C. atlantica*, de *Q. lusitanica* var. *mirbeckii*, de *Sorbus aria*, de *Acer opulifolium*, de *Prunus avium* et de *Ilex aquifolium* (Lapie, 1909 ; Maire, 1926). Sur le versant sud du Djurdjura, Tafer et Zergane (1994) ont trouvé une similitude floristique de la cédraie du Djebel Taouielt avec celle des Ait-ouabanes.

La dégradation de la cédraie mixte permet un développement abondant de broussailles de la strate frutescente, et une dégradation plus complète, amène la formation de pelouses pseudo-alpines à *Festuca atlantica*, *B. spinosum*, etc. (Maire, 1926).

Il y a lieu de noter qu'en sus des travaux d'auteurs Français ayant décrit les groupements des cédraies nord africaines, des chercheurs marocains (notamment Benabid) et algériens ont étudié ces groupements.

En Algérie, un certain nombre de travaux ont été consacrés à la dynamique de la cédraie ; à la syntaxonomie de ses groupements et aux facteurs écologiques déterminant ses groupements écologiques (phytoécologie). Parmi ces travaux, il y a ceux de Abdessamed (1981) aux Aurès ; de Meddour (1994) à Chréa, de Mediouni et Yahi (1994) aux Ait-ouabanes (Djurdjura Nord-Est), de Tafer et Zergane (1994) à Tikjda, de Mestar (1995) à Tala-guilef (Djurdjura Nord-Ouest) et de Yahi-Guenafdi (2007) à l'échelle de plusieurs cédraies algériennes.

A titre indicatif, sur le plan phytosociologique, dans les cédraies des Aurès, Abdesmed (1981) a défini une alliance « *Lamio numidicae-Cedrion atlanticae* ».

Dans la cédraie de Chréa, Meddour (1994) sans remettre en cause la syntaxonomie des unités supérieures, a décrit une nouvelle association « *Bunio alpinae-cedretum atlanticae* » dans laquelle il a décrit deux sous-associations : sous-association *taxetosum baccatae* et sous-association *juniperetosum oxycedri*.

Sur le plan phytoécologique, au niveau de la cédraie de Tala-guilef (Djurdjura, nord-ouest), Mestar (1995) a combiné entre la photo-interprétation, la climatologie et les relevés de végétation, pour dresser une carte physiologique et structurale détaillée des groupements du cèdre en tenant compte de l'orientation (adret, ubac), de l'altitude, du type de couvert végétal (cédraie pure, cédraie mixte), de sa densité, de sa hauteur, etc.

Sur le plan phytodynamique, Mediouni et Yahi (1994) ont proposé des voies de réinstallation de la cédraie des Ait-Ouabanes (Djurdjura) comportant des successions primaires sur substrat meuble ou lithologique où intervient *Juniperus communis* et une succession secondaire pyrophytique où interviennent le chêne vert et le Diss.

Yahi- Guenafdi (2007) a souligné l'importance de la continentalité et du facteur anthropique dans la détermination de la phytodynamique des cédraies algériennes.

Il convient de mentionner que selon la synthèse des caractéristiques phytosociologiques des formations à *Cedrus atlantica* faites par Quezel (1998), les cédraies algériennes de l'Atlas tellien s'encartent dans le *Paenio atlanticae - Cedrion atlanticae* et celles de l'Atlas saharien dans le *Lamio numidicae - Cedrion atlanticae*.

#### **6-5- Associations mycorrhiziennes**

Le cèdre de l'Atlas forme naturellement plusieurs types d'ectomycorhizes typiques, mais au stade pépinière, ses plants sont rarement ectomycorhizés même après des inoculations artificielles (Abourouh, 1994). Selon cet auteur, il y a deux facteurs responsables de cette mauvaise mycorrhization: la croissance rapide du système racinaire et sa richesse en composés phénoliques.

Les mycorhizes du cèdre en Algérie ont fait l'objet de travaux menés par Hocine et *al.* (1994) et Nezzar-Hocine et *al.* (1998). Ainsi, Hocine et *al.* (1994) ont rapporté l'existence de 20 types d'ectomycorhizes chez le cèdre de l'Atlas en peuplement naturel et plus de 50 espèces de champignons (carpophores). Selon ces auteurs, la mycorhization du cèdre peut être facilement contrôlée en tenant compte des particularités du développement racinaire notamment sa morphologie et selon Boukcim et *al.* (2005) l'architecture du système racinaire peut être fortement modulée par la disponibilité de l'azote.

Selon Boukcim et *al.* (2002) l'inoculation des semis du cèdre de l'Atlas par du mycélium d'*H. sinapizans* cultivé sur substrat solide a stimulé la biomasse de leurs parties aériennes et racinaires.

## **7- Ecophysiologie du cèdre**

### **7-1- Débourrement végétatif et élongation du rameau**

Contrairement à la floraison du cèdre de l'Atlas qui est plutôt automnale, le débourrement végétatif se fait, à la même période que pour d'autres espèces, c'est-à-dire au printemps, courant Mars-Avril. Nedjahi (1988) puis Kiouane (1988) ont suivi le débourrement du cèdre au niveau de la cédraie de Chréa, nous même avons fait un suivi sur 10 arbres adultes d'une même parcelle (cédraie naturelle de Tala-guilef). Les résultats de nos observations, indiquent un débourrement printanier ayant commencé dès la fin mars chez certains arbres et qui s'est étalé à fin Avril - début Mai, chez certains autres ; un rythme d'élongation du rameau de l'année identique à l'échelle des 10 arbres, avec toutefois des différences inter - arbres dans les longueurs finales des rameaux à la fin de la phase d'élongation (i.e. courant juillet).

### **7-2- Comportement à la sécheresse**

Selon Ducrey (1994), le cèdre de l'Atlas ne contrôle pas très efficacement ses pertes en eau et son adaptation à la sécheresse est due essentiellement à un enracinement vigoureux et profond.

Le cèdre de l'Atlas n'évite pas la sécheresse mais la tolère en supportant un certain déficit hydrique interne.

Ladjal (2001) a analysé le comportement écophysiologique de plants du cèdre de l'Atlas âgés de 3 ans obtenus à partir de graines récoltées au sein de la cédraie artificielle française et a conclu que cette espèce est adaptée à la sécheresse.

### **7-3- Capacité germinative des graines**

La graine de cèdre intacte et fraîchement récoltée et mise à germer dans les mois qui suivent sa récolte a une bonne faculté germinative.

Selon Derridj (1990) et Derridj et Krouchi (2002) la capacité germinative des graines de cèdre peut varier selon certains facteurs comme le poids de la graine, la date de récolte, la provenance, le séjour au froid sec (graines conservées dans les cônes), le froid humide, et le traitement hormonal (AIA et GA<sub>3</sub>). Toth (1978) a obtenu des taux de germination de 87 à 94% après respectivement 4 semaines et 6 semaines de stratification au bout de 21 jours à 20°C. Après une stratification de 48 heures, Illoul et *al.* (2004) ont obtenu, au bout de 21 jours, un taux de germination de 88% en moyenne à l'échelle des provenances algériennes.

Il y a lieu de noter qu'un séjour au froid humide de 48 heures suffit à lever la dormance des graines, ce qui représente une démarche plus économique et plus pratique pour les forestiers et pépiniéristes.

## **8- Facteurs biotiques et abiotiques influençant la santé du cèdre**

Divers insectes peuvent s'installer sur le cèdre (processionnaires, tordeuses et pucerons sur aiguilles, insectes xylophages, insectes séminivores). Un certain nombre de travaux ont été consacrés à l'étude de ces insectes parmi lesquels, Fabre (1994) et Fabre et *al.* (1999) au niveau des cédraies artificielles et naturelles, Mouna (1994) au niveau des cédraies marocaines, et Gachi (1994) pour les cédraies algériennes. En Algérie, les chercheurs de l'INRF font des missions dans les cédraies pour le suivi des attaques d'insectes sur le cèdre notamment au niveau des Aurès.

Dans sa synthèse de la microflore fongique retrouvée sur le cèdre en Algérie et en France, Lanier (1994) cite des parasites comme *Armillaria mellea* (parasite racinaire); *Lophodermium cedrinum* et *Trametes (Xanthochrous) pini* (agent du mjeje).

Durant le printemps 2010, une tordeuse a sévi en différents points de la cédraie de Tala-guilef. Puis en été c'était au tour de la processionnaire du cèdre *Thaumetopoea bonjeani* de sévir mais avec des foyers

concentrés sur les orientations chaudes. D'après les gardes forestiers de Tala-guilef, les attaques de la tordeuse sont rares (par exemple, c'est la première fois qu'elle a été vue en 17ans) alors que la processionnaire sévit chaque année).

D'après nos observations, les aiguilles du cèdre montrent aussi des décolorations partielles, elles sont rongées et desséchées sur leurs moitiés supérieures. Si en conditions normales chacune de ces composantes biocénologiques a une place dans l'écosystème, il n'en demeure pas moins que le cèdre peut pâtir de la conjugaison des agressions de différentes sources. Selon Bentouati et Bariteau (2006), le facteur principal de dépérissement du cèdre aux Aurès est le déficit hydrique résultant d'une sécheresse prononcée et persistante durant les 20 dernières années, mais d'autres facteurs secondaires interviennent par la suite, dès que les arbres présentent des signes d'affaiblissement (attaques d'insectes ou de champignons). A Tala-guilef le passage de la tordeuse au printemps 2010 suivi de celui de la processionnaire en été 2010 a défolié des cimes entières d'arbres qui n'ont pas produit de chatons mâles. La production de pollen peut aussi être compromise par la présence d'un insecte sur les chatons.

### 9- Apport des marqueurs génétiques à la connaissance de la variabilité et de l'histoire du cèdre

L'étude de la variabilité du cèdre à l'échelle du genre a été envisagée par des marqueurs morphologiques (aiguilles, cônes, pollen, etc.) puis par des marqueurs biochimiques (Panetsos et al. 1992, Scaltsoyiannes, 1999, Fady et al. 2000 et moléculaires : RAPD (Renau-Morata et al. 2005), cpSSR ou microsattélites chloroplastiques (Terrab et al. 2006), AFLP (Bou Dagher-Kharrat et al. 2007), ADN chloroplastique « cpDNA » et mitochondrial « mtDNA » (Qiao et al. 2007) et AFLP (Terrab et al. 2008).

La plupart des caractères morphologiques chez le cèdre sont fortement influencés par les facteurs de l'environnement (Bariteau et Ferrandes, 1992).

Selon l'étude de Panetsos et al., 1992 basée sur des marqueurs biochimiques (isoenzymes), le cèdre de l'Atlas et le cèdre du Liban sont proches et peu différenciés l'un de l'autre, mais se distinguent clairement du cèdre de l'Himalaya et de celui de Chypre. Toutefois, nous pensons que la validité de tels résultats peut être amoindrie du fait que le matériel biologique qu'ils ont analysé provient essentiellement d'arboreta.

Scaltsoyiannes (1999) a réparti un échantillon de 21 populations représentant les 4 espèces de cèdres communément admises (*C. atlantica*, *C. brevifolia*, *C. libani* et *C. deodara*) en cinq groupes où il a reconnu l'individualité de *Cedrus deodara* et de *Cedrus atlantica* comme espèces alors qu'il a suggéré la répartition des cèdres de la méditerranée orientale en trois sous-espèces : *Cedrus libani* ssp *libani* pour les populations Libanaises ; *Cedrus libani* ssp *stenocoma* pour les populations Turques et *Cedrus libani* ssp *brevifolia* pour la population de Chypre.

En concordance avec Scaltsoyiannes (1999), Fady et al. (2000) ont aussi mis en évidence l'étroite relation génétique existant entre les populations Turques de *C. libani* et *C. brevifolia* de Chypre.

A la suite de pollinisations contrôlées du cèdre de l'Atlas avec du pollen du cèdre du Liban et de Chypre, Fady et al. 2003, n'ont conclu à l'inexistence d'une forte barrière d'isolement reproductif entre ces espèces. Ils ont suggéré en conséquence, de considérer les 3 taxa méditerranéens comme des unités d'une seule espèce collective comprenant deux groupes régionaux : le moyen orient et l'Afrique du nord.

Bou Dagher-Kharrat et al. (2007) ont montré, à l'aide des AFLP, que *Cedrus deodara* constitue un pool de gènes distinct des cèdres méditerranéens. Et à l'intérieur des cèdres méditerranéens, ils ont distingué deux groupes: le premier renferme *Cedrus atlantica* et le second, renferme *Cedrus libani* et *Cedrus brevifolia*. Selon ces auteurs, en dépit de l'insularité et de la fragmentation de l'aire de *Cedrus brevifolia*, sa diversité est des plus élevées, ce qui indique qu'il n'est pas en situation de relique en déclin et qu'il aurait plutôt divergé récemment.

L'étude phylogénétique et biogéographique de Qiao et al. (2007) à l'échelle des quatre espèces du genre, indique que le cèdre de l'Himalaya a divergé en premier de l'ancêtre commun, puis ce fut au tour de l'espèce nord africaine de se séparer de l'ancêtre commun au *Cedrus libani* et au *C. brevifolia*. La divergence entre *C. atlantica* et le clade de Méditerranée orientale remonterait à environ  $23.49 \pm 3.55 - 18.81 \pm 1.25$  (millions d'années). Quant à la divergence entre *Cedrus libani* et *C. brevifolia* elle remonterait à environ  $7.83 \pm 2.79 - 6.56 \pm 1.20$  millions d'années.

Sur 8 populations marocaines de cèdre de l'Atlas et 5 plantations artificielles espagnoles de provenance marocaines de l'espèce, Renau-Morata et *al.* (2005) ont trouvé à l'aide des RAPD un même niveau de diversité parmi les plantations espagnoles comparativement aux populations naturelles. Ils ont aussi mis en évidence une discrimination des populations marocaines en deux groupes génétiquement distincts.

A l'échelle des populations nord-africaines du cèdre de l'Atlas (dont 3 populations algériennes : Tikjda au Djurdjura, Teniet-El-Had et Chelia et 8 populations marocaines) l'étude phylogéographique de Terrab et *al.* (2008), basée sur les marqueurs AFLP en combinaison avec les données fossiles (palynologie), a permis à ces auteurs de proposer une hypothèse selon laquelle le cèdre de l'Atlas aurait survécu au dernier maximum glaciaire au niveau de 3 refuges le long de la cote méditerranéenne (Rif et Atlas telliens central et oriental). Selon ces auteurs, le moyen Atlas qui est actuellement le noyau (ou le centre) de l'aire de distribution de l'espèce n'a été colonisé que récemment (<10.000 ans PB) alors que les populations de l'Atlas tellien et du Rif seraient les plus anciennes. Il est à noter qu'en se basant sur la dimension des grains de pollen des populations algériennes du cèdre, Derridj (1990) a lui aussi suggéré l'ancienneté des populations de l'Atlas tellien par rapport à celles de l'Atlas saharien.

Les travaux palynologiques de Benslama et *al.* (2010) dans la région d'El-Kala ont permis à ces auteurs d'émettre l'hypothèse de l'existence de refuges régionaux de cèdre sous un climat relativement clément. Ce qui va dans la même sens que les hypothèses formulées par Terrab et *al.* 2008. Ces derniers rapportent en effet, Ben Tiba et Reille (1982) et Salamani (1993) dont les études indiquent que le cèdre aurait eu des refuges glaciaires plus à l'est de son aire actuelle en Algérie et en Tunisie, refuges d'où il a disparu suite à la contraction de son aire durant l'holocène.

Pour ce qui est du niveau de diversité génétique mis en évidence chez le cèdre de l'Atlas par les différents travaux, Terrab et *al.* (2006) ont trouvé un niveau de différenciation génétique plus élevé que celui des autres études ayant utilisé les isoenzymes (Panetsos et *al.* 1992, Scaltsoyiannes, 1999, Lefèvre et *al.* 2004) et les RAPD (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.

## Références :

1. **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.
2. **Anonyme. 1983.** Reproduction of conifers: A handbook for cone crop assessment. Forestry Technical Report 31, Canadian Forestry Service p. 1- 46.
3. **Abed, D. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation du versant Sud de la réserve « clôturée » de Tala-guilef. Mémoire Ing. Agr. I.N.A., El-Harrach, Alger, 106 p.
4. **Aidrous-Larbi, N. 2007.** Variabilité géographique des dimensions de la graine de 3 espèces du genre *Cedrus*. Mémoire de Magistère Sci. Agr. Spécialité foresterie. I.N.A., El-Harrach, Alger. 107 pages.
5. **Bariteau, M. et Ferrandes, P. 1992.** Les cèdres. In « L'amélioration des plantes ». Gallais A., Bannerot H., INRA. Paris : 732 – 743.
6. **Bariteau, M. et Ferrandes, P. 1990.** L'amélioration des cèdres en France. In actes du Symposium International sur le cèdre. Antalya, Turquie. p. 366 - 379.
7. **Bariteau, M. ; Panetsos, K.P. ; M'hirit, O. et Scaltsoyiannes, A. 1999.** Variabilité génétique du cèdre de l'Atlas en comparaison avec les autres cèdres méditerranéens. For. Med. T.XX, n°4: 175-190.
8. **Bellahcene, O. et Bensaad, F. 1989 :** Contribution à l'étude des relations sol- végétation de la partie nord du Djurdjura : Tala-Guilef. Mém. Ing. Agr. Univ. Tizi-ouzou, 79 pages.
9. **Benslama, M ; Andrieu-Ponel, V. ; Guiter, F. ; Reille, M. ; de Beaulieu, J-L. ; Migliore, J. and Djamali, M. 2010.** Pollen analysis from two littoral marshes (Bourdim and Garaat El-Ouez) in the

- El-Kala wet complex (North-East Algeria). Lateglacial and Holocene history of Algerian vegetation. *C.R.Biologies* (2010), doi:10.1016/j.crvi.2010.08.002.
10. **Bentouati, A. et Bariteau, M. (2006).** Réflexions sur le dépérissement du Cèdre de l'Atlas des Aurès (Algérie). *Forêt médit.* Tome. XXVII, n° 4 :317-321.
  11. **Bou Dagher-Kharrat, M. ; Mariette S. ; Lefèvre, F. ; Fady, B. ; Grenier-Demarch, G. ; Plomion, C. et Savoure, A. 2006.** Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics & Genomes* 3: 275–285.
  12. **Bouheraoua, H. 1993.** Contribution à l'étude phytosociologique et phytodynamique des groupements végétaux de la forêt du Djurdjura (Tala-guilef, Djurdjura occidental). *Mémoire Ing. Agr. U.M.M.T.O.* 107 p.
  13. **Boukcim, H. ; Pagès, L. and Mousain, D. 2005.** Effects of local NO<sub>3</sub><sup>-</sup> or NH<sub>4</sub><sup>+</sup> supply on the root system architecture of *Cedrus atlantica*. *Journal of Plant Physiology* (163):1293 -1304.
  14. **Bouzar, H. et Loumi, T. 1995.** Exploration de l'intervariabilité chez *Cedrus atlantica* Manetti à Tagma (Yakouren, W. de Tizi-ouzou). *Biométrie et croissance au stade juvénile. Mém. Ing. Agronome, U.M.M.T.O. Tizi-ouzou.* 63p.
  15. **Debazac, E.F. 1977.** Manuel des conifères. Ed. Louis Jean Cap, 2<sup>ème</sup> édition. 172 p.
  16. **Derridj, A. 1990.** Etude des populations de *Cedrus atlantica* M. en Algérie. Thèse Doc. U.P.S. Toulouse. 288 p.
  17. **Derridj, A. and Krouchi, F. 2002.** Effects of various factors on germination of *Cedrus atlantica* M. seeds. *In Proceedings of the 2002 annual meeting of IUFRO 2.09.00. Research group for seed Physiology and Technology.* pp. 52-57.
  18. **Ducrey, M. 1994.** Adaptation du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) au climat méditerranéen: aspects écophysologiques 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.
  19. **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.
  20. **Emberger, L. 1971.** Travaux de botanique et d'écologie choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique. Ed. Masson et Cie : 520 p.
  21. **Fabre, J.P. 1994.** Etat actuel des connaissances sur les ravageurs originaires de l'aire naturelle des cèdres parvenus en France, colonisation par les insectes d'un nouvel écosystème forestier. *Ann. Rech. For. Maroc, (1994), T.(27),* 539-551.
  22. **Fabre, J.-P. ; Mouna, M. ; Du Merle, P. ; et Benhalima, S. 1999.** Le point sur certains ravageurs du cèdre de l'Atlas en Afrique du Nord, en France et en Europe. *Forêt Médit.* Vol. 20, n°4, pp. 203-218.
  23. **Fady, B., Bariteau M., Fallour, D., Giroud, E. and Lefèvre, F. 2000.** Isozyme gene markers and taxonomy of Mediterranean *Cedrus* species. *In Proceedings of the final conference of the European union joint Research project fair CT 95 – 0097 Mytilene:* 21 -26.
  24. **Fady, B.; Lefèvre F.; Reynaud M., Vendramin, G.G.; Bou Dagher-Kharrat, M.; Anzidei, M.; Pastorelli, R.; Savouré, A. and 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.
  25. **Fady, B. ; Lefèvre, F. ; Vendramin, G. G. ; Ambert, A. ; Regnier, C. et Bariteau, M. 2006.** Genetic consequences of past climate and human impact on eastern Mediterranean *Cedrus libani* forests. Implications for their conservation.
  26. **Ferrandes, P. 1986.** Amélioration génétique des arbres forestiers. *R.F.F. n°spécial* p. 139 -141.
  27. **Flandrin, J. 1952.** La chaîne du Djurdjura. Monographie régionale. 1<sup>ère</sup> série, Algérie, n°19, 49 pages + Carte géologique au 1/50.000.
  28. **Gachi, M. 1994.** Note sur la présence en Algérie de la processionnaire du cèdre: *Thaumetopoea bonjeani* Powell (*Lepidoptera; Thaumetopoeidae*). *Ann. Rech. For. Maroc, (1944), T.(27) :* 527-537.
  29. **Gaussen, H. 1955.** Les gymnospermes actuelles et fossiles : étude dendrologique des gymnospermes. *Trav. Lab. Forest. Toulouse, II (5).*
  30. **Gaussen, H. 1964.** Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. Lab. Forest. Toulouse, T.2 (1), Fascicule VII.*

31. **Gausсен, H. 1967.** Les gymnospermes actuelles et fossiles. Trav. Lab. Forest. Toulouse, Vol.1, Fascicule VI.
32. **Hocine, H. ; Belarbi, R. ; Perrin, R. et Chevalier, G. 1994.** Possibilités de mycorhization de *Cedrus atlantica* Manetti. 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 : 349- 361.
33. **Illoul, M. et Moualek, O. 1992.** Exploration de la variabilité intraspécifique chez le Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en Algérie par l'étude des aiguilles et des graines. Mém. Ing. Agro. Univ. Tizi-ouzou, 114 p.
34. **Illoul, M. ; Derridj, A. et Moualek, O. 2004.** Production grainière et germination des graines de différentes provenances algériennes du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.). *Naturalia Marocana*. Volume 2 (1-2), pp: 269-277.
35. **Kiouane, Dj. 1988.** Contribution à l'étude dendroécologique du Cèdre « *Cedrus atlantica* », du Pin d'Alep « *Pinus halepensis* » et du Châtaignier « *Castanea sativa* » dans la région de Hakou-Feraoun , Parc National de Chréa. Mém. Ing. Agronome. I.N.A. d'El- Harrach, Alger, 44 p.
36. **Khriis, H. et Lounaci, M. 1994.** Exploration de la variabilité intraspécifique chez *Cedrus atlantica* Manetti par l'étude comparative des semis de diverses régions géographiques algériennes : dispositif expérimental de Tagma (Yakouren, Tizi-ouzou). Mémoire d'Ingénieur Agronome, U.M.M.T.O. 96 pages.
37. **Krouchi, F. 1995.** Approche de l'organisation reproductive du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) à Tala-guilef (Djurdjura nord - occidental). Mémoire de Magister en Sciences Agronomiques, option foresterie, I.N.A. El-Harrach, Alger. 105p.
38. **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.
39. **Lanier, L. 1994.** Les champignons des cédraies en Algérie (Etude comparative). Ann. Rech. For. Maroc, (1994), T.(27) : 553-563.
40. **Lapie, G. 1909** : Etude phytogéographique de la Kabylie du Djurdjura. Thèse de Doctorat Sciences. Univ. Paris : 156 pages.
41. **Maire R., 1926.** Notice de la carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Gouv. Général. Algérie, Serv. Carte, Alger, 48 p.
42. **Maire, R. (1952).** Flore de l'Afrique du nord. Encyclopedie biologique. Volume 1. Paul Lechevalier Editeur, Paris. 366p.
43. **Mansouri, H. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation de la réserve clôturée de Tala-guilef. Mém. Ing. Agr., I.N.A., El - Harrach, Alger, 130 p.
44. **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.
45. **Mediouni, K. et Yahy, N. 1994.** Phytodynamique et autoécologie du *Cedrus atlantica* dans le Djurdjura. 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: 61-76.
46. **Mestar, N. 1996.** Cartographie physionomique et approche phytoécologique de la cédraie de Tala-guilef (Djurdjura Occidental). Magister en Sciences Agronomiques, spécialité foresterie. I.N.A. El-Harrach, Alger. 116 p.
47. **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. For. au Maroc. Tome 22 : 502 p.
48. **Morandini, R. and Mercurio, R. 1990.** Atlas Cedar (*Cedrus atlantica* M.) in Italy. In actes du Symposium International sur le cèdre. Antalya, Turquie.
49. **Mouas, S. 1989.** Contribution à l'étude de la végétation et des sols de la forêt relique des Ait-Ouabanes (Djurdjura). Mém. Ing. Agr. Univ. Tizi-ouzou, 120 p.
50. **Mouna, M. (1994).** Etat des connaissances sur l'entomofaune du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) au Maroc. Ann. Rech. For. Maroc, (1994), T. (27) : 513-526.
51. **Nedjahi, A. 1988.** La cédraie de Chréa « Atlas Blidéen » : Phénologie, productivité, régénération. Thèse. Doc. Univ. de Nancy I. France, 184 p.

52. **Nezzar-Hocine, H. 1998.** Associations mycorhiziennes naturelles de *Cedrus atlantica* dans le massif de Djurdjura (Algérie) et mycorhization contrôlée. Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 479 p.
53. **Nezzar-Hocine H., Perrin R., Halli-Hargas R. and Chevalier G. 1998.** Ectomycorrhizal with *Cedrus atlantica* (Endl) Manetti ex Carrière. I. Mycorrhizal synthesis with *Tricholoma tridentinum* Singer var. *cedretorum* Bon (Short note), Mycorrhiza 8: 47–51.
54. **Panetsos, K.P. ; Christou, A. and Scaltsoyiannes, A. 1992.** First analysis on allozyme variation in Cedar species (*Cedrus* sp.). *Silvae Genetica* 41, 6: pp. : 339-342.
55. **Putod, R. 1979.** Le cèdre de l'Atlas en France. Bull. de vulgarisation For. Août- Sept : pp. 1-75.
56. **Quézel, P. 1976.** Les forêts du pourtour méditerranéen. Forêts et maquis méditerranéens. Ecologie, conservation et aménagement. Note technique du M.A.B. n°2, UNESCO, p.14-32.
57. **Quézel, P. 1980.** Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In « Actualités d'Ecologie forestière », collection éditée par Person. Masson, Paris, pp.: 205-256.
58. **Quézel, P. 1998.** Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : Signification bioclimatique et phytogéographique. For. Med. T. XIX, n°3: 243 - 260
59. **Quézel, P. et Médail, F. 2003.** Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Ed. Elsevier, Paris: 571 p.
60. **Qiao, C.-A.; Ran, J.-H. ; Li, Y. and Wang, X.-Q. 2007.** Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (*Pinaceae*) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany* 100: 573-580.
61. **Remichi, F.Z. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation de la partie supérieure de la crête de Tazrout-Tamellalt (Tala-guilef, Djurdjura). Mémoire Ing. Agr., I.N.A., EL-Harrach, Alger, 51 p.
62. **Renau-Morata, B.; Nebauer, S.G.; Sales, E., Allainguillaume, J.; Caligari, P. and Segura, J. 2005.** Genetic diversity and structure of natural and managed populations of *Cedrus atlantica* (*Pinaceae*) assessed using random amplified polymorphic DNA. *American journal of Botany* 92 (5): 875 – 884.
63. **Sabatier, S. et Barthelemy, D. 1994.** Premières observations sur l'architecture du cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (*Pinaceae*). 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. 363-379.
64. **Sari, Dj. 1975.** L'homme et le déboisement dans l'Ouarsenis. Edition S.N.E.D. 623 pages.
65. **Scaltsoyiannes, A. 1999.** Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genetica*, 48, 2: 61 - 68.
66. **Seigue, A. 1985.** La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes. Ed. Maisonneuve et Larose, Paris V: 502 p.
67. **Tafer, M. et Zergane, R. 1994 :** Contribution à l'analyse phytosociologique et structurale de la série de *Cedrus atlantica* de Tikjda (versant méridional du Djurdjura). Mémoire Ing. Agr. U.M.M.T.O. 140 p.
68. **Terrab, A.; Paun. O.; Talavera, S.; Tremetsberger, K.; Arista, M. and Stuessy, T.F. 2006.** Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan cedar (*Cedrus atlantica*; *Pinaceae*) determined with cpSSR markers. *Amer. J. Bot.* 93 (9): 1274 – 1280.
69. **Terrab, A.; Hampe, A.; Lepais, O. Talavera, S. ;Vela, E. and Stuessy. T. F. 2008.** Phylogeography of north african Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, *Pinaceae*): combined molecular and fossil data reveal a complex quaternary history. *American Journal of Botany* 95(10): 1262–1269.
70. **Toth, J. 1970.** Plus que centenaire et plein d'avenir : Le cèdre en France. R.F.F. n°3, pp. 353-364.
71. **Toth, J. 1980.** Le cèdre dans quelques pays du pourtour méditerranéen et dans deux autres pays à grande importance forestière. Forêt Médit. II (1), CTGREF, Aix en Provence.
72. **Toth, P. 1978.** Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.) dans le sud de la France. Thèse Doc. Ing. Fac. Sci. et Tch. Marseille St Jérôme. 136p.
73. **Yahi-Guenafdi, N. 2007.** Les cédraies d'Algérie : Phytoécologie, phytosociologie, dynamique et conservation des peuplements. Thèse Doctorat en Ecologie Végétale, USTHB, 243 pages.

## Chapitre II :

### Aperçu sur la région d'étude

## **1- Localisation de la cédraie d'étude**

La cédraie de Tala-guilef, fait partie de la région forestière de même nom et qui aussi appelée région forestière du Djurdjura.

L'appellation « Tala-guilef » signifie littéralement « source du sanglier » en berbère et correspond à une source retrouvée dans cette forêt nommée ainsi par extension.

La cédraie de Tala-guilef est située au niveau de la partie Nord occidentale du massif montagneux du Djurdjura et du Parc National de même nom. La maison forestière située au milieu de la cédraie a pour coordonnées géographiques : 36°28'26.32''Nord et 4°00'13.34''Est d'après l'image satellite sur google earth.

Cette cédraie est distante de la mer d'environ 47 km à vol d'oiseau (www. google earth), cf. fig.1).

La région forestière est délimitée au nord, par la ligne de crête de Tazrout Tamellalt (1822 m), au sud par le massif de Haizer dont le point culminant est la dent du lion (2123 m), à l'ouest par le village des Ait- Ali, et à l'est, par une ligne de crête qui débute au Tachgagalt (2147 m) en passant par le pic Long (2120 m), le col blanc (1814 m), et le pic des cèdres (1882 m).

## **2 - Topographie et relief**

Au Djurdjura, le relief est très contrasté, la surface du terrain est faite d'escarpements et de précipices (Lefèvre, 1900 in Abed, 1984).

A Tala-guilef, qui est une région montagneuse de plissements alpins, Cherkelaine (1980) in Abed (1984) distingue deux ensembles topographiques :

- La moyenne montagne dont l'altitude est comprise entre 900 et 1500 m ;
- La haute montagne qui débute à 1500 m et dont les sommets peuvent atteindre 2164 m (cf. fig.2). Ces sommets dominant des vallées caractérisées par des formes en U ou en V et qui présentent des versants concaves, convexes, convexo-concaves et rectilignes.

La région de Tala-guilef est profondément disséquée par le cours des torrents. Les lignes de crêtes (Haizer, Tala-guilef et Tazrout -Tamellalt) partagent le paysage en deux vallées qui sont :

- La vallée des Beni-Mendes qui présente en son amont une dissymétrie des versants : le versant à exposition sud, formé par la ligne de crête de Tazrout-Tamellalt est plus développé que celui de la ligne de crête de Tala-guilef (en exposition Nord). Le premier est rectiligne, tandis que le second est convexo-concave. La pente va en diminuant de l'amont de la vallée (45%) vers l'aval où elle peut atteindre 20% ;
- La vallée de l'Acif Achemlili où la dissymétrie des versants est très accentuée : le versant Nord est formé par la grande corniche du Djebel Haizer ; la pente est supérieure à 45%. Le versant opposé part de la ligne de crête de Tala-guilef (cf. fig. 2).

## **3- Géologie**

Très complexe sur le plan géologique, le massif du Djurdjura est constitué de terrains sédimentaires fortement plissés et fracturés. Une partie des terrains s'est formée dans le courant de l'ère primaire, mais la plupart appartiennent aux ères secondaires et tertiaires (Flandrin, 1947).

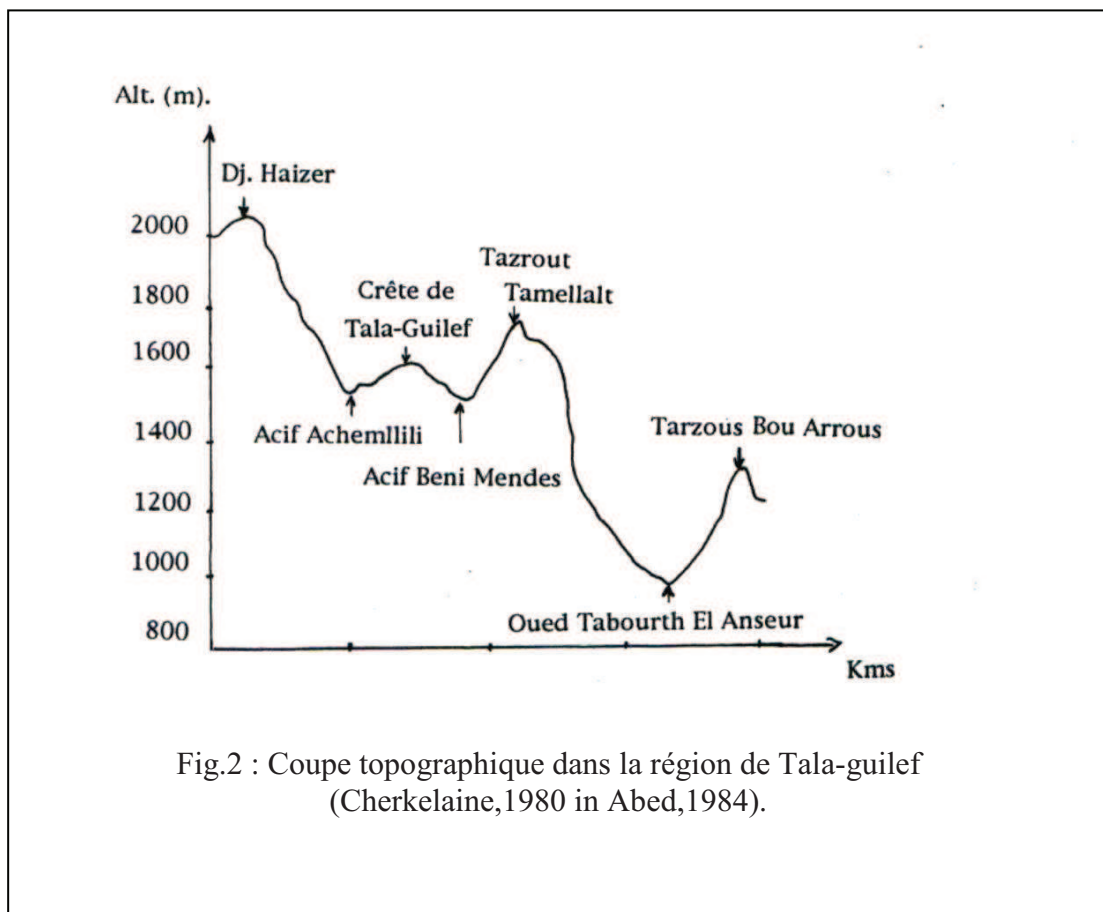
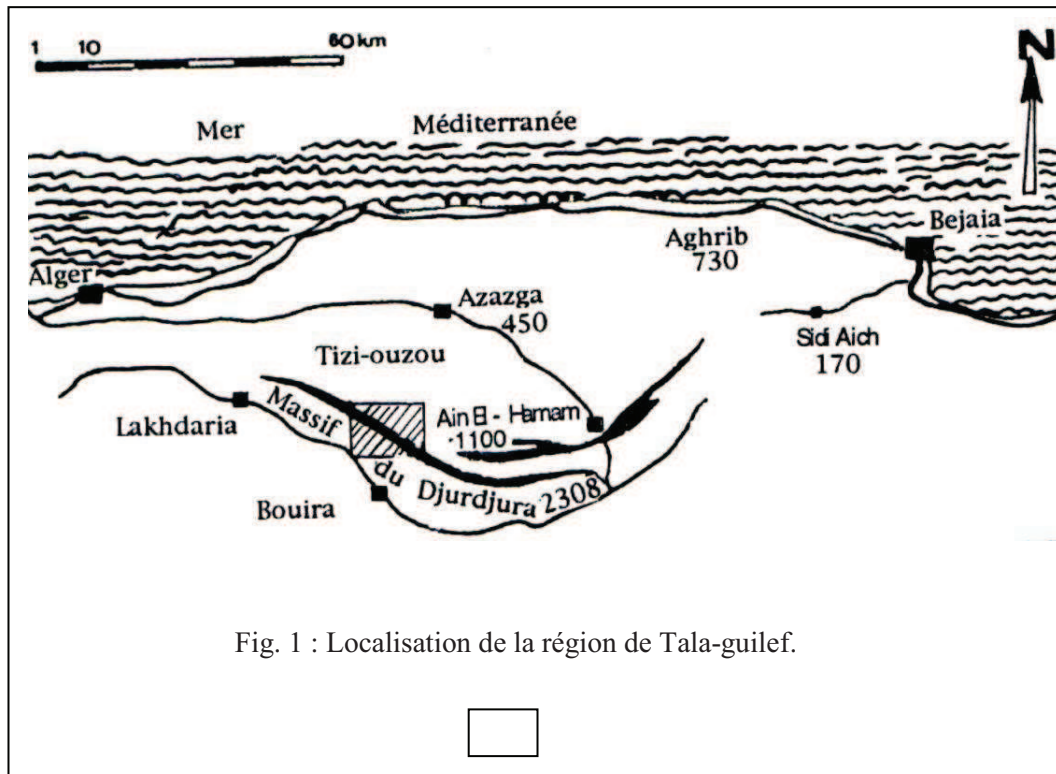
La région de Tala-guilef présente des formations Eocènes et Oligocènes; son terrain est structuré par des grès de cette époque en alternance avec des marnes au niveau de l'Acif Achemlili, et des conglomérats ou des poudingues dans le massif de l'Haizer, le Pic des cèdres, Tazrout-Tamellalt et le col blanc (thizi-toumlilt). Les formations du lias supérieur y présentent leur développement le plus complet (Flandrin, 1952).

Le calcaire est l'un des principaux faciès que l'on trouve au Djurdjura. Il présente une grande résistance à l'érosion linéaire ; cependant, il est fortement karstifié. On retrouve dans la zone des Beni-Mendès des grès jaunâtres ou ocrassés à ciment calcaire du Lias inférieur, ou argileux généralement friable, qui renferment toujours une grande abondance d'éléments schisteux ; des grès et des marnes du Sénonien, caractérisés par une couverture d'argile schisteuse alluvionnaire avec des fragments de la roche mère (Flandrin, 1952).

## **4- Végétation**

En plus des études anciennes (Lapie, 1909 ; Quezel, 1957), un certain nombre de travaux relativement récents ont été consacrés à la végétation du Djurdjura.

L'étude de la végétation de Tala-Guilef à été abordée par Abed (1984) ; Remichi, (1984) ; Mansouri (1984) ; Bensaad et Bellahcene (1989) ; Bouheraoua (1993) et Mestar (1995).



La végétation de la région de Tala-guilef comporte des formations forestières à cèdre et à chêne, des pelouses et une Genistaie à *Genista tricuspidata*.

Abed (1984), Remichi (1984) et Mansouri (1984) ont décrit à 3 types de formations végétales qui sont : la forêt à *Cedrus atlantica*, la forêt à *Quercus rotundifolia* et la pelouse écorchée à xérophytes épineux (*sensu* Quezel, 1957).

Bouheraoua (1993) a décrit en plus des formations suscitées, la forêt à *Quercus suber* qui se trouve à l'état fragmentaire en amont du village Ait-Ali à 900-1000m d'altitude. En effet, si dans la chênaie verte de Tala-guilef proprement dite le chêne liège ne se retrouve qu'à l'état d'individus dispersés (nos observations à environ 1300 m d'altitude en exposition nord, et celles de Bouheraoua, 1993), plus à l'ouest et en continuité avec la chênaie verte, il occupe un périmètre localisé.

Sur le plan physionomique, Mestar (1995), en se basant sur les photographies aériennes de 1985 vérifiées sur terrain en 1993, a pu délimiter plusieurs unités de végétation au niveau de Tala-guilef : cédraie pure (d'ubac et d'adret) ; cédraie mixte (d'ubac et d'adret) ; yeuseraie sud ; formation basse à *Astragale armé* et *Buplèvre épineux* ; manteau forestier ; pelouse ; formation basse à *Buplèvre épineux* ; pelouse écorchée à xérophytes épineuses et clairières (au sud et au nord).

Schématiquement, dans la région forestière de Tala-guilef, se succèdent entre 900 et 1900 m d'altitude, la subéraie fragmentaire en étage de végétation mésoméditerranéen ; la chênaie verte du méditerranéen supérieur et enfin la cédraie du montagnard méditerranéen (Bouheraoua, 1993).

#### **a- La forêt à *Quercus suber***

Très localisée à Tala-Guilef, elle fait son apparition à partir de 900 m d'altitude, et s'étend jusqu'à 1100 m d'altitude où elle est en mélange avec le chêne vert.

#### **b- La forêt à *Quercus rotundifolia***

Elle se présente en une futaie dense à couvert arborescent important où on note la dominance de chêne vert (*Quercus rotundifolia*).

La chênaie verte apparaît à 950 m et s'étend jusqu'à 1500 m d'altitude. A partir de 1400 m, elle se retrouve en mélange avec le cèdre sur le flanc Nord du Djebel Haizer selon Bouheraoua (1993).

#### **c- La Genistaie à *Genista tricuspidata***

Selon Remichi (1984), elle se localise approximativement entre 1460 et 1560 m d'altitude formant une garrigue à prédominance de *Genista tricuspidata* et une garrigue à prédominance de *Astragalus armatus ssp numidicus*. La strate frutescente ne dépasse guère 50 cm de hauteur et se développe sous forme de coussinets très denses. Il se mélange avec *calycotome spinosa*, *Quercus ilex*, *Juniperus oxycedrus*, *Crataegus laciniata* et *Cedrus atlantica*. D'après nos observations le sol est grumeleux, la régénération du cèdre y est limitée voire absente et quand elle est présente sous forme d'individus épars, elle suit les talwegs. C'est une formation localisée sur le revers sud de la ligne de crête de Tazrouth-tamelalt.

#### **d- La pelouse écorchée à xérophytes épineux**

La pelouse du versant nord du Djebel Haizer s'étage entre 1350 et 2000 m d'altitude, elle occupe les parties déboisées des crêtes calcaires du Djurdjura.

Dans cette pelouse, plusieurs espèces ligneuses et sous - ligneuses sont présentes : *Berberis hispanica*, *Juniperus communis ssp. hemispherica* ; *Crataegus laciniata* ; *Rosa sicula* ; *Prunus prostrata* et les xérophytes épineuses *Bupleurum spinosum* et *Astragalus numidicus* (Quezel, 1957).

D'après nos observations, quelques individus d'*Astragalus armatus* descendent jusqu'à 1286m au dessus de la source Djemaa-Tarchi à la faveur de l'ambiance fraîche créée par l'imposant massif calcaire de Haizer qui, à cette altitude, sert de rempart du côté sud. Ces quelques individus s'y mélangent au *Prunus prostrata*, *Crataegus laciniata* et *Rubus ulmifolius*.

La pelouse écorchée (au sens de Quezel, 1957) dite aussi pelouse pseudo-alpine (Lapie, 1909), est issue le plus souvent de la dégradation de la cédraie en altitude, et caractérise la végétation de haute montagne d'Afrique du Nord (Quezel, 1957).

#### **e- La forêt à *Cedrus atlantica***

Le cèdre couvre essentiellement le revers nord et sud de la forêt de Draa-inguel (ligne de crête de Tala-guilef). En ubac, l'ambiance est mésophile et en adret elle est plus thermophile, ainsi que l'indiquent les espèces du cortège floristique relevées par Bensaad et Bellahcene (1990), Bouheraoua (1993) et Mestar (1995).

D'après les images satellites (google earth), dans sa partie la plus large, la grande masse de la cédraie s'étend sur 860m linéaire du sud au nord dont seulement 360m sur le revers sud et le reste sur le revers nord, indiquant que la cédraie est plus étendue au nord. Au sud, la pente est plus abrupte et la limite de la cédraie coïncide avec le cours d'eau appelé Assif achimlili.

Au nord, le cèdre s'étend partout où les conditions lui sont favorables allant à la rencontre du chêne vert dans son horizon inférieur et cédant la place à ce dernier là où les conditions lui sont moins favorables. Ainsi, la cédraie mixte s'arrête à 1220m sur le coté frais du talweg et fait face à une chênaie verte sur le coté opposé plus thermophile. En aval de la ligne de crête de Thazrout-thamellat, le cèdre cède la place au chêne à 1590m d'altitude en orientation sud.

A l'état d'individus isolés, le cèdre descend jusqu'à 1175 m dans les talwegs voire jusqu'à 700-900m localement en bas du lieu dit Tizi-al-madhal (littéralement « col des dalles » ou des dalles rocheuses) à la faveur de la fraîcheur du talweg.

La numérisation, par Bouzegza et Halit (2008), de la carte physionomique réalisée par Mestar (1995) donne une superficie totale de la cédraie de l'ordre de 264,51 ha répartis entre 172.48 ha au nord et 92.03 ha au sud, avec comme limite Est, le pic des cèdres, et comme limite nord-est, la ligne de crête de Tazrout-tamellalt. Cette superficie exclut les parties de cédraies surplombant la vallée de Thabourth-El-Insar car la cédraie de Tala-guilef se continue sur 1km linéaire à l'est du pic des cèdres (1842m) dans le sens de la pente jusqu'à une altitude de 1300m. Elle occupe aussi d'autres parties escarpées le long de la vallée de Thabourth-El-Insar entre 1300 et 1700m d'altitude.

Sur le plan floristique, Bouheraoua (1993) a décrit l'association *Senecio perralderianii-Cedretum atlanticae* au niveau de la cédraie mésophile montagnarde méditerranéenne qu'il a rattachée, sur le plan syntaxonomique, à l'alliance *Paonio-cedron atlanticae*.

Sur le plan phytodynamique, l'auteur a décrit une cédraie claire surpaturée à *Artemisia absinthium* et un groupement préforestier chaméphytique à *Juniperus communis ssp hemispherica* qui se développe en lisière de la cédraie.

L'auteur a aussi décrit une pelouse écorchée à xérophytes épineux correspondant à l'association *Bupleuro spinosae-Astragalus numidicae* (Quezel, 1957) qui représente, selon ce dernier, un stade de dégradation poussée de la cédraie.

La cédraie du flanc Nord à Tala-guilef, est selon Bouheraoua (1993), une cédraie mésophile à *Ilex aquifolium* dans la strate arborescente de laquelle sont plus au moins fréquents *Q. rotundifolia*, *Q. faginea* et *Prunus avium ssp. silvestris* et où sont présents quelques individus de *Taxus baccata*, de *Acer obtusatum* et de *Sorbus aria*. Dans la strate arbustive se rencontrent, *Ilex aquifolium*, *Daphne laureola*, *Ruscus aculeatus* et *Rubus ulmifolius*.

La strate herbacée est riche en espèces sciaphiles exigeantes en humidité et fraîcheur : *Allaria officinalis*, *Balansaea glaberrima*, *Senecio perralderianus*, etc.

La cédraie du flanc Sud est, selon Bouheraoua (1993), surtout caractérisée par un sous-bois important de *Cytisus triflorus*, traduisant des conditions écologiques relativement plus xérophiles que sur le flanc nord.

D'après nos observations, c'est le long (ou de part et d'autre) de la ligne de crête de Tala-guilef que se rencontrent les plus vieux sujets de cèdre dont la circonférence atteint plusieurs mètres de tour.

La cédraie ouverte présente selon différents auteurs (Abed, 1984 ; Mansouri, 1984 ; Remichi, 1984 ; Bouheraoua, 1993), un aspect dégradé et surpaturé, marqué par l'infiltration d'espèces de la pelouse écorchée. De plus, la dégradation a parfois pour corollaire une érosion du sol, avec mise à nu de la roche mère. Et nous pensons que si les arbres âgés se maintiennent en dépit de cette dégradation il ne peut pas en être de même pour les semis dont l'installation est susceptible d'être entravée. Derridj (1990) a montré que l'effet lisière (réchauffement des températures favorables à l'installation précoce

des semis) est bénéfique pour la mise en place des semis de cèdre quand il est conjugué au travail du sol. Ce résultat est confirmé au niveau même de la station par la régénération bien venante installée, en lisière, sur sol de déblaiement suite à l'ouverture de la voie d'accès reliant la maison forestière au restaurant d'altitude. Toutefois, il convient de mentionner que l'ouverture de cette voie a provoqué une perte de sol en amont du talus en raison de la pente du terrain.

## **5 - Climat**

En raison du manque de données climatiques pour Tala-guilef sur une période suffisante pour une étude fiable, nous avons fait appel aux données enregistrées au niveau du village des Ait-ouabanes à 995m d'altitude (36°28'49.80"N et 4°17'48.01"E) pour la période 1988-2009, soit 20 ans. L'extrapolation des données a été faite pour plusieurs points de la cédraie de Tala-guilef : 1300m ; 1650 et 1900m. Nous avons retenu ces deux dernières altitudes afin de faire le corollaire avec les extrapolations faites par Derridj (1990) pour l'altitude 1650m à partir des données de Seltzer (1946) pour Ain-El-Hammam et Larbaa-Nath-Irathen et avec Mestar (1995) pour l'altitude 1900m sur la base d'extrapolations à partir des données de quelques communes du nord du Djurdjura (Ath-yani, Bouassem, Ouadhias, Ain-El-Hammam, et Larbaa-Nath-Irathen).

Les températures et la pluies ont été mesurés au village des Ait-ouabanes avec du matériel traditionnel (thermomètre à mercure et pluviomètre) ce qui offre l'avantage de fournir des données non biaisées comme cela peut être le cas des stations météorologiques à enregistrement automatique qui nécessitent un étalonnage régulier des capteurs au laboratoire.

### **5-1- Précipitations**

#### **5-1-1- Pluviométrie annuelle**

Le massif du Djurdjura reçoit un total pluviométrique annuel variant de 1500 à 2000 mm (carte de Chaumant et Paquin, 1971).

Tala-guilef (Djurdjura septentrional) recevrait entre 1600mm de pluies par an à 1650m et 1763 mm à 1920m d'après les extrapolations faites par Derridj (1990). Selon nos extrapolations à partir des Aitouabanes sur 20ans, la pluviométrie annuelle atteindrait 1652mm à 1650m d'altitude et 1852mm à 1900m (cf. annexe IIb) Selon Mestar (1990), elle serait de 1329mm à 1500m et de 1629mm à 1900m. Ce qui indique des valeurs légèrement supérieures selon nos extrapolations à partir des Ait-ouabanes (où la pluviométrie annuelle sur 20ans est de 1128,3mm).

Abdesselam (1995) a noté l'existence d'une grande variabilité inter annuelle à Tala-Guilef : une année très pluvieuse de 1269.3 mm (1973-1974) a succédé à une année sèche avec seulement 882 mm (1972-1973).

Le même auteur a observé des pics de maximum tous 05 ans, en général, séparés par 2 à 3 années sèches consécutives.

#### **5-1-2- Pluviométrie mensuelle**

La répartition des pluies à Tala-guilef est irrégulière, indiquant une période humide qui s'étend d'Octobre à Avril et une période sèche comprise entre Juin et Septembre (cf. annexe 1b). Et cela aussi bien selon les extrapolations de Derridj (1990) que selon les nôtres basées sur les données des Ait-ouabanes (cf. annexe IIa).

#### **5-1-3- Pluviométrie saisonnière**

Le régime saisonnier à Tala-guilef est du type "HPAE" où l'hiver présente une concentration des pluies alors que l'été est la saison la plus sèche et cela selon les deux sources de calculs (Derridj,1990 et nos calculs à partir des Ait-ouabanes).

## **5-2 - Températures**

### **5-2-1-Températures moyennes mensuelles**

Le mois le plus froid à Tala-Guilef est Janvier selon nos calculs et ceux de Derridj (1990), mais le mois le plus chaud est Août selon Derridj (1990) et Juillet selon nos calculs. En effet, d'après nos calculs la moyenne mensuelle de température du mois le plus chaud est enregistrée en Juillet (cf. annexe IIc).

La température moyenne mensuelle est inférieure à la température moyenne annuelle de Novembre à Avril, et supérieure à celle-ci de Mai à Octobre, divisant ainsi l'année, en deux saisons respectivement froide et chaude (selon Derridj, 1990 et nos calculs).

### **5-2-2- Amplitude thermique maximale annuelle**

L'amplitude thermique annuelle maximale (M-m) est de 27,6 et 26,9°C respectivement à 1650 et à 1920 m d'altitude selon les extrapolations faites par Derridj (1990) et respectivement de 25,4 et 23,6°C selon les extrapolations faites à partir des Aitouabanes sur 20 ans. La région forestière de Tala-Guilef subit l'influence adoucissante de la mer dont elle est éloignée de 47km à vol d'oiseau.

## **5-3 - Autres facteurs climatiques**

### **5-3-1- Enneigement**

Selon Belin (1947) le Djurdjura reçoit des précipitations neigeuses de Novembre à Mars, et cet enneigement bien qu'assez irrégulier, est considérable. Quezel (1957) note aussi que l'intensité des précipitations sur cette chaîne détermine souvent des épaisseurs de neige considérables atteignant parfois 4 mètres, avec persistance de trous à neige durant toute l'année.

Selon Abdesselam (1995) la neige tombe sur ce massif d'Octobre à Mai, avec une moyenne de 32 jours de chute par an, et elle persiste sur les sommets durant quatre mois.

Nos observations sur le terrain indiquent que la neige peut ne couvrir que les crêtes quand elle n'est pas abondante. Dans ce cas, elle peut persister au niveau de l'horizon supérieur de la cédraie (1700m et plus) et fendre rapidement au niveau de l'horizon moyen et inférieur. En revanche, quand la neige est abondante, elle s'étend aux altitudes inférieures. Ainsi, la neige de 2005 qui a concerné toute la Kabylie jusqu'aux régions littorales (comme Dellys) a engendré au Djurdjura des épaisseurs de neige de quelques mètres.

D'après nos observations au niveau de cette région forestière, la fente des neiges n'est pas homogène : elle persiste sur les orientations Nord et Nord-Est et dans les parties encaissées (talwegs) et fend sur les orientations Sud et Sud-Ouest et cela même à altitude égale.

### **5-3-2- Brouillard**

Le brouillard est lié à la nébulosité et à la remontée de l'air humide des dépressions. A Tala-Guilef, Abdesselam (1995) a rapporté 100 jours de brouillard en moyenne par an avec un maximum en décembre et un minimum en été.

Il se manifeste de l'automne au printemps. Il persiste des journées entières sur les crêtes et en forêt. Il est relativement fréquent dans les parties hautes du Djurdjura.

Dans la région de Tala-Guilef, la fréquence du brouillard est élevée en particulier au mois de Mars (Remichi, 1984).

Durant l'automne 2008, nous avons observé du brouillard dès le 20 septembre le long de la RN33 à hauteur du lieu dit Tizi-nkouilal (altitude 1650m) et qui représente le prolongement ouest de la forêt des Ait-ouabanes installée sur un imposant massif de même nom. Le brouillard a été aussi observé et à Tala-guilef dès la fin septembre.

Selon nos observations, l'apparition du brouillard vers 1700m d'altitude en automne ne facilite pas le travail sur terrain (comptage de cônes sur arbres par exemple). Quant à l'accès à des stations plus alticoles en période de brouillard, il n'est pas recommandé vu le risque d'égarement et d'accidents.

### **5-3-3- Humidité de l'air**

Généralement, dans la région du Djurdjura, à cause des basses températures, l'humidité relative est plus importante au niveau des hauteurs les plus élevées (Technoexportstroy, 1970).

La région de Tala-Guilef est caractérisée par une hygrométrie variant au cours de l'année: elle est de 64% au printemps et de 40% en été (Abdesselam, 1995).

### **5-3-4- Le vent**

L'orientation Est-Ouest du Djurdjura, l'expose aux vents dominants d'hiver "N-NW " (Belin, 1947). Le flanc Nord de l'Haizer, reçoit de plein fouet les vents pluvieux du Nord-Ouest (Flandrin, 1947).

La vitesse moyenne du vent sur le versant Nord-Ouest du Djurdjura (Tala-guilef), est supérieure à celle des versants Sud et Nord-Est. Elle est de 1,5 m/s à 3 m/s, et peut dépasser 20 m/s au niveau des crêtes et des sommets (Anonyme, 1970).

Au cours de l'été et de l'automne, la direction du vent est celle du sud. Le Sirocco, peut souffler pendant tous les mois de l'année, le plus souvent en été. Il dure plusieurs heures et même plusieurs jours. C'est un vent sec, chaud, violent et défavorable à la végétation (Anonyme, 1970).

Quand il souffle en hiver, le Sirocco peut occasionner une fente rapide de la neige des pentes à exposition sud (Belin, 1947).

En montagne, on rencontre des vents locaux provoqués par des mouvements ascendants et descendants des masses d'air. La direction la plus dominante est celle de l'ouest (Abdesselam, 1995).

#### **5-4- Synthèses climatiques**

##### **- Durée de la saison sèche**

A Tala-guilef, la saison sèche est de deux mois (Juillet et Août), à 1650 m comme à 1920 m d'altitude selon Derridj (1990) et selon nos calculs (cf. annexe IIe).

Quezel (1957) note que la présence d'un ou plusieurs mois secs au cours de l'été, est un des caractères les plus importants du climat méditerranéen.

##### **- Etage bioclimatique**

Pour ce qui est du bioclimat la cédraie de Tala-guilef est en ambiance perhumide à variante fraîche à 1650m et perhumide à variante froide à 1900m selon Derridj (1990). D'après nos calculs, le bioclimat est perhumide frais aussi bien à 1650 qu'à 1900m (cf. annexe II d). Et selon Mestar (1995) le bioclimat est perhumide frais à 1500m et perhumide froid à 1900m. Nos valeurs concordent avec celles de ces auteurs pour le bioclimat mais différent pour la variante à 1900-1920m d'altitude. Ceci pose la question de la validité des extrapolations à partir de sites différents et sur des périodes différentes.

##### **- Indice de sécheresse d'Emberger**

Le calcul de l'indice de sécheresse d'Emberger qui s'écrit « PE/M » où PE représente la pluviosité estivale et « M » la moyenne des maxima des températures de l'été donne des valeurs de 3,11 et 3,72 respectivement à 1650 et 1900m d'altitude, indiquant que la période estivale (allant de juin à août) est sèche sachant qu'une période est considérée comme sèche quand la valeur de cet indice est inférieure à 7.

#### **6- Sol**

Quelques profils pédologiques ont été réalisés au niveau de la forêt de Tala-guilef. Dans ce qui suit nous rapportons ceux relatifs à la cédraie que nous complétons par 2 profils faits par nous-mêmes en automne 2002 l'un, dans la réserve intégrale à 1540m d'altitude en exposition nord au niveau d'un espace ouvert où le cèdre est à l'état d'individus dispersés, l'autre, à la lisière du manteau forestier à 1670m d'altitude en exposition sud.

Bensaad et Bellahcene (1988) ont réalisé un profil sur 60 cm de profondeur au sein d'une cédraie pure à 1700m d'altitude en exposition Sud et ont trouvé une texture limono-sableuse avec un taux d'argile inférieur à 10% ; un PH peu acide en surface (6,2) et voisin de 5 dans le reste du profil, un rapport C/N élevé (> à 30) ; un taux de matière organique important qui varie entre 4,30 et 13,77 % et ont conclu à un humus de type Mor - Moder.

De leur côté Aouam et Kebir (1995) ont réalisé un profil de 49 cm au sein d'une cédraie fermée à 1700 m d'altitude, en exposition Sud et ont trouvé une texture limono - sableuse avec un taux d'argile inférieur à 11% ; un PH acide qui varie entre 5,25 et 5,53 ; un rapport C/N > 24% ; un taux de matière organique important variant entre 7,60 et 9,40 % et ont conclu à un humus de type Moder.

Nos données pour le profil réalisé dans la réserve intégrale sous cédraie ouverte, à 1540 m d'altitude, en orientation nord, indiquent un sol non calcaire, à texture limono-sableuse, à PH alcalin, présentant une bonne porosité et une bonne aération, une activité biologique intense avec C/N < 20. Nous avons conclu par conséquent à un sol de type mull forestier. Ainsi, malgré la très forte ouverture du couvert forestier, le sol est de bonne qualité au niveau de cette station.

Concernant le profil réalisé en lisière du manteau forestier à 1685m, il a révélé une texture limono-sableuse sur l'ensemble du profil, avec un taux d'argile variant entre 0,70 et 14,5 pour les différents horizons, un PH neutre variant entre 6,75 et 7,03, une faible teneur en calcaire variant entre 0,23 et 0,32, un taux de carbone organique diminuant avec la profondeur et variant entre 5,16 et 1,49 à cause de la

diminution de la densité racinaire et de l'activité biologique en profondeur ; un taux de matière organique variant entre 2,56 et 8,87 % ; un rapport C/N ne dépassant pas 17 % sur l'ensemble du profil, ce qui a priori montre une bonne minéralisation de la matière organique vu l'importance du chevelu racinaire notamment dans les horizons A<sub>0</sub> et A<sub>1</sub>. D'après ces résultats on aboutit à un humus de type mull forestier (C/N < 20).

## **7- Conclusion**

La région de Tala-Guilef est favorable au cèdre de par ses conditions géomorphologiques (escarpements rocheux et altitude relativement élevée où d'autres espèces forestières ne peuvent le concurrencer), sa situation non loin de la mer (i.e. à 47km à vol d'oiseau) dont elle subit l'influence adoucissante.

L'orientation Est-ouest du massif montagneux du Djurdjura crée une ambiance plus favorable au cèdre sur le revers nord du massif ce qui induit des décalages de limites inférieures de l'espèce plus étendues au nord par rapport au sud.

Il faut noter que pour une meilleure approche des facteurs bioclimatiques, et pour s'affranchir des extrapolations, qui restent approximatives, il serait souhaitable de disposer, de nouveau, d'une station météorologique au niveau de Tala-guilef.

## **Références :**

1. **Abdesselam, M. 1995.** Structure et fonctionnement d'un karst de montagne sous climat méditerranéen : exemple du Djurdjura occidental (Grande Kabylie-Algérie). Thèse doctorat de l'Univ. Franche-Comté. 232p.
2. **Abed, D. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation du versant Sud de la réserve « clôturée » de Tala-guilef. Mémoire Ing. Agr. I.N.A., El-Harrach, Alger, 106 p.
3. **Aouam, H. et Kebir, A. 1995.** Contribution à l'étude d'une toposéquence de sols dans la partie occidentale du Djurdjura (cas de Tala-guilef). Mémoire Ing. Agr. U.M.M.T.O. 51p.
4. **Bellahcene, O. et Bensaad, F. 1989.** Contribution à l'étude des relations sol- végétation de la partie nord du Djurdjura : Tala-Guilef. Mém. Ing. Agr. Univ. Tizi-ouzou, 79 p.
5. **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.
6. **Bouzegza, S. et Halit, Z. 2009.** Contribution à l'étude de la variation intra-population de quelques paramètres de la floraison du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) à Tala-guilef (Djurdjura nord-occidental). Mémoire Ing. Agr. U.M.M.T.O. 58p.
7. **Flandrin, J. 1947.** La chaîne du Djurdjura. Esquisse géologique et géographique. Guide de la montagne algérienne. 60p.
8. **Flandrin, J. 1952.** La chaîne du Djurdjura. Monographie régionale. 1<sup>ère</sup> série, Algérie, n°19, 49 pages + Carte géologique au 1/50.000.
9. **Mestar, N. 1995.** Cartographie physionomique et approche phytoécologique de la cédraie de Tala-guilef (Djurdjura Occidental). Magister en Sciences Agronomiques, spécialité foresterie. I.N.A. El-Harrach, Alger. 116 p.
10. **Lapie, G. 1909.** Etude phytogéographique de la Kabylie du Djurdjura. Thèse de Doctorat Sciences. Univ. Paris : 156 pages.
11. **Mansouri, H. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation de la réserve clôturée de Tala-guilef. Mém. Ing. Agr., I.N.A., El - Harrach, Alger, 130 p.
12. **Quezel P. 1957.** Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Ed. Lechevalier. 459 p.
13. **Remichi, F.Z. 1984.** Contribution à l'étude de la végétation de la partie supérieure de la crête de Tazrout-Tamellalt (Tala-guilef, Djurdjura). Mémoire Ing. Agr., I.N.A., EL-Harrach, Alger, 51 p.
14. **Technoexportstroy, 1970:** Rapport des études préliminaires sur le Parc National du Djurdjura. Technoexportstroy. Bulgarie (Sophia). Document interne au Parc National du Djurdjura.

Aperçu méthodologique global

## **Aperçu méthodologique global**

### **1- Diversité de l'organisation reproductive**

Les données présentées ici sont le fruit de plusieurs années de travail, elles ont concerné des effectifs fluctuants et différentes stations de la même cédraie (cf. fig.1).

#### **1-1- Aspects abordés**

Ce volet a pris en compte le facteur station, arbre et année, s'il y a lieu. Il a porté sur les différents volets ci-après :

**a-** Analyse de la fertilité mâle et femelle des arbres en tenant compte de l'effet de l'année et de la station.

- Comptage pluriannuel de la production de cônes sur l'arbre durant plusieurs années ;
- Comptage pluriannuel de la production de chatons mâles sur des branches échantillons puis estimation de leur nombre sur le houppier d'un arbre ;
- Analyse de la qualité du pollen par des tests de germination *in vitro*.
- Analyse de la production grainière dans le cône sur plusieurs années ;

**b-** Analyse de quelques paramètres de la floraison en complément au volet précédent :

- Suivi de la phénologie de la floraison sur 3 sessions reproductives (1998, 2000, et 2008);
- Appréciation de la répartition des organes mâles et femelles sur le houppier ;
- Suivi de l'élongation des chatons mâles durant une session de floraison ;
- Mesure des dimensions des chatons mâles sur un plus grand nombre d'arbres et de variables;
- Approche du taux de survie des inflorescences femelles initiées en automne sur une branche échantillon de 10 à 15 arbres.

**c-** Analyse de l'efficacité de la production grainière (« seed efficiency » en anglais) à l'échelle du cône par l'étude de son contenu en graines de différents types (structures rudimentaires, graines de taille normale et pleines, de taille normale mais vides et/ou de taille normale mais parasitées par *Megastigmus pinsapinis*) et essai de compréhension des causes de pertes de graines en faisant appel à la littérature sur le sujet.

**d-** Etude de la variabilité intra-population (inter-arbres et inter-stations) de la morphologie du cône et de la graine (poids et longueur pour le cône, poids de la graine, longueur et largeur de la graine et de l'aile). L'aile étant un outil de dispersion chez les arbres à graines ailées, nous avons voulu examiner de façon concomitante les dimensions d'une graine et de son aile.

#### **1- 2- Méthodologie appliquée**

L'étude des paramètres de la diversité de l'organisation reproductive a été menée dans différentes stations (cf. fig.1) et au niveau de chaque station elle a pris en compte plusieurs dizaines d'arbres.

- Les contributions mâles et femelles (i.e. production de cônes et de chatons) ont été appréciées au départ sur un effectif de 160 arbres appartenant à deux stations, l'une en exposition sud sur une tranche altitudinale allant de 1645 à 1720m (matérialisé par des ronds bleus appelée station restaurant d'altitude ou marge supérieure); l'autre, en exposition nord sur une tranche d'altitude ne dépassant 1545m (matérialisée par des ronds verts, appelée réserve intégrale ou partie intermédiaire).

En automne 2008, les contributions mâles et femelles ont été examinées sur plusieurs dizaines d'arbres de la marge inférieure de l'espèce vers sa zone de contact avec le chêne vert coïncidant avec une tranche d'altitude de 1300-1400m (matérialisé par des ronds oranges) mais ces données ne sont pas données dans ce document, mais nous y faisons appel à titre indicatif.

- La germination du pollen a aussi été analysée sur différentes sessions de floraison mâle (1992 ; 1993 ; 2002 et 2008), mais les données de 2008 ne sont pas données dans le détail. Elles nous ont permis de voir si les arbres de la marge inférieure sont capables de fournir du pollen viable.

- L'élongation des chatons a été suivie sur une session reproductive (1998) parmi un groupe d'arbres de la station alticole (restaurant d'altitude).

- Le suivi de la phénologie de la floraison mâle et femelle a été réalisé durant 3 sessions reproductives (1998 ; 2000 et 2008). Les deux premières années au sein de la cédraie alticole, dite restaurant d'altitude entre 1645 et 1720m, et en 2008 au sein de la marge inférieure de la cédraie entre 1300 et 1410m (mais pour cette dernière année nous ne donnons pas les résultats dans le détail).

- L'étude de la morphologie de la graine a concerné des arbres de l'horizon supérieur du cèdre en 2002 (station restaurant d'altitude), ceux de la marge inférieure en 2006, et des arbres incluant ces deux horizons et une cédraie intermédiaire en 2008 (station réserve intégrale). Elle a porté sur les mesures des dimensions de la graine et de son aile du poids. Et à partir des mesures de base, nous avons déduit quelques variables synthétiques qui sont soit des produits (comme la surface de l'aile = longueur x largeur de l'aile) ou des ratios comme le rapport « longueur /largeur de la graine ».

#### **- Analyse statistique des résultats**

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

- Un calcul de paramètres statistiques simples : moyenne et paramètres de dispersion (écartype) ;

- Des graphiques de distribution des arbres pour des classes de paramètres ;

- Une analyse statistique des effets cône dans l'arbre, arbre dans station et station pour les données qui s'y prêtent. Nous avons aussi analysé l'effet année quand un même type de données a été obtenu sur les mêmes entités (arbres et/ou station) sur plus d'une année.

- Pour les données qui s'y prêtent, nous avons utilisé certaines variables comme covariables pour apprécier la part de variance qu'elles pourraient expliquer dans la variation de certaines autres : par exemple la circonférence de l'arbre et l'importance de ses contributions mâles et femelles ont été utilisées comme covariables pour décomposer la part de variance expliquée par l'arbre dans l'efficacité de la production de graines;

- L'analyse des corrélations linéaires de Pearson entre les variables à différents niveaux : à l'échelle de la graine, du cône et de l'arbre ;

- Une analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée aux moyennes par arbre pour les données sur la morphologie de la graine et celles relatives à l'efficacité de la production grainière de l'année 2008 dont l'échantillon de 68 arbres est plus représentatif que ceux des années antérieures car il a englobé 3 stations de la même cédraie ;

- Les pourcentages de germination ont été comparés par le biais du test du  $\chi^2$  ;

- Les variables résultant d'un dénombrement comme le nombre de cônes ont fait l'objet d'une transformation logarithmique avant leur analyse statistique.

Les logiciels statistiques utilisés sont en premier lieu l'Excel pour l'organisation des tableaux, le logiciel R pour l'analyse statistique proprement dite et accessoirement, le Statistica, le Statbox (pour l'ACP). Les fichiers sur Excel sont des tableaux comportant les observations en lignes et les variables en colonnes. Ils doivent être enregistrés au format **csv** pour être reconnus par le R et au format **excel95** pour être reconnus par le Statistica.

#### **1-2- Etude de la structure génétique intra-population**

L'étude de la structure génétique intra-population a été abordée par le biais de marqueurs moléculaires (microsatellites chloroplastique et nucléaires). Elle a été menée au laboratoire de génétique de l'INRA d'Avignon. Elle a porté sur des aiguilles récoltées à l'intérieur d'une cédraie mature comprenant des arbres pluri-centenaires de plusieurs mètres de circonférence et de jeunes taches de régénération. L'étude a porté sur un transect de 160 x50 en démarrant de la ligne de crête dite « ligne de crête de Tala-guilef » en direction du revers sud de la cédraie. Les arbres échantillonnés ont été repérés à la peinture et leur circonférence mesurée, leur cartographie sommaire a été aussi réalisée en utilisant la boussole et un double décimètre. Les paramètres génétiques ont été calculés sur le logiciel Genalex06 (Peakall and Smouse 2006).

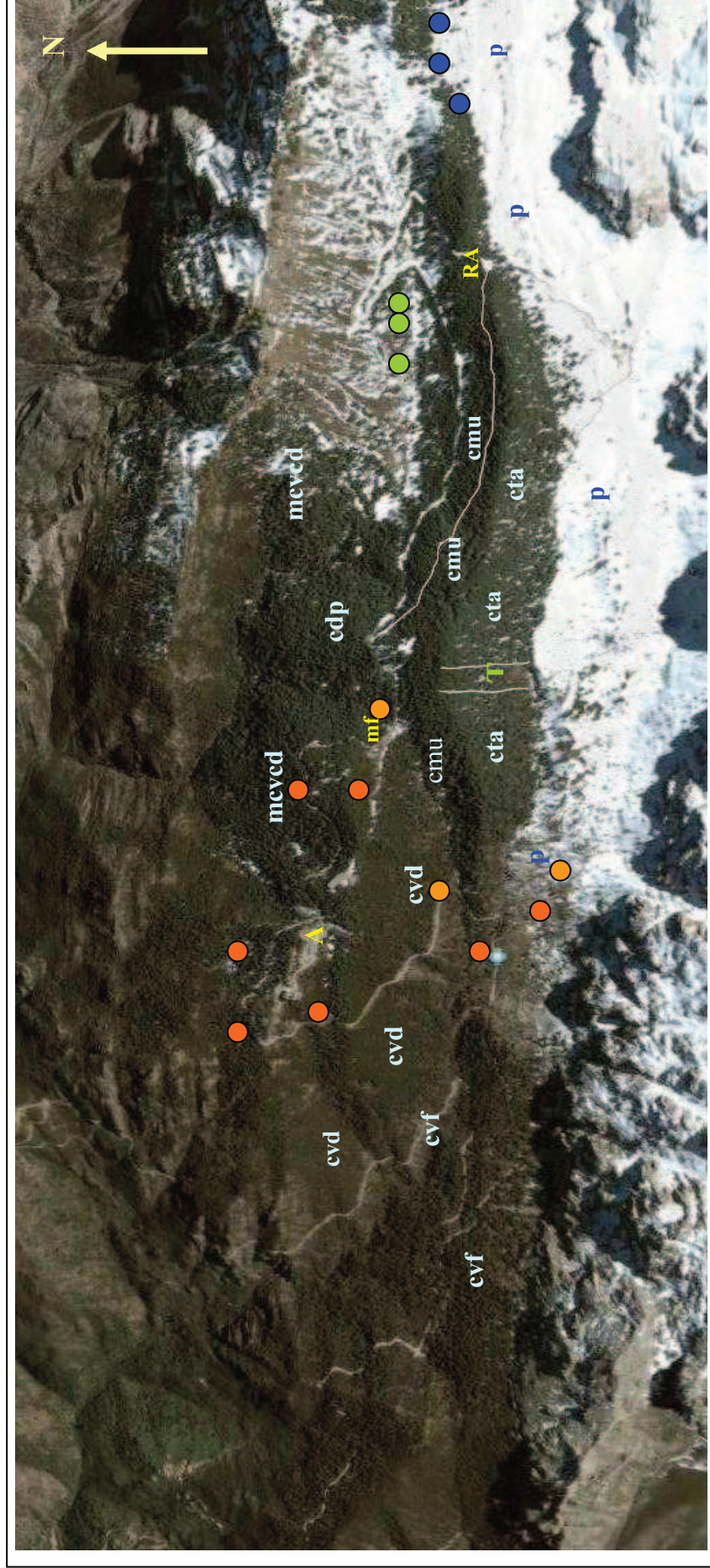


Fig.1 : Vue globale de la forêt de cèdre et de chêne vert de Tala-guilef situant les points d'échantillonnage (ronds orangés, verts et bleus) de l'ensemble des années d'investigation (photo satellite google earth06).

**Signification des codes :**

**Cvf** : futaie de chêne vert ; **cvd** : chênaie verte dégradée ; **Cmu** : cédraie mésophile d'ubac ; **cta** : cédraie thermophile d'adret ; **p** : pelouse ; **mevcd** : mélange vert + cèdre ; **mf** : maison forestière ; **cdp** : cédraie pure ; **A** : auberge ; **RA** : restaurant d'altitude ; **T** : transect pour géotypage des arbres. Noter que le nombre de ronds n'est pas proportionnel au taux d'échantillonnage des arbres. Ronds verts : station alticole sud (1646-1720m) ; ronds oranges (réservation) : station intermédiaire nord à 1545m (réservation), ronds oranges (horizon inférieur, échantillonnage de 2006 et de 2008). La récolte de cônes de 2008 a englobé l'ensemble des sites mentionnés.

Chapitre III:  
Year and tree effect on  
reproductive organisation of *Cedrus  
atlantica* in a natural forest



ELSEVIER

Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

Forest Ecology and Management 197 (2004) 181–189

Forest Ecology  
and  
Management

[www.elsevier.com/locate/foreco](http://www.elsevier.com/locate/foreco)

## Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest

Fazia Krouchi<sup>a,\*</sup>, Arezki Derridj<sup>a</sup>, François Lefèvre<sup>b,1</sup>

<sup>a</sup>Département d'Agronomie, Faculté des Sciences Agronomiques et Biologiques,  
Université M. Mammeri, BP 17, Tizi-Ouzou, RP 15000, Algeria

<sup>b</sup>Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, INRA, Avenue A. Vivaldi, 84000, Avignon, France

### Abstract

Male and female fecundity parameters (flowering intensity, pollen germination, seed yield and seed quality) were measured on 161 trees in two populations of a *Cedrus atlantica* forest in Algeria across 7 years. We found a huge variation among trees for all variables, e.g., the number of cones per tree ranged from 0 to 770, the number of male branches from 0 to 59, and the number of male strobili per flowering branch from 15 to 398. The two populations only differed for female fecundity and there was no year × population interaction. The variation among years was highly significant for both male and female fecundity parameters. The ranking of the trees was globally maintained over years. However, fertility variation over the whole study period was lower than the variation observed in any single year, due to temporal stochasticity and cumulative effect. As usually found in this monoecious species, we observed a diversity of sexual types, from “male” to “female” individuals with a trade-off between the two functions. This polymorphism was stable over the time scale of the study. Female fecundity was correlated to tree dimension, but the correlation for male fecundity was weak. The consequences of this pattern of variation for the dynamics of genetic diversity are discussed.

© 2004 Elsevier B.V. All rights reserved.

**Keywords:** *Cedrus atlantica*; Fecundity; Sex; Demography; Masting

### 1. Introduction

Within population variation in fecundity parameters affects the genetic diversity by reducing the effective population size i.e., increased co-ancestry and inbreeding, and loss of genetic diversity (Nunney, 2000). This effect is enhanced when fecundity distribution is skewed (Wilson and Levin, 1986), and when both male and female contributions vary (Kang

et al., 2001). Male and female fecundity variation in forest trees has been observed both in natural stands (Linhart et al., 1981; Linhart and Mitton, 1985) and in seed orchards (Chaisurisri and El-Kassaby, 1993; El-Kassaby, 1995; Yazdani et al., 1995; Matziris, 1997; Bila et al., 1999). This variation is attributed to the genotype of individuals (Savolainen et al., 1993; El-Kassaby and Cook, 1994; Sorenson and Cress, 1994; Burczyk and Chalupka, 1997; Bila and Lindgren, 1998; Kang and Lindgren, 1998; Nikkanen and Ruotsalainen, 2000), to environmental factors (Freeman et al., 1981; Bila and Lindgren, 1998; Fogal et al., 1999) and to silvicultural practices (Fries, 1994; Bila and Lindgren, 1998).

\* Corresponding author. Tel.: +213-26-21-15-27;  
fax: +213-26-21-15-27.

E-mail address: [krouchi@yahoo.com](mailto:krouchi@yahoo.com) (F. Krouchi).

<sup>1</sup> Tel.: +33-4-90-13-59-20; fax: +33-4-90-13-59-59.

Because of annual stochasticity in environmental conditions and long reproductive phase in trees, demographic parameters need to be examined through time (Clark et al., 1999). Nikkanen and Ruotsalainen (2000) analysed the flowering abundance in a seed orchard of *Picea abies* during 15 consecutive years and found highly significant year and clone effects. We expect the variance in fecundity parameters to be higher in natural populations than in seed orchards, due to the higher heterogeneity of tree age, tree dimension and stand density. Natural regeneration is usually achieved over several years, and maximum increase of inbreeding and group co-ancestry is expected when the fertility variation is constant over years. Dodd and Silvertown (2000) studied the impact of cumulated fertility over years in a particular demographic situation of *Abies balsamea*, where the population consists in discrete cohorts (wave forest), and showed in this case that the effect of fertility variation was smaller than expected for an annual species.

Here, we studied fertility variation among trees and across years in a natural population of *Cedrus atlantica* by assessing male strobili production as well as cone and seed crop. A large variation of sexual types is usually observed in this monoecious species, and trees investing preferably in the male or the female function are frequent (Toth, 1978). We addressed the following questions: (i) What is the range of variation for male and female fecundity parameters among individuals in different years? (ii) Is this variation stable across years? (iii) Is there a trade-off between male and female fecundity in this species? (iv) Does the dimension of the trees provide a good predictor of fertility in this natural population?

## 2. Material and methods

### 2.1. Study site

The study site is located in Tala-Guilef (latitude 36°39'N and longitude 4°01'E) in the western part of Djurdjura Mountain where *C. atlantica* ranges from 1350 to 1900 m in elevation, mixed with *Quercus ilex* or in pure stands of variable density (Derridj, 1990).

Reproductively mature trees were sampled in two adjacent populations of low density. We sampled trees located in the margin of the stands because of their major genetic contribution in expanding populations due to higher fertility and higher dispersal ability than trees located inside the dense part of the stand (Debain et al., 2003). Furthermore, the crown was more easily observable for these trees. Populations 1 and 2 are south and north oriented; 101 and 60 trees were sampled in the former (distributed between 1650 and 1740 m of elevation) and the latter (elevation between 1480 and 1520 m), respectively. We measured the circumference of each sampled tree.

### 2.2. Female cone assessment

The maturation of cones takes 2 years from pollination to seed release. Female flowers are pollinated in the autumn of year  $n$  and fertilisation occurs in spring of year  $n + 1$ . The growth of fertile cones mainly occurs after pollination until the autumn of year  $n + 1$  (1-year stage), but the ripening of mature seeds only occurs during the autumn and winter of year  $n + 2$  (2-years stage). In autumn, 1-year and 2-years stage cones are easily distinguished based on colour and size. Female flower abortion occurs during the weeks after pollination, before the 1-year stage is reached, but every cone at this stage normally reaches the final stage if no accident occurs. The percentage of accidental cone loss between the 1-year stage and the final stage is negligible when compared to the variation between trees or among years (Toth, 1978; data not shown). Therefore, we assessed 7 years of cone production in 5 years of observation as follows:

- autumn 1992: number of cones releasing seeds in 1992 and 1993 (populations 1 and 2),
- spring 1993: number of cones releasing seeds in 1994 (populations 1 and 2),
- autumn 1999: number of cones releasing seeds in 1999 (population 1 only),
- autumn 2000: number of cones releasing seeds in 2000 (population 1 only),
- autumn 2001: number of cones releasing seeds in 2001 and 2002 (population 1 only).

Hereafter, we identify the years of cone production by the date of seed release, e.g., the 1992 cone

production refers to the 2-years stage cones counted in 1992, and the 1993 cone production refers to the 1-year stage cones counted in 1992.

Mature cones (2-years stage) were collected during the autumn of the following 5 years: 1992, 1993, 1998, 1999 and 2001. In 1992 and 1993, the branch position was taken into account for sampling, but this factor did not have a significant effect on cone traits in the sampled trees (data not shown), and it was not considered for subsequent sampling. The number of sampled trees over the study period (25–48) depended on cone availability and crown access. Cones were generally collected in the lower part of the crown. The number of cones sampled per tree ranged from 2 to 14. The cones were air dried before assessing cone weight, total number of seeds, number of fully developed seeds, and weight of fully developed seeds (using 10-seeds lots).

### 2.3. Male fecundity parameters

The number of male strobili was assessed in autumn 1992 (populations 1 and 2), 1993 (populations 1 and 2) and 2000 (population 1 only). In 1992 we counted the number of branches with male strobili (male branches) and the total number of strobili on a male branch. The whole number of male strobili per tree was estimated as the product of these variables. In 1993 and 2000, we only scored the number of male branches.

In autumn 1993, a random sample of 10–30 mature, but still closed, male strobili were collected on a sample of 26 trees and the fresh weight of each strobilus was measured. During the period of pollen shedding (September), male strobili samples were collected on 20 (1992) and 58 trees (1993). The number of sampled trees was determined by the availability of strobili (male strobili that had released their pollen at this time were discarded). Pollen viability was tested by *in vitro* germination. Pollen tube elongation (length) was observed in 1993. The germination tests were performed on a solid medium consisting in 2% agar and 5% saccharose for 72 h at 33 °C.

### 2.4. Statistical analyses

All computations were made with S-PLUS (1996). Analysis of variance was used to test for year,

population and tree as fixed effects (tested on the interaction term when included in the model). The cone production (log transformed) was analysed in both populations over 3 years of common observations based on the model (1):  $\mu + \text{year} + \text{population} + (\text{year} \times \text{population}) + \varepsilon$ . It was also analysed over the 7-years study period within population one using the model (2):  $\mu + \text{year} + \text{tree} + \varepsilon$ . Similarly, we used these models to compare the number of male branches (log transformed) among years, populations and trees. For the analysis of cone and seed traits (weight, total number of seeds, number of fully developed seeds, seed weight), a preliminary analysis revealed a clear similarity between populations (data not shown), therefore we pooled the samples and used the model (3):  $\mu + \text{year} + \text{tree} + (\text{year} \times \text{tree}) + \varepsilon$ . Pollen germination rates measured in 1993 were compared among trees by a  $\chi^2$ -test. Minimum and maximum values, as well as the coefficient of variation expressed in percentage, were used as indicators of the range of variation. We used Pearson coefficient ( $r$ ) to measure the linear correlation between variables, and Spearman coefficient ( $\rho$ ) to compare the ranking of the trees across years.

## 3. Results

### 3.1. Female cone production

The analysis of cone production over three consecutive years (1992, 1993 and 1994) revealed significant year and population effects, but no year  $\times$  population interaction (Table 1). The total number of cones observed ranged from 905 (in 1992) to 9706 (in 1993). The mean number of cones per tree ranged from 3 (1992 in population 2) to 77 (1993 in population 1). The tree having the highest contribution in year 1992 (195 cones) accounted for 22% of the total cone crop, whereas the highest contribution in 1993 (592 cones) accounted for only 6% of the total cone crop.

The analysis of cone production within population 1 over the 7-years period confirmed the year and tree effects (Table 1). In this population, the total number of cones annually produced ranged from 398 (1999) to 7822 (2000). Mast cone production years were

Table 1  
Analysis of variance of male and female fecundity parameters at tree level

	Source of variation	d.f.	MS	F
log(nb cones) 2 populations, 3 years $R^2 = 0.19$	Year	2	125.563	57.3***
	Population	1	30.320	13.8***
	Year $\times$ population	2	2.193	0.8 ns
	Error	477	2.636	
log(nb cones) 1 population, 7 years $R^2 = 0.56$	Year	6	70.997	35.1***
	Tree	100	11.328	5.6***
	Error	600	2.021	
log(nb male branches) 2 populations, 2 years $R^2 = 0.15$	Year	1	51.289	30.43***
	Population	1	0.106	0.06 ns
	Year $\times$ population	1	1.686	1.69 ns
	Error	301	0.999	
log(nb male branches) 1 population, 3 years $R^2 = 0.78$	Year	2	51.114	101.4***
	Tree	100	1.556	3.1***
	Error	155	0.504	

\*\*\*  $P < 0.001$ .

observed in 1993, 2000 and 2002, with an average number of 77 cones per tree each year, alternately with low production years in 1992, 1994, 1999 and 2001, with an average number of 7, 15, 4 and 6 cones per tree respectively. Each year, many trees produced no cone, but only 15 individuals did not produce any cone at all during the whole period (Fig. 1). The coefficient of variation ranged from 165 (in 2000) to 329% (in 1992) and was not related with the total annual production; this coefficient was reduced to 157% when considering the total number of cones produced over years. Except for 1 year (1994), the rank correlation between years were significantly positive (Table 2), showing that the relative cone production of the trees was nearly the same in different years, with some rearrangements from year to year.

### 3.2. Cone and seed characteristics

All cone and seed traits showed a highly significant variation between years, between trees, as well as a significant year  $\times$  tree interaction (Table 3). The individual cone weight ranged from 30 to 100 g (mean = 60 g). Between years, mean cone weight ranged from 50 g in 2001 to 65 g in 1999. Some trees had a similar cone weight each year, while others showed a lower cone weight in 2001 combined with a

low cone production. The number of seeds per cone ranged from 81 to 190 (mean = 130).

The number of fully developed seeds per cone was the highest in 1993 (representing 73% of the seeds in average) and the lowest in 2001 (15%). The most fertile tree produced up to 70% of fully developed seeds per cone in 1993 and not more than 33% in 2001. Finally, 2001 appeared as a bad year for several fecundity parameters: the number of cones, the weight of cones, and the percentage of fully developed seeds. Seed weight ranged from 0.057 to 0.100 g/seed among trees. There was no significant correlation between the total number of cones per tree and cone weight, number of fully developed seeds per cone or seed weight. However, there was a negative linear correlation between the number of fully developed seeds per cone and seed weight ( $r = -0.466$ ;  $P < 0.05$ ;  $n = 35$ ).

### 3.3. Male strobili production

The number of male branches per tree significantly varied between years but not between populations; the year  $\times$  population interaction was not significant either (Table 1). From 3 years of observation within population 1, we detected significant year and tree effects for this trait (Table 1). Discarding trees with no pollen production, the number of male branches per

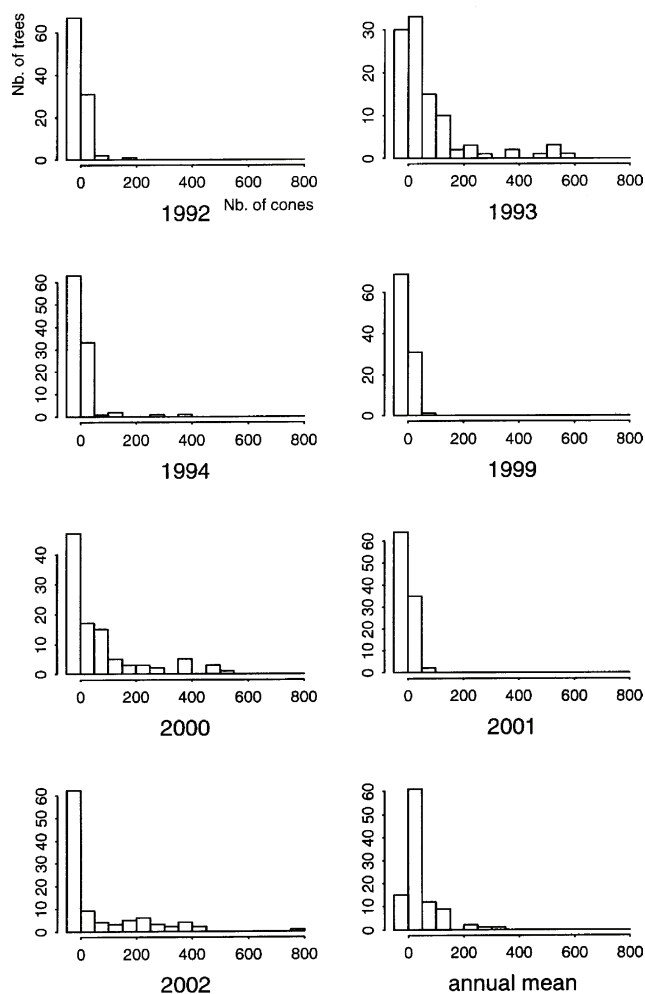


Fig. 1. Distribution of the number of cones per tree each year within population 1 (the date of seed release is indicated), and distribution of the mean annual cone production over the 7 years.

Table 2

Spearman rank correlation between years within stand 1 for the number of cones per tree (total: total number of cones produced over the 7 years)

	1992	1993	1994	1999	2000	2001	2002
1992	1.00						
1993	0.56***	1.00					
1994	0.04 ns	0.17 ns	1.00				
1999	0.35***	0.43***	0.18 ns	1.00			
2000	0.34***	0.60***	0.16 ns	0.57***	1.00		
2001	0.22*	0.46***	0.14 ns	0.33***	0.64***	1.00	
2002	0.28**	0.51***	0.16 ns	0.44***	0.68***	0.89***	1.00
Total	0.51***	0.82***	0.26**	0.55***	0.82***	0.70***	0.78***

\*  $P < 0.05$ .

\*\*  $P < 0.01$ .

\*\*\*  $P < 0.001$ .

tree ranged from 1 to 26 in 1992 (mean = 6.29, CV = 94%), from 1 to 16 in 1993 (mean = 2.38, CV = 137%) and from 1 to 59 in 2000 (mean = 18.33, CV = 77%). The coefficient of variation was intermediate (88%) when considering the cumulative number of male branches over years. In 1992 we counted 15–398 strobili per male branch (mean = 87, CV = 73%). The estimated number of male strobili on a pollen producing tree ranged from 20 to 19502 (mean = 973, CV = 123%).

### 3.4. Male strobili weight and pollen viability

The Kruskal–Wallis test revealed significant differences between trees for male strobili weight ( $P < 0.001$ ), ranging from 0.68 to 2.95 g (mean = 1.82 g, CV = 36%). The  $\chi^2$ -test showed a significant difference among trees for pollen germination rate ( $P < 0.001$ ), it ranged from 16.5 to 94.8% (mean = 70.3%, CV = 440%). Pollen tube length per tree ranged from 194 to 559  $\mu\text{m}$  (mean = 378  $\mu\text{m}$ , CV = 456%). Based on the subset of 20 trees sampled in 1992 and 1993, we found no correlation of the pollen germination rates between these 2 years. It ranged from 30.1 to 74.2% in 1992 (mean = 54.6%, CV = 3%), and from 16.5 to 93.0% in 1993 (mean = 68.9%, CV = 29%). There was no correlation between the number of male branches, or the number of strobili per branch, and male strobili weight.

### 3.5. Correlation between male and female parameters

The polymorphism of sexual types was complex and characterised by a triangular correlation between the mean annual number of cones (over 7 years) and the mean number of male branches (over 3 years) as shown in Fig. 2. A similar pattern was observed for each year of observation, which reveals a certain constancy of sexual types, at least at the time scale of the study. Some trees were almost pure females and produced many cones every year. Others had the opposite behaviour. There was a broad range of variation beyond these extreme types, including trees with very small male and female fecundity, but no tree combined intensive male and female production.

Table 3  
Analysis of variance of cone and seed traits

	Source of variation	d.f.	MS	F
Cone weight ( $R^2 = 0.78$ )	Year	4	2501.057	6.62***
	Tree	58	2461.229	6.52***
	Year $\times$ tree	98	377.522	3.3***
	Error	485	112.830	
Total number of seeds per cone ( $R^2 = 0.77$ )	Year	4	20617.227	43.10***
	Tree	58	2806.325	5.86***
	Year $\times$ tree	98	478.405	2.2***
	Error	485	215.739	
Amount of filled seeds per cone ( $R^2 = 0.81$ )	Year	4	6.293	92.54***
	Tree	58	0.189	2.78***
	Year $\times$ tree	98	0.068	3.2***
	Error	485	0.021	
Seed weight ( $R^2 = 0.76$ )	Year	4	0.734	36.70***
	Tree	58	0.077	3.85***
	Year $\times$ tree	90	0.020	2.86***
	Error	436	0.007	

\*\*\*  $P < 0.001$ .

### 3.6. Correlation between fecundity and tree circumference

The correlation of male and female fecundity parameters with the circumference was significant, but low and not linear: the Spearman rank correlation was  $\rho = 0.61$  ( $P < 0.001$ ) for the mean annual number of cones, and  $\rho = 0.25$  ( $P < 0.05$ ) for the mean annual number of male branches. The correlation was not clear for the largest trees above 200 cm (Fig. 3).

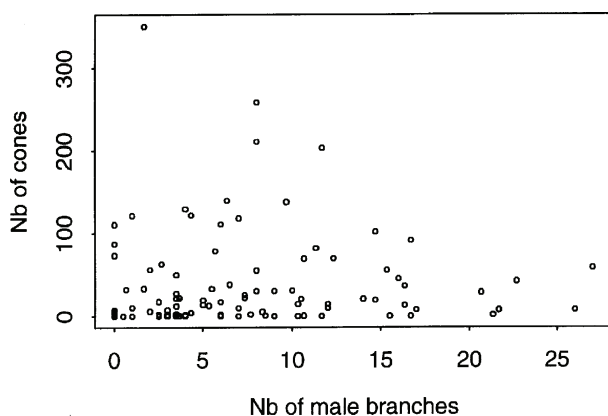


Fig. 2. Relationship between male and female fecundity parameters: number of male branches (averaged over 3 years) and number of cones (averaged over 7 years).

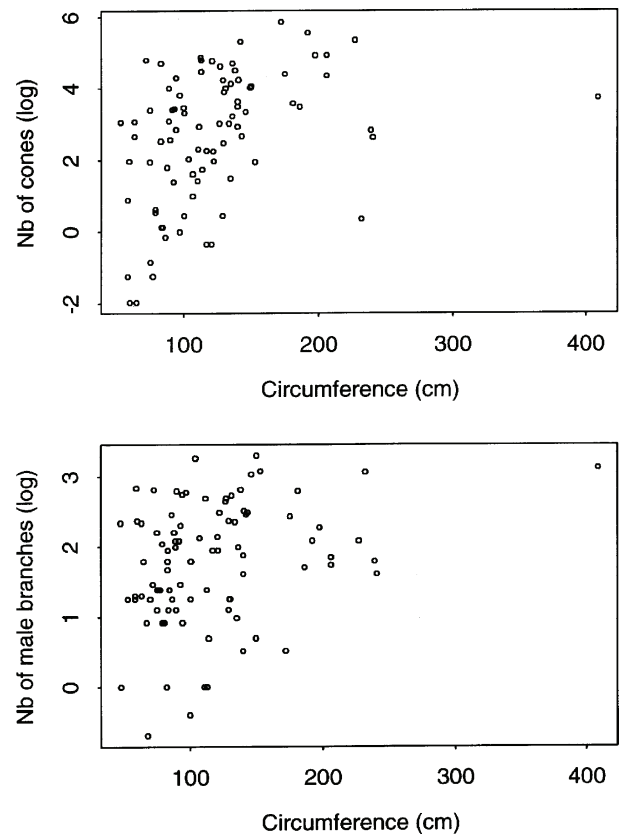


Fig. 3. Correlation between tree circumference and fecundity parameters: number of cones (averaged over 7 years) and number of male branches (averaged over 3 years).

#### 4. Discussion

For male fecundity parameters, we only detected temporal variation (between years) and no spatial pattern (between populations), which suggests that climatic conditions play a predominant role in this variation. By contrast, we detected both temporal and spatial variation for the female fecundity parameters. However, there was no year  $\times$  population interaction, which indicates a synchrony of cone production at local scale. We observed an alternation between years of abundant flowering or cone production and years of low production. The number of trees that contributed to the seed pool in mast cone production years was higher than in years of low production. Toth (1978) who studied the cone production over 7 years in an artificial stand of *C. atlantica* in France, outside its natural range observed a similar alternation. Temporal variation in seed production and auto-correlation among years were observed in other forest tree species (Linhart and Mitton, 1985; Sork and Bramble, 1993; Arista and Talavera, 1997; Kang and Lindgren, 1999; Koenig and Knops, 2000).

The observed trade-off between the number of fully developed seeds per cone and seed weight was in agreement with resource allocation theory (Schaal, 1980). However, there was no trade-off between the number of cones produced per tree and cone or seed quality traits. Similarly, male flowering intensity was not related to other male parameters. Among the different parameters involved in male fecundity, flowering intensity may have a predominant role (Schoen and Stewart, 1986).

We expect a good correlation between tree dimension and reproductive capacity because tree dimension is related to various factors potentially related to fertility: tree age, tree vigour, local competition and local environmental conditions. In pines, Debain et al. (2003) found a linear correlation between tree dimension and fecundity only for the trees on the margin of the stand, not within stand. We observed a non-linear correlation between the circumference and the number of cones, but this could not serve as a good predictor of female fecundity for the largest trees. In ponderosa pine, Linhart and Mitton (1985) observed that both male and female production increased with increasing diameter. In our *Cedrus* population, we observed a

much weaker correlation between the circumference and the number of male branches.

This study confirms the complex polymorphism of sexual types in *C. atlantica*, and reveals its stability over one decade: stable male and female contributors were mixed with true monoecious individuals. The highest male or female fecundity was observed for the “specialised” individuals, resulting in a partial trade-off between male and female fecundity. The sexual type could not be related to tree dimension, although dimension is related to tree age and local density. The stability of the sexual types during the study period suggests that genetic factors could be involved. To our knowledge, such stable polymorphism of sexual types has not been reported in any other species of the Pinaceae. By contrast, Linhart and Mitton (1985) found in *Pinus ponderosa* that male cone production was independent of female cone production when age and diameter were held constant. We expect this polymorphism of sexual types to have an important impact on the genetic diversity of *Cedrus* populations, first because it affects the effective population size, and, second, because the highest contribution to the regeneration will come from “specialised” individuals which reduces the probability of self-fertilisation.

Previous studies assessing fertility variation among individuals over years generally showed a consistent pattern year after year (Linhart and Mitton, 1985; Jordano, 1991; Matziris, 1997). Here, the variation in the number of cones per tree was reduced when cumulated over years, due to year  $\times$  tree interaction. Furthermore, most of the trees that did not produce any cone in a year have produced some cones over the whole study period. This temporal pattern reduces the negative impact of fertility variation in two ways. First, the stochastic effect can be expressed as follows: when regeneration occurs by waves in particular years, depending on environmental conditions, temporal stochasticity tends to equalise the probability for any individual to contribute to the next generation. Dodd and Silvertown (2000) also observed this effect, it is particularly important when the fertility variation between years is high. In our case, the highest individual contribution to the cone production ranged from 6 (in a masting year) to 22% (in a year of poor production). Secondly, the variation of female fecundity cumulated over years was lower than the variation

in any single year. This cumulative effect occurs when the regeneration is based on the accumulation of several years of seed production. Most tree populations will cumulate both effects, especially when there is a seed bank in the soil or when seedling recruitment is continuous, but some pioneer species with low seed viability (e.g., Salicaceae) will predominantly benefit from the stochastic effect. Our observations over 3 years suggest no cumulative effect for male fertility: this should be confirmed on a larger time scale.

From the variation in fecundity parameters to the variation in reproductive success, other factors need to be considered such as variation in phenology, dispersal, parasitism, mating system. Here, we did not observe any young seedlings near the most fertile trees due to grazing by domestic animals. The variance in reproductive success may also be influenced by external factors.

### Acknowledgements

We are thankful to A. Yacine who provided useful advice during the first year of investigation, to M. Mahdi for his crucial help in field sampling, and to Y. El-Kassaby and two anonymous reviewers for their helpful criticisms on a previous version of this manuscript.

### References

- Arista, M., Talavera, S., 1997. Gender expression in *Abies pinsapo* Boiss., a Mediterranean fir. *Ann. Bot.* 79, 337–342.
- Bila, A.D., Lindgren, D., 1998. Fertility variation in *Milletia stuhlmannii*, *Brachystegia spiciformis*, *Brachystegia bohemii* and *Leucaena leucocephala* and its effects on relatedness in seeds. *For. Genet.* 5, 119–129.
- Bila, A.D., Lindgren, D., Mullin, T.J., 1999. Fertility variation and its effects on diversity over generations in a teak plantation (*Tectona grandis* L.f.). *Silvae Genet.* 48, 109–114.
- Burczyk, J., Chalupka, W., 1997. Flowering and cone production variation and its effect on parental balance in a Scots pine clonal seed orchard. *Ann. Sci. For.* 54, 129–144.
- Chaisurisri, K., El-Kassaby, Y.A., 1993. Estimation of clonal contribution to cone and seed crops in sitka spruce seed orchard. *Ann. Sci. For.* 50, 461–467.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *Am. J. Bot.* 86, 1–16.
- Debain, S., Curt, T., Lepart, J., Prevosto, B., 2003. Reproductive variability in *Pinus Sylvestris* in Southern France: implications for invasion. *J. Veget. Sci.* 14, 509–516.
- Derridj, A., 1990. Etude des populations de *Cedrus atlantica* en Algérie. Ph.D. Thesis. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Dodd, M.E., Silvertown, J., 2000. Size-specific fecundity and the influence of lifetime size variation upon effective population size in *Abies balsamea*. *Heredity* 85, 604–609.
- El-Kassaby, Y.A., 1995. Evaluation of tree improvement delivery system: factors affecting genetic potential. *Tree Physiol.* 15, 545–550.
- El-Kassaby, Y.A., Cook, C., 1994. Female reproductive energy and reproductive success in a douglas-fir seed orchard and its impact on genetic diversity. *Silvae Genet.* 43, 243–246.
- Fogal, W.H., Larocque, S.M., Lopushanski, H.O., Schooley, H.O., Anderson, M.L., Edwards, I.K., Coleman, M.S., Wolynetz, M.S., 1999. Nutritional and sexual responses of jack pine to ammonium nitrate and gibberellins. *For. Sci.* 45, 136–153.
- Freeman, D.C., Mc Arthur, E.D., Harper, K.T., Blauer, C., 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution* 35, 194–197.
- Fries, A., 1994. Development of flowering and effect of pruning in a clonal seed orchard of lodgepole pine. *Can. J. For. Res.* 24, 71–76.
- Jordano, P., 1991. Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae). *Bot. Gaz.* 152, 476–485.
- Kang, K.S., Lindgren, D., 1998. Fertility variation and its effect on the relatedness of seeds in *Pinus densiflora*. *Silvae Genet.* 47, 196–201.
- Kang, K.S., Lindgren, D., 1999. Fertility variation among clones of Korean pine (*Pinus koraiensis* S. et Z.) and its implications on seed orchard management. *For. Genet.* 6, 191–200.
- Kang, K.S., Bila, A.D., Lindgren, D., Choi, W.Y., 2001. Predicted drop in gene diversity over generations in the population where the fertility varies among individuals. *Silvae Genet.* 50, 200–205.
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *Am. Nat.* 155, 59–69.
- Linhart, Y.B., Mitton, J.B., 1985. Relationships among reproduction growth rates and protein heterozygosity in ponderosa pine. *Am. J. Bot.* 72, 181–184.
- Linhart, Y.B., Mitton, J.B., Sturgeon, K.B., Davis, M.L., 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Hereditas* 46, 407–426.
- Matziris, D., 1997. Variation in growth flowering and cone production in a clonal seed orchard of aleppo pine grown in Greece. *Silvae Genet.* 46, 224–228.
- Nikkanen, T., Ruotsalainen, S., 2000. Variation in flowering abundance and its impact on the genetic diversity of the seed crop in a Norway spruce seed orchard. *Silva Fennica* 34, 205–222.
- Nunney, L., 2000. The limits to knowledge in conservation genetics—the value of effective population size. *Evol. Biol.* 32, 179–194.

- Savolainen, O., Kärkkäinen, K., Harju, A., Nikkanen, T., Rusanen, M., 1993. Fertility variation in *Pinus sylvestris*: a test of sexual allocation theory. *Am. J. Bot.* 80, 1016–1020.
- Schaal, B.A., 1980. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *Am. J. Bot.* 67, 703–709.
- Schoen, D.J., Stewart, S.C., 1986. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution* 40, 1109–1120.
- Sorenson, F.C., Cress, D.W., 1994. Effects of sib mating on cone and seed traits in coastal douglas-fir. *Silvae Genet.* 43, 338–345.
- Sork, V.L., Bramble, J., 1993. Ecology of mast fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74, 528–541.
- S-PLUS, 1996, Version 3.4. MathSoft, Inc., Seattle, Washington.
- Toth, J., 1978. Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.) dans le sud de la France. Ph.D. Thesis. Faculté des Sciences et Techniques Aix-Marseille III, France.
- Wilson, J.B., Levin, D.A., 1986. Some genetic consequences of skewed fecundity distributions in plants. *Theor. Appl. Genet.* 73, 113–121.
- Yazdani, R., Lindgren, D., Seyedyazdani, F., Pascual, L., Eriksson, U., 1995. Flowering, phenology, empty seeds and pollen contamination in a clonal seed orchard of *Pinus sylvestris* in northern Sweden. In: Baradat, P., Adams, P.W.T., Müller-Starck, G. (Eds.), *Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp. 309–319.

Chapitre IV:  
Factors affecting seed efficiency of  
*Cedrus atlantica* in a natural forest

## Factors affecting seed efficiency of *Cedrus atlantica* Manetti in a natural forest

### 1. Introduction

Cone-seed contents is a reliable and simple tool in monitoring forest trees seed crops in seed orchards (Bramlett et al. 1977, de Groot and Schenekenburger, 1996, Reynolds and El-Kassaby, 1990 among others), as well as in monitoring viability of natural populations (Mosseler et al. 2000; Sutton et al. 2002; Rajora et al. 2002; Mosseler et al. 2004; O'Connell et al. 2006a; Mapula-Larreta et al. 2007, Messaoud et al. 2007).

In artificial stands, settled for breeding programs (i.e. seed orchards), an understanding of tree reproductive processes and their biology, and the impact of management practices on these mechanisms, is essential for maximizing genetic gain obtained from tree breeding, and for the sustainability of genetic diversity required to meet future environmental contingencies (Edwards and El-Kassaby, 1996). Reducing seed loss is a major concern in seed production and tree breeding programs (Colangeli and Owens, 1990).

In natural populations, an equal contribution of reproductively mature trees to the gene pool (through male and female production) prevents genetic drift and loss of genetic diversity, because within population variation in fecundity parameters affects the genetic diversity by reducing the effective population size (i.e., increased co-ancestry and inbreeding, and loss of genetic diversity, Nunney, 2000).

When cone-seed contents is monitored in seed orchards, its concerns identified genotypes of known age classes and growing on controlled quality sites, while its study on natural populations may concern trees of different age classes and evolving under different site conditions regarding elevation, orientation, stand density, etc. Therefore, cone-seed contents in the latter case is examined with consideration of environmental factors such as stand density (Arista and Talavera, 1996; Rajora et al. 2002; Mosseler et al. 2004; Noland et al. 2006); degree of population fragmentation (O'Connell et al. 2006), or isolation from the main range (Sirois, 2000; Sutton et al. 2002; Mapula-Larreta, 2007); type of forest (i.e. mixedwood or coniferous) (Messaoud et al. 2007). Site effect is examined in combination with the individual component and year effect. The individual component is thought to act through genetic differences between trees. In this regard, Karkkainen et al. 1999 suggested a genetic control of ovule abortion rate in *Picea abies*; it may act through differences in tree size and height which may determine crown access to light, as it may act through some reproductive processes such as allocation to male and female functions, flowering phenology (i.e. degree of synchronization between female receptivity and pollen availability).

Year is suggested to cause a significant variation in reproductive components such as the number of cones and the number of seeds per cone (Caron and Powell, 1989; Colangeli and Owens 1990; Houle and Fillion, 1993; Krouchi et al. 2004 among others).

Of the reproductive traits examined at cone level, seed efficiency is the most common one. It measures the filled seed produced per cone as a percentage of the seed potential (number of fertile ovules per cone) (Owens et al. 1990, 1991a; in Owens, 2005). Seed potential, for its part, corresponds to twice the number of fertile scales born on a cone since each scale may support two ovules.

Beside studies which examined variable reproductive traits of mature cones (seed numbers, cone and seed size and weight, etc.), other studies examined cone-seed contents through its successive developmental stages from pollination to cone maturity (Owens et al. 1990; Colangeli and Owens, 1990; Owens et al. 1991; Owens and Morris 1998; DiFazio et al. 1998; Anderson and Owens, 2001; Owens et al. 2005 and Owens and Fernando, 2007 among others). Such studies relied on controlled pollinations, morphological descriptions of cone contents along with anatomical dissections of ovules, embryos and seeds. They aimed to determining the causes of seed losses within cones, the moment of their occurrence and their importance in reducing seed set.

Among authors who determined seed efficiency (S.E.F.) and assigned a cause to different losses observed within cones, Owens et al. 1990 found a S.E.F. of 7% on *Thuja plicata* and recorded different sources of seed loss (i.e. no pollen: 28%; unviable pollen: 49%, other cause: 16%); Colangeli and Owens, 1990 registered on *Tsuga heterophylla*, a S.E.F. of 70% and losses owing to various causes (no pollen: 6%; ovule abortion: 5%; embryo degeneration: 18%, other prezygotic losses: 1%); Owens et al. 1994 found on *Pseudotsuga menziesii* a S.E.F. of 39% and losses to different sources (no pollen: 19%; ovule abortion: 11%; embryo degeneration: 20%; other prezygotic losses: 11%); Owens and Morris (1998) found on *Abies amabilis* loss to insect damage averaging 32 to 39% and loss due to failure of ovules to be pollinated averaging 26 to 31%; Anderson and Owens (2001) suggested the poor S.E.F. of *Taxus brevifolia* to be caused by poor pollination success, insect damage, or light limitation; Owens et al. (2005) on *Pinus contorta*

observed losses of filled seeds resulting mostly from self-pollination followed by self-fertilization, they also invoked insect and frost damage as causes of reduced filled seed production and cone survival in some years and sites.

Seed loss may occur at several stages during the reproductive cycle of a species and may result from ovule abortion, insufficient or unviable pollen, self-pollination, self-fertilization, embryo degeneration, insect damage, frost or insufficient light. The percentage of ovules and seeds lost and the stage at which losses occur vary with conifer species; therefore each species must be studied (Colangeli and Owens, 1990).

Winged structures described by authors within cones of conifers may include rudimentary ovules and/or seeds vs normal-sized seeds, infested vs sound seeds, and filled vs empty seeds.

A previous investigation on *Cedrus atlantica* (Krouchi et al. 2004) analyzed inter-individual variation in male and female fertility basing, among others, on the total number of seeds found on the fertile scales of the cone (i.e. normal-sized seeds and flat unviable ones).

The present investigation provides additional data on the proportion of rudimentary structures of the basal and distal part of the cone, and examines in detail the proportion of empty, infested, and/or filled seeds within the category of normal-sized ones.

Values of seed efficiency were compared among trees, stands and years. Individual components such as tree circumference, number of female cones and male strobili produced were considered as covariates.

The questions addressed through examination of cone-seed contents were as following: (1) what is the contribution of each category of unviable structure to seed loss? (2) do individual trees produce equal numbers of viable seeds per cone and consequently similar values of seed efficiency? (3) If not so, how important may be interindividual variations? (4) is a part of such variation explained by tree size and fertility? (5) do years and stands influence such reproductive parameters?

## 2. Material and methods

### 2.1. Study sites

Cone collections under analyses were made over 3 years (i.e. 1992 1993 and 2006) in a *Cedrus atlantica* forest (Tala-guilef, Djurdjura Mountain).

Collection of 1992 and 1993 concerned two adjacent, open stands where *Cedrus atlantica* is represented by isolated individuals. The south-oriented stand, located at an elevation between 1640 and 1700m, was coded as stand1, while the north-oriented stand located at an elevation around 1500m, was coded as stand 2. The maximum linear distance between these two stands did not reach 1 km.

The studied trees belong to a larger sample of individuals analyzed for male and female fertility variation (Krouchi et al. 2004).

Collection of 2006 was made in the same forest, on 64 individuals among which 59 located downstream the two previous stands at an elevation which did not exceed 1472m. Sampled trees included individuals located within stands of the species; at its marginal range towards lower elevations, it also included isolated individuals settled in open space outside the main stand.

The marginal range here refers to a transition zone between *Cedrus atlantica* and *Quercus ilex* on northwestern and southwestern orientations, around 1320 and 1360m of elevation, where *Cedrus atlantica* is represented by scattered individuals dominated by *Quercus ilex* regarding density of individuals but with a status of dominant to codominant tree regarding height. Isolated individuals for their part were harvested in open stands, 11 of them were sampled within the lower range of the species (but on mesic microsites) and 5 collected in the intermediate range of the species in the same stands as in 1992 and 1993. The geographic extent covered by the 3 years of collection, correspond to a linear distance of 3km in length and 1km in width. The geographic coordinates of the medium sampling point between these stands correspond to the so-called “forest house” (i.e. 36° 28'26,32''N and 4°00'13,34''E, 1472m a.s. l.).

Cones of *Cedrus atlantica* contain various winged structures: (1) rudimentary structures with a small lignified appendix in place of the ovule; found at the base and tip of the cone and with a decreasing size towards the basal part of the cone; (2) small flat winged structures with a seedcoat and small resin pockets but without megagametophyte and embryo, found in the fertile part of the cone where they occupy the same level as normal-appearing seeds so that a fertile scale might bear either two normal-appearing seeds, two flat seeds or a normal-appearing seed next to a flat one; (3) normal-appearing (i.e. normal-sized), round seeds which may be filled, empty or parasitized by a single larva of *Megastigmus* sp. These 3 subcategories of

normal-appearing seeds are not morphologically distinguishable from each others unless a dissection or radiography is performed.

Rudimentary structures are generally neglected during cone handling because normal-sized seeds, the only fraction to have an interest in forest regeneration, are not found on such part of the cone, therefore a maximal scale removal including the basal and distal part of the cone does not provide more round seeds.

In this present work we recorded rudimentary structures and evaluated their contribution to seed loss as if they were to contain round seeds.

## 2.2. Tree and cone sample size

Mature (i.e. two year-aged) cones were collected during autumn of each year. Collections were made at random from different branches of a tree. The number of cones harvested per tree varied between 2 and 14 depending on cone availability and crown access. The branches were reached from the ground using a tree pruner and very few trees were climbed.

Each sampled tree was tagged, measured for circumference and its location in the forest approximately recorded making it possible to identify the same tree in different years.

In 1992, we collected 190 cones on 31 trees of the south facing stand (st1) and 57 cones on 11 trees of the north facing stand (st2), totalizing 247 cones and 42 trees.

In 1993, we collected 124 cones on 34 individuals of the south facing stand and 56 cones on 16 trees of the north facing stand, totalizing 180 cones and 50 trees.

In 2006, we harvested 201 cones on 36 trees located within-stand, 86 cones on 11 trees of the marginal range and 96 cones on 17 isolated trees, totalizing 383 cones and 64 trees.

In 2008, we collected 388 cones on 68 trees which were processed the same as collection of 2006. The range of collection included all sites previously collected in 1992, 1993 and 2006. The data it provided was just used as indicative.

## 2.3. Measured parameters

Cone weight was measured during all years while cone length was measured only in 2006.

Normal-sized seeds and flat ones, which share the fertile scales of the cone, were visually sorted and recorded during all years, whereas rudimentary structures of the basal and distal part of the cone were sorted and recorded only during two years: in 1992, on a subsample of 57 cones collected on 11 trees of the stand2 and in 2006 on all cones.

Filled seeds were recorded each year; empty seeds for their part, were recorded in 1993 and 2006 on all cones, and in 1992 on a subsample of 100 cones belonging to 16 trees of the stand1.

Cryptic seed infestation by *Megastigmus* was recorded in 1992 on 100 cones of 16 trees and in 2006 on 383 cones of 64 trees.

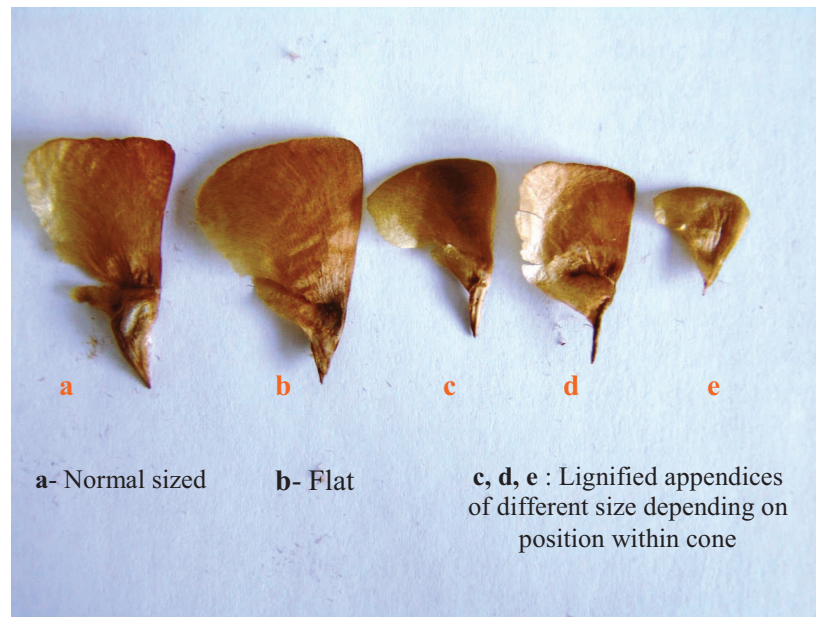
Floatation of normal-sized seeds in ethanol 96° allowed sorting of heavy (i.e. filled) seeds from light ones. Heavy seeds deposited in the bottom, while light ones floated. After their dissection floating seeds revealed either empty, parasitized, or with embryo and megagametophyte under a desiccation process.

With such technique it is possible to determine within the category of normal-sized seeds, the proportion of empty, parasitized and/or filled ones.

Each category of seeds (i.e. rudimentary, flat, empty, parasitized and filled) was counted and its corresponding proportion deduced.

Total number of seeds/cone was calculated in two ways: (1) mainly as the sum of normal-appearing seeds plus flattened ones without consideration of rudimentary structures, (2) and accessory as the sum of normal appearing-seeds plus flat ones plus rudimentary structures. The proportions of normal-appearing seeds and that of flat ones relatively to the total number of seeds/cone were calculated in two ways: with consideration of rudimentary structures and without their consideration.

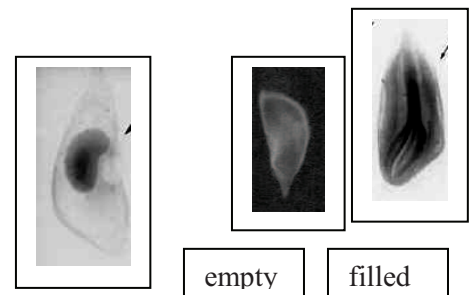
Seed efficiency was considered as the ratio of filled seeds to the sum of normal-sized seeds and flat ones. Its calculation involved only seeds recorded on the fertile part of the cone.



**A:** Illustration of cone seed contents. Normal-sized seeds may be effectively filled, empty or parasitized as illustrated below.



**B :** Contents of normal-sized but floating seeds (in ethanol 96°) as revealed after tegument breakage.  
**a):** empty seeds showing a tegument but without embryo and endosperm (only a transparent pocket is remnant)  
**b):** endosperm and embryos under a desiccation process.



Parasitized by *Megastigmus* larvea

**C:** Radiography of normal-sized seeds showing parasitized, empty and filled contents. Filled seed showed an endosperm and a sound embryo with cotyledons clearly distinguishable.

**Planche 5:** Illustration of different categories of seeds in the cone (**A**) and of the normal-sized seed contents (**B** and **C**).

## 2.4. Statistical analyzes

In order to determine the contribution of years, stands and trees (through their size and fertility) to variation of cone size and its seed contents, we performed analyzes of variance on the software R using the “lme” function where tree was considered as a random factor, year and stand as fixed ones, while cone and pollen production per tree and its circumference were used as covariates.

Tree circumference was available for all years; female cones and male strobili considered were those recorded in autumn 1992 and 1993. We cumulated for a given tree its cone production over three successive years, using the number of mature cones (i.e. 2 year-aged cones recorded in autumn 1992 and 1993) and 9 month-aged ones recorded in summer 1993. Male strobili production was recorded on trees in autumn 1992 and 1993. For statistical purpose trees were ranked for the number of male strobili produced each year separately.

Pollen production was higher in 1992 comparatively to 1993, while cone production was the highest in autumn 1993; the lowest in autumn 1992 and intermediate in 1994. One might note that, 1 and 2 year - aged cones recorded in autumn 1992 are not generated by the pollen production recorded at the same period; if it were to be deduced, pollination success of autumn 1992 would have been through 2 year-aged cones in autumn 1994, and that of autumn 1993 through 2 year-aged cones in autumn 1995. Therefore none of the mature cones harvested in autumn 1992 and 1993 and analyzed in the present study for seed contents, are directly generated by the pollination sessions analyzed. Indeed, mature cones harvested in autumn 1992 resulted from the pollination session of autumn 1990; those harvested in autumn 1993 resulted from the pollination session of autumn 1991. Given this, pollen production was used here solely as an indicator of the potential of harvested trees to invest in female and/or male functions.

Stand and tree effects were analyzed in each year separately. Year effect was analyzed on a sample of trees harvested both in 1992 and 1993 in either stand. Such effect was analyzed in combination with stand and tree effect. For variables such as cone weight, total number of seeds/cone, number of normal-sized seeds and flat ones, year effect was tested on 282 cones of 27 trees, while for the number of filled seeds/cone and seed efficiency it was tested on a lower sample of cones and trees (i.e. 262 cones of 18 trees) due to missing data.

The strength of the relationships between variables was examined through Pearson’s correlation coefficients.

## 3. Results

The basic statistics for all parameters over stands and years and range per tree are given in table 1 and 2 while results of analyzes of variance are given in table 3.

### 3.1. Cone size and weight

Cone weight showed an overall mean of 55.74g in 1992; 61.90g in 1993 and 55.35 g in 2006.

Mean values per tree for this parameter included a range from 32.55 to 111.92 g in 1992; 30.82 to 111.03 g in 1993 and 30.78 to 114.31g in 2006.

Cone weight is the trait which showed the greatest variation among trees with inter-individual differences explaining between 67.49 and 80.66% of this parameter variation. In year 1992 cone weight was slightly influenced by tree circumference ( $P = 0.05$ ) while this effect was not observed in other years. Examination of individual cone weights and circumferences showed that in 1992 the sample of trees examined for cone traits, included an individual with the biggest circumference (227cm) which bore in the same time relatively heavy cones (75 to 94g), but once such tree was temporarily removed, circumference was not linked to cone weight so that for example to a circumference of 135 cm was associated a large range of cone weights (27 to 80 g).

Pollen production in 1993 showed a slight but significant effect on cone weight. To understand the origin of such significance we examined values per tree for these two parameters, it appeared thereafter that such relationship was not the rule for all individuals but only for few ones which were the highest pollen contributors for that year within the sample of trees analyzed for cone traits: The individual with the highest male contribution (1400 male strobili) bore cones of heavy weight (100 to 107g); the second most important pollen contributor (700 male strobili) bore cones of intermediate weights (70 – 73g), whereas pollen contributions around 200 male strobili coincided in some cases, with cone weights of 35g, but once removed

the highest pollen contributors, the relationships between pollen production and cone weight was not apparent.

Since cone weight in 1993 is strongly correlated to total number of seeds per cone ( $r = 0.66$ ,  $P = 0.001$ ), the significance observed this year between seed numbers and pollen production was generated by the same individuals and therefore may be explained the same way.

The south-oriented stand (stand1) and the north-oriented one (stand2) differed significantly for cone weight in 1993 but not in 1992. In year 1992 we registered a relatively similar cone weight in stand1 (56,42g) and stand2 (53.46g), whereas in 1993 we registered a lower cone weight in stand1 (i.e. 57.17g) comparatively to stand2 (i.e. 72.36g). This inconstancy in significance of statistical results can be explained by the fluctuation in the composition of the sample of trees harvested each year in stand2. Sample of 1992 consisted of a larger range of cone weights representing a larger number of trees than in 1993. Trees collected in 1993 were mainly represented by a subsample of heavy cone producers, not that similar cone weights did not exist in the stand1 but they were diluted in the larger sample of trees harvested there. One may remind that cone size was not a criterion of tree sampling and that such fluctuation in sample composition in stand 2 was not intended but only the result of cone scarcity and accessibility.

Stand effect was also significant on cone weight in 2006, with cones collected on isolated trees as the heaviest (63.53g); those from the marginal range as intermediate (55,48g) and those collected within-stand as the lightest (50.96g). The maximum difference over stands for this trait reached 13g.

The subsample of trees harvested both in 1992 and 1993 did not show a significant variation in cone weight across these two years, indicating a relative constancy of trees for this trait.

Cone length which was measured solely in 2006 showed an overall mean of 6.47cm with a range per tree between 4.96 and 8,06 cm, and values per stand averaging 7.09; 6.44 and 6.15 cm respectively on isolated trees, marginal ones and within-stand ones, leading to a maximum difference among stands of nearly 1cm.

An allometric relationship was revealed between cone weight and cone length ( $r = 0.80$ ;  $P = 0.001$ ;  $n = 383$  cones) indicating that heavy cones are likely to be long.

### **3.2. Total number of seeds per cone**

Total number of seeds/cone recorded in 1992, 1993 and 2006 averaged respectively 133.76, 132.59 and 123.6 when rudimentary structures were discarded. Their consideration enhanced total number of seeds/cone to 152 in 1992 and to 142.3 in 2006.

Comparison of years, stands, and trees for total number of seeds/cone calculated without consideration of rudimentary structures provided the following results.

Tree effect was significant in all years, it explained between 57.88 and 69.53% of this trait variation. Range per tree included values between 97.5 and 165.5 seeds in 1992; between 84 and 179.33 seeds in 1993; between 76.67 and 197.5 seeds in 2006.

Stand effect was significant in 1993 and 2006 but not in 1992. In 1992, stand1 and 2 provided similar numbers of seeds/cone (134 in stand1 and 135 in stand2 with corresponding cone weights of 56 and 53g respectively). Comparable values of cone weight resulted in comparable numbers of initial ovules/cone referred to as the total number of seeds borne on the fertile scales of the cone.

In 1993, stand1 produced a lower number of seeds/cone (i.e. 128 in stand1 vs 142 in stand2 with corresponding cone weights of 57 and 75g). This indicates that total number of seeds/cone is sensitive to variation of cone weight. Tendency substantiated by the positive correlation between these two parameters ( $r = 0.51$ ;  $P = 0.001$  in 1992, and  $r = 0.66$ ;  $P = 0.001$  in 1993). These allometric relationships suggest the number of ovules initiated per cone to be proportionate to cone weight.

Stand effect was also significant in 2006 with a maximum difference of 18 seeds/cone across stands. The highest total number of seeds/cone (i.e. 137) was observed in the stand which showed the highest cone weight (i.e. 63,53g). Effectively, there was a positive relationship between cone size and its total number of seeds ( $r = 0.42$ ;  $P = 0.001$  with cone length and  $r = 0.49$ ;  $P = 0.001$  with cone weight).

The sample of trees harvested in the two consecutive years (1992 and 1993) did not show a significant variation in the initial number of ovules per cone, number which was rather the same (i.e. 130 seeds). Such result is logical since the cones which bore such seeds did not significantly vary for weight.

**Table 1:** Basic statistics for collection of 1992 and 1993

Parameter	Year 1992				Year 1993			
	Range per tree	mean in stand1	mean in stand2	Overall mean and SD	Range per tree	mean in stand1	mean in stand2	Overall mean and SD
Cone weight (g)	32.55 – 111.92	56,42	53,46	55.74 ± 19.17	30.82 – 111	57,17	72,36	61.90 ± 20.08
Total number of seeds/cone	97.5 – 165.5	133,53	134,53	133.76 ± 18.51	84 – 179.33	128,27	142,16	132.59 ± 24.13
Number of normal-sized seeds/ cone	26.85 – 126	74,51	59,77	71.11 ± 27.54	13.33 – 152	100,16	86,91	96.04 ± 33.76
Number of flat seeds/ cone	26 – 122.2	59,02	74,75	62.65 ± 27.65	7 – 115.5	28,01	54,30	36.19 ± 28.25
Number of filled seeds/cone	14.65 – 114.67	59,52	43,37	55.78 ± 28.12	4.67 – 133.33	90,77	74,54	85.37 ± 33.33

**Table 2:** Basic statistics for collection of 2006.

Parameter	Range per tree	Type of stand			Overall mean and SD
		isolated trees	Within stand	Marginal range	
Cone length (g)	4.70 – 8.88	7.04	6.15	6.58	6.46 ± 01.02
Cone weight (mm)	30.78 - 114.31	65.50	50.96	54.31	55.35 ± 17.46
Number of normal-sized seeds/cone	4.17 - 127	72.98	59.58	47.10	60.14 ± 30.57
Number of flat seeds/cone	20.8 - 118	63.59	59.69	71.84	63.45 ± 28.45
Number of filled seeds/cone	2.17 - 120	67.27	54.91	41.41	53.43 ± 29.21
Number of rudimentary structures	2.33 - 61.17	17.15	20.05	17.50	18,75 ± 14,51
Total number of seeds/cone excluding rudimentary structures	76.67 - 197.5	136.81	119.26	118.94	123.6 ± 25.82
Total number of seeds including rudimentary structures	110.5 - 225.5	153.96	139.32	136.44	142,3 ± 26,42

**Table 3:** Basic statistics for collection of 2008

Parameter	Range per tree	range			Overall mean and SD
		upper	intermediate	lower	
Cone length (cm)	5.75 – 9.62	7,13	07,14	07,08	07.11 ± 0.90
Cone weight (g)	39.69 - 130.05	73,68	69,21	67,78	70.35 ± 19.59
Number of normal-sized seeds/cone	10.5 - 149	102,97	96,40	78,28	91.05 ± 31.68
Number of flat seeds/cone	5.67 - 123	25,88	38,89	49,26	38.30 ± 26.51
Number of filled seeds/cone	5.33 – 141.67	88,59	80,15	57,87	73.72 ± 33.00
Number of rudimentary structures					
Total number of seeds/cone excluding rudimentary structures	81.75 – 169.33	128,84	135,22	127,54	129.34 ± 22.07
Total number of seeds including rudimentary structures					

### 3.3. Number of rudimentary structures per cone

Overall means registered for the number of rudimentary structures in 1992 and in 2006 were respectively equal to 16.67 and 18.75; values which represented 10.6 and 12.98% of the total number of seeds/cone calculated with consideration of such structures.

Mean values per tree for this parameter ranged from 5.67 to 25.75 in 1992 and from 2.33 to 61.17 in 2006. Such structures represented per tree between 3.95 and 16.60% of the total number of seeds /cone in 1992, between 4.48 and 44.97% of such total in 2006. One might notice that the tree with the highest proportion of rudimentary structures in 2006 was located within-stand and surrounded by neighbors sharing the same micro-site conditions without showing as many unviable structures. In fact, cone weight and size don't provide a complete picture about cone architecture and shape; cones of comparable weight may have different shapes and contain different numbers of unfertile scales at their basal parts.

The number of rudimentary structures/cone did not vary significantly between stands in 2006.

Consideration of rudimentary structures in the calculation of the total number of seeds/cone, decreased the proportion of flat seeds by approximately 6.78% in 1992 and 7% in 2006, and that of normal-sized seeds by approximately 3.62% in 1992 and 5.98% in 2006. This suggests a relatively slight impact of rudimentary structures on the total number of seeds/cone as well as on the fraction of normal-sized seeds. This confirms the validity of the practice which consists in ignoring such structures during cone handling limiting therefore seed records to the fertile part of the cone.

### 3.4. Number of normal-sized seeds per cone

As mentioned in material and methods, normal-sized seeds can be well developed and filled, empty or infested. Seed infestation can be morphologically detectable or cryptic (when caused by *Megastigmus* larva). A fraction of normal-sized seeds might also be damaged during cone processing but this does not constitute an intrinsic factor of seed efficiency and reproductive success.

Over years, we recorded fluctuating numbers of normal-sized seeds/cone: 71.11; 96.04 and 60.12, respectively in 1992; 1993 and 2006 representing 53.27; 72.41 and 48.26% of total number of seeds (i.e. of the ovules born on the fertile scales of the cone). Note that the minimum number of normal-sized seeds recorded on individual cones included values as low as 1 and 11 seeds over investigated years, indicating that cones are kept on trees till the mature stage even with a very low number of normal-sized seeds.

In 2008, we recorded an average of 91 normal-sized seed/cone among 388 cones of 68 individuals which indicate as in 1993 a good seeding year in terms of number of seeds/cone.

Empty seeds for their part were found at relatively low rates within the category of normal-sized seeds. Overall means averaged 10.43; 10.33 and 5.16 empty seeds respectively in 1992; 1993 and 2006 corresponding to 15.49; 12.23 and 10.47% of normal-appearing seeds, indicating that most of seeds recorded as normal-appearing (i.e. well developed) were filled. Over the three investigated years, normal-sized seeds contained relatively low and stable proportions of empty seeds which therefore may not significantly impact the final number of normal-sized seeds. This corroborated by collection of 2008 among trees representing all previously investigated stands which provided an average of 8.9 empty seeds/cone representing 11.6% of normal-size seeds/cone.

Regarding infested seeds, they were recorded at a very low proportion among normal-sized seeds. On the collection of 1992 we recorded two categories of seed infestation: a cryptic seed infestation by *Megastigmus sp* larva detectable after seed dissection or radiography and seeds showing a hole on which were observed between 4 and 5 identical but unidentified larvae.

Seed infestation by unidentified larvae in year 1992 concerned 28 trees of 42 one; 63 cones of 247 one and an average of 2.71 normal-sized seeds/cone, values equivalent to infestation rates which concerned 66.66% of trees; 25.4% of cones and 4.21% of seeds/cone.

Such infested seeds were counted as normal-sized but were discarded from floatation in ethanol 96° which was performed only on those seeds both normal-sized and apparently sound.

Cryptic seed infestation by *Megastigmus* larvae checked on 100 cones of 16 individuals collected in 1992, revealed solely 6 infested cones (16% of cones infested) belonging to 4 individuals (i.e. 25% of trees infested) and an average of 0.13 infested seeds/cone (i.e. 0.38% of seeds infested/cone).

Level of seed infestation owing to *Megastigmus* larvae is lower than that caused by unidentified larvae, but globally both of these two sources of seed loss remained low even though we recorded a maximum number of 52 seeds infested by unidentified larvae on a single cone out of 63 infested one.

In 2006 we recorded solely seed infestation by *Megastigmus* larvae which concerned 7 individuals out of 64 one, 10 cones out of 383 one and an average of 0.05 seeds/cone, resulting in infestation rates which concerned 10.93% of trees; 2.6% of cones and 0.087% of seeds/cone.

In 2008 infestation by *Megastigmus* concerned 13.24% of trees and 0.13% of seeds/cone.

Each year, trees developed to the normal size different numbers of ovules among those initiated on the fertile scales of the cones. Such numbers ranged from 26 to 126 seeds in 1992; 13.33 to 152 in 1993 and 4.17 to 127 in 2006, these differences of great many folds resulted in trees explaining between 57.23 and 58.38% of this parameter variation. Note that for this parameter trees explained a similar amount of variation whatever the year.

Tree circumference did not influence this trait neither did rank of trees for male strobili production or their cumulated cone production. Nevertheless, in the case of the subsample of trees compared across two years (1992 and 1993), the cumulated cone production showed a slight but significant influence on the number of normal-sized seeds/cone (see table 4).

Stands did not differ for this parameter in 1992 and 1993 but did in 2006. Analysis of variance was not sensitive to a difference of 13 seeds between stands in 1992 and of 15 seeds in 1993 but was sensitive to a difference of 26 seeds in 2006. In the latter year we registered the highest number of seeds on isolated trees (72.98) and the lowest (47) on trees of the marginal range, while within-stand trees showed an intermediate number of seeds (59.58).

On the subsample of 26 trees examined both in 1992 and 1993, we found a significant inter-annual variation in the number of normal-sized seeds/cone with a difference of 28.84 seeds to the advantage of year 1993, which may be therefore considered as a relatively better seeding year.

### 3.5. Number of flat seeds per cone

We registered overall means of 62.65; 36.19 and 63.45 flat seeds/cone, respectively in 1992, 1993 and 2006, values representing 46.73; 27.55 and 51.74% of the total number of ovules initiated on the fertile scales. Obviously, flat seeds were found at the lowest proportion in 1993 in comparison with the two other years.

Mean values per tree varied by great many folds ranging from 26 to 122.2 in 1992; 07 to 115.5 in 1993, and 20.80 to 118 in 2006. Therefore, 47.92 to 58.38% of this parameter variation was attributable to differences between trees. None of the covariates included in the analysis of variance (tree circumference, cone and pollen production) influenced this parameter.

In 2008, we recorded an average number of 38 flat seeds/cone, corresponding to 30% of initial ovules born on the fertile part of the cone.

One may note the concordance of values recorded in 2008 with those found in 1993.

Difference between stands was significant in 1993 with 26.30 more flat seeds in stand2 comparatively to stand1, while it was not significant in 1992 and 2006. Indeed, for these two years of collection, analysis of variance was not sensitive to a maximum difference of 12 to 16 flat seeds/cone across stands (see table1 and 2).

Number of flat seeds/cone varied significantly between 1992 and 1993, with 28.51 more flat seeds produced in 1992. Inversely, we registered a lower number of normal-sized seeds in 1992 comparatively to 1993. Within the fertile part of the cone, number of normal-sized seeds and that flat unviable ones fluctuated at the expense of one another.

Effectively, over the three investigated years, normal-appearing seeds and flat ones showed fluctuating and antagonistic proportions representing respectively, 53.27 vs 46.73% of total number of seeds/cone in 1992; 72.41 vs 27.55% in 1993 and 48.26 vs 51.74% in 2006. Such antagonism is also indicated by the negative correlation observed each year, between the number of these two categories of seeds (i.e.  $r = -0.78$  in 1992;  $r = -0.72$  in 1993 and  $r = -0.62$  in 2006). As a result, we observed a low seed set in years of high proportion of flat seeds and vice versa.

This antagonism is also kept on the larger sample of 68 trees collected in 2008 and which include all ranges (stands) previously investigated (see annexes IVa & IVb )

**Table 4:** F value significance for tested factors and percent of variance explained by trees in variation of cone size and seed numbers

year of collection	Trait	stand	year	circumference	Cumulated cone production	Pollen production in 1992	Pollen production in 1993	Variance explained by trees (%)
1992	Cone weight	ns		*	ns	ns	ns	67.49
	Total number of seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	63.92
	Number of normal-sized seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	58.35
	Number of flat seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	58.38
	Number of filled seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	50.35
	Seed efficiency	ns		ns	*	ns	ns	49.31
1993	Cone weight	***		ns	ns	ns	*	80.66
	Total number of seeds/cone	**		ns	ns	ns	*	69.53
	Number of normal-sized seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	57.23
	Number of flat seeds/cone	***		ns	ns	ns	ns	53.64
	Number of filled seeds/cone	ns		ns	ns	ns	ns	48.14
	Seed efficiency	***		ns	ns	ns	ns	39.07
1992 and 1993	Cone weight	*	ns	*	ns			66.76
	Total number of seeds/cone	ns	ns	ns	ns			51.76
	Number of normal-sized seeds/cone	ns	***	ns	*			43.47
	Number of flat seeds/cone	ns	***	ns	ns			48.95
	Number of filled seeds/cone	ns	***	ns	*			33.85
	Seed efficiency	ns	***	ns	ns			34.94
2006	Cone length	*		ns				73.64
	Cone weight	*		ns				75.37
	Total number of seeds/cone	**		ns				57.88
	Number of normal-sized seeds/cone	**		ns				58.95
	Number of flat seeds/cone	ns		ns				47.92
	Number of filled seeds/cone	**		ns				57.93
	Seed efficiency	*		ns				55.20

**Table 5:** Values of correlation coefficients between categories of seeds per cone over 4 years of collection.

		Cone weight	Total number of seeds	Number of normal sized seeds	Number of flat seeds	Number of filled seeds
year 1992 (n = 247 cones)	Cone weight	1,00				
	Total number of seeds/cone	0,53	1,00			
	Number of normal sized seeds/cone	0,33	0,34	1,00		
	Number of flat seeds/cone	0,01	0,33	<b>- 0,78</b>	1,00	
	Number of filled seeds/cone	0,35	0,37	0,89	-0,66	1,00
year 1993, (n = 162 cones)	Cone weight	1,00				
	Total number of seeds/cone	0,65	1,00			
	Number of normal sized seeds/cone	0,39	0,55	1,00		
	Number of flat seeds/cone	0,07	0,17	<b>- 0,72</b>	1,00	
	Number of filled seeds/cone	0,38	0,52	0,97	- 0,71	1,00
year 2006 (n = 383 cones)	Cone weight	1,00				
	Total number of seeds/cone	0,49	1,00			
	Number of normal sized seeds/cone	0,35	0,50	1,00		
	Number of flat seeds/cone	0,08	0,37	<b>- 0,62</b>	1,00	
	Number of filled seeds/cone	0,35	0,50	0,99	- 0,61	1,00
Year 2008 (n = 388 cones)	Cone weight	1,00				
	Total number of seeds/cone	0,29	1,00			
	Number of normal sized seeds/cone	0,28	0,56	1,00		
	Number of flat seeds/cone	-0,10	0,16	<b>-0,73</b>	1,00	
	Number of filled seeds/cone	0,27	0,51	0,89	-0,64	1,00

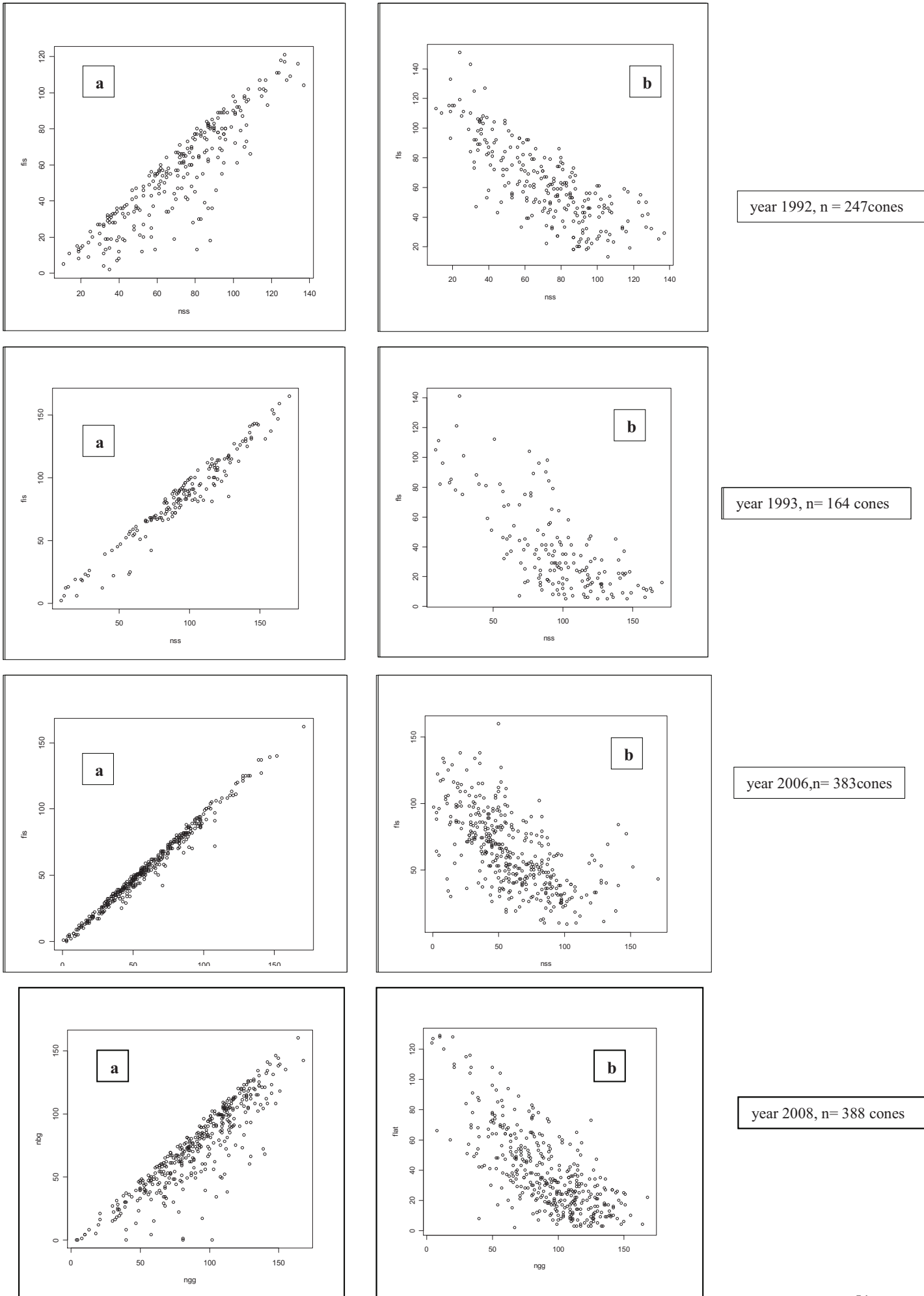


Fig.1: Variation of the number of filled seeds (a) and that of flat seeds (b) as a function the number of normal-sized seeds across years.

### 3.6. Number of filled seeds per cone

In 1992, we registered 55.84 filled seeds/cone on 247 cones (representing the whole sample of cones) and 57.17 seeds on a fraction of 100 cones. As a reminder, on this sub-sample of cones we checked floating-seed contents, instead of just recording the fraction of heavy (filled) seeds. Filled seeds represented 79.51% of normal-sized seeds when examined on 247 cones and 83.31% when examined on the hundred of cones. This indicates relatively comparable amounts of filled seeds/cone basing on cone samples of different size within the same population of trees.

In 1993 we recorded an overall mean of 85.35 filled seeds/cone and in 2006, an overall mean of 53.43 filled seeds/cone, values representing respectively, 87.77 and 87.10% of normal-sized seeds/cone, indicating that most of seeds visually identified as normal-sized and fully developed revealed effectively filled after floatation in ethanol 96°. In 2008 we recorded an average number of 74 filled seeds/cone, corresponding to 78% of normal-sized seeds/cone.

The low difference between values provided by the two successive records of normal-sized seeds (i.e. a visual record followed by a record after floatation in ethanol 96°) is substantiated by the high values of correlation coefficients observed between the number of normal-sized seeds and that of filled ones ( $r = 0.89$ ,  $n = 247$  cones;  $r = 0.97$ ,  $n = 162$  cones and  $r = 0.99$ ;  $n = 383$  cones for year 1992; 1993 and 2006 respectively), see also figure 1 and annexe IVc.

Mean values per tree for this parameter ranged from 14.65 to 114.67 in 1992; 4.67 to 133.33 in 1993; and 2.17 to 120 in 2006, indicating differences of great many folds between trees which explained 48.14 to 57.93% of this parameter variation. Covariates such as tree circumference, cone and male strobili production did not influence this parameter in either year (1992 or 1993).

Number of filled seeds/cone varied significantly between stands in 2006 with a maximum difference of 26 filled seeds, whereas in 1992 and 1993 a maximum difference of 16 filled seeds between stands was not statistically significant.

In 2006, the highest number of filled seeds/cone (i.e. 67.27) was observed among isolated individuals; the lowest (i.e. 41.41) on individuals of the marginal range, and the intermediate (i.e. 54.91) on trees located within-stand. These values represented respectively 91.69; 90.94 and 83.85% of normal-sized seeds/cone. One may note that the proportion of filled seeds in the marginal range was slightly below the overall mean for this year (i.e. 87%).

On the subsample of 18 trees harvested in both years (1992 and 1993), we registered a significant inter-annual variation in the number of filled seeds/cone years, with 34.67 more filled seeds/cone in 1993 comparatively to 1992. Year 1993 showed a higher number of normal-sized seeds/cone within which we recorded also a higher number of filled seeds. The concordant superiority of year 1993 relatively to year 1992 for these two variables is explained by their strong correlation as pointed out above.

### 3.7. Seed efficiency

Seed efficiency (S.E.F.) defined as the ratio of filled seeds to the total number of ovules initiated on the fertile scales (including normal-sized seeds and flat unviable ones but excluding basal and distal rudimentary structures) provided the following proportions: 41.47 and 43.81% in 1992 respectively on the whole sample of 247 cones and on the subsample of 100 cones.

Seed efficiency averaged 63.62% in 1993; 42.73% in 2006 and 63% in 2008.

This indicates that in a good seeding year 63 to 64% of ovules initiated on the fertile scales of the cone may fully develop to filled seeds, whereas in relatively lower seeding years the proportion of ovules which fulfilled such development was lower.

Additionally, it appeared from cone records on trees in 1992 and 1993 and their visual estimation in 2006, that trees yielded a lower number of two year-aged cones (i.e. mature cones among which we collected the samples under investigation) in 1992 and 2006 comparatively to 1993. Both cone production and seed efficiency were higher in 1993 comparatively to 1992.

Per tree, values of S.E.F. included a range from 11.58 to 75.78% in 1992; 4.13 to 84.30% in 1993; and 2.6 to 71.12% in 2006. These inter-individual differences are of great many folds, explaining between 34.94 and 55.20% of this parameter variation. Tree circumference did not influence this parameter while the

cumulated cone production influenced it slightly ( $P = 0.05$ ). To understand the origin of such significant even slight effect, we reexamined in detail values per tree for cumulated cone production and S.E.F. It appeared thereafter that the 2 individuals with the highest cumulated number of cones (1079 and 722 cones) displayed only a S.E.F. of 42 and 18% respectively. Once these two individuals were temporarily discarded, the tendency to a negative relationship between the two variables disappeared and their relative independence highlighted so that for example to a S.E.F. of 50%, corresponded a large range of cumulated numbers of cones: 4; 71; 120; 200; 260 and 388.

Values of S.E.F. also indicated that cones are kept on trees even with a very low proportion of filled ovules. There were effectively individual cones which contained no filled seeds or as low as 2 ones, resulting in values of S.E.F. nil or lower than 2%. Such cones contrasted with some others which displayed for this parameter a S.E.F. which reached a maximum of 79% in 1992; 95% in 1993 and 88% in 2006.

Seed efficiency differed significantly between stands in 1993 and 2006. Mean values per stand ranged in 1993, between 51.43% (st2) and 69.53% (st1). For that year, values of S.E.F. below the overall mean were observed on 87% of trees in stand2 and 32% of trees in stand1. Moreover, the lowest values of S.E.F. for that year ( $\leq 34\%$ ) were observed on few trees of stand2. In 1992, values of S.E.F. did not differ significantly between stands; they were rather more homogeneously distributed over individuals with values below the overall mean observed on 55% of trees in stand2 and 45% of trees in stand1.

In year 2006, values of S.E.F. averaged 34.5% on the marginal range, 46% within-stand and 48% on isolated trees. Per tree, values below the overall mean were observed on 75% of individuals in the marginal range, on 29% of within-stand ones, and on 35% of isolated trees, indicating an obviously lower S.E.F. in the marginal range which concerned  $\frac{3}{4}$  of individuals in this area.

Values of S.E.F. varied significantly across year 1992 and 1993 with overall means of 64% in 1993 and 40% in 1992 observed on a subsample of trees harvested in both years. Consequently, there was a difference of 24% in S.E.F. to the advantage of yr 1993 which not only showed a higher number of 2 year-aged cones in autumn 1993 but also a higher S.E.F. on a fraction of such cones.

One may note that the larger sample of 68 trees sampled in 2008 and including all the ranges (stands collected in previous years) we registered a S.E.F. of 63% which corresponds to a good seeding year at cone level.

#### 4- Discussion

Values of seed efficiency calculated for *Cedrus atlantica* in the present study (i.e. 42.73 to 63.62%) are intermediate between those reported for other coniferous trees. Such values are relatively higher than those mentioned by the following sources: Owens et al. 1990 on *Thuja plicata* (7%); Owens et al. 1991 on *Pseudotsuga menziesii* (39%); de Groot and Schnekenburger, 1996 on *Pinus banksiana* (24%); Owens and Morris, 1998 on *Abies amabilis* (18 to 22% depending on site); Anderson and Owens, 2001 on *Taxus brevifolia* (5%); Owens and Danilo, 2007 on *Pinus monticola* (5 to 30% respectively after wind pollination and operational supplemental mass pollination); Mapula-Larreta et al. 2007 on populations of *Pseudotsuga menziesii* in Mexico (14 to 42%). Nevertheless, some sources mentioned values of S.E.F. higher than our finding: e.g. Colangeli and Owens 1990 for *Tsuga heterophylla* (65 and 69% respectively after wind and cross-pollination), de Groot and Schnekenburger, 1996 for *Picea mariana* (60%).

Regarding sources of seed loss, the present study indicated that cone-seed set, appreciated through the number of normal-sized seeds/cone, might be reduced owing to rudimentary structures by approximately 4 to 6%; to empty seeds by 10 to 15%; to insect infestation by 4.21% and to flat seeds by 27.55 to 51.74% and even by 85% as observed in 2001 (data not shown). Therefore, flat seeds seem to constitute the major cause of seed loss at cone level. This trend is substantiated by values observed on individual cones, which developed to normal-sized seeds a proportion of the ovules initiated on the fertile part of the cone as high as 89; 98 and 92% in 1992, 1993 and 2006 respectively, values to which were associated very low proportions of flat seeds (i.e. 11; 02 and 08% respectively in 1992, 1993, and 2006). The corresponding S.E.F. reached values as high as 79; 95 and 88% in 1992, 1993 and 2006, suggesting that basically a cone may develop to filled seeds most of the ovules initiated on its fertile scales given that the proportion of flat unviable seeds is low.

Rates of seed infestation by *Megastigmus* sp (0.087 to 0.38% infested seeds/cone in 2006 and 1992 respectively) correspond to the lowest values observed on the species in its area of introduction (i.e. southern France) where *M. schimitsekii* infested 0.3 to 12.5% of *Cedrus atlantica* seeds over three consecutive years (1996, 97 and 98) and *M. pinsapinis* infested 0 to 4.1% of seeds for the same period (Fabre et al. 2004). Basing on radiography of seeds produced in 1999, the same source reported infestation rates of 43.4% owing to *M. schimitsekii* and 2.4% to *M. pinsapinis*.

Regarding the effect of analyzed factors (trees, stands and years) on studied parameters (cone size and seed numbers); it appeared that trees influenced markedly variation of each parameter. Year caused significant variations in the number of seeds/cone and the proportion of filled seeds/cone. Stands influenced nearly all parameters in 2006 none of them in 1992 and some of them in 1993 (cone size, number of initial ovules, number of flat unviable seeds and seed efficiency). In 2006, sampled stands were more contrasted than those investigated in 1992 and 1993 at least regarding density of individuals and their localization relatively to the main species range in that forest.

Globally, years of good and those of low cone production were synchronized across stands with 1993 as a masting year comparatively to 1992 regarding the number of 2 year-aged cones recorded. Additionally, year 1993 yielded a higher number of normal-sized seeds/cone and higher seed efficiency than year 1992.

Within a global year effect on reproductive parameters, we registered inter-individual differences, and in some cases, inter-stand differences.

Whether stands are enough contrasted or relatively homogeneous to show significant differences for reproductive parameters such as those under investigation, we registered great inter-individual differences not always explained by tree fertility or size.

Effectively, a great variation of parameters was attributable to differences between trees which explained up to 80.66% of variation in cone weight, 58 to 69% of variation in the total number of seeds/cone; 43 to 59% of variation in the number of normal-sized seeds/cone; and 40 to 50% of variation in the number of filled seeds/cone and a high of 55% in variation of S.E.F. This suggests that the control exerted by trees on cone size and the total number of seeds/cone (i.e. number of ovules initiated/cone) is stronger than their control on subsequent parameters such as the number of normal-sized seeds/cone or the proportion of filled seeds, because variation of the latter variables may involve additional factors not controlled in the present study.

The role of the individual component as a major source of variation in seed set is reported in other studies. Mosseler et al. 2004 observed on *Pinus rigida* that most of variation in seed and seedling growth traits was attributable to differences among trees within stands and to a lesser extent among stands within a population; Owens et al. 2005 found the clonal effect to be the most important factor in variation of seed production over seed orchards of *Pinus contorta* of the northern and southern latitudes and Noland et al. 2006 found on *Pinus strobus* a much greater variation among individuals than between stands or seed years for parameters such as seed yield per cone, the proportion of sound, partially filled and sound seeds and seed mass. Arista and Talavera 1996 observed significant differences in seed viability among trees of *Abies pinsapo*.

The individual component may act through tree size as mentioned by Sutton et al. 2002 who observed on *Pinus resinosa* cone abundance among trees significantly and positively correlated with stem diameter and basal area increment and Noland et al. 2006 who observed on uncuts stands of *Pinus strobus* a higher seed mass for trees with dominant crown class, larger live crown ratios and smaller heights to diameter ratio. Conversely, Messaoud et al. 2007 did not find a significant influence of DBH or competition index on the number of seeds/cone and the percentage of filled ones for 3 coniferous species.

The individual component may also act through a genetic control of some reproductive parameters as suggested for *Pinus sylvestris* by Kärkkäinen et al. 1999 who found a higher cone production and a lower seed abortion rate on good maternal genotypes comparatively to bad ones.

Through the present study, it appeared that tree circumference did not show a constant and noticeable influence on cone size and related seed numbers, neither did tree fertility, appreciated through the

cumulated cone production over three successive years or rank of trees for pollen produced over two successive years. Nevertheless, our previous investigation on trees of stand 1 and 2 (Krouchi *et al.* 2004) indicated a positive relationship between tree size (circumference and height) and the importance of its reproductive effort (i.e. male and female contributions).

On the other hand, the number of ovules initiated per cone (referred to as the total number of seeds per cone in exclusion of its basal and distal rudimentary structures) revealed proportionate to cone size. This is a logical trend since a bigger cone may contain a larger number of scales which in turn may support a larger number of ovules. Records of scales concomitantly to cone size measurement on a sample of 135 cones collected on 13 trees in stand1 during autumn 2002 (data not shown) indicated an increasing number of scales with increasing cone size ( $r = 0.68$  with cone weight;  $r = 0.58$  with cone length). Nevertheless, it appeared from the present work that the proportion of filled seeds/cone varied independently of cone size. Result concordant and complementary with our previous investigation (Krouchi *et al.* 2004) which indicated a relative independence between the number of cones produced by trees and cone-seed contents in terms of total number of seeds and proportion of normal-sized seeds/cone. This result is also in agreement with that of Mapula *et al.* 2007 who observed on populations of *Pseudotsuga menziesii* with larger cones, greater seed potential and heavier seeds but not necessarily higher reproductive or seed efficiency.

From seed records performed, it appeared that cones are kept on trees to the mature stage even with a very low number of normal-sized seeds. Additional data (not shown) indicate a drastic reduction in the number of female cones at early stages (before age of 1 year) and seed weight representing solely a negligible fraction of cone weight.

Indeed, records of female cones on branch samples of 1m in length among 10 trees of stand1 at the time of pollination and 9 months later revealed that 75% of initiated female cones were dropped during such lapse of time. Different sizes of dropped female cones found on the ground, suggest trees to operate successive adjustments in the number of female cones mainly before age of 1 year. Once passed this period of drastic cone abortion, it is unlikely to observe later cone abortions.

On the other hand, data from 97 matured cones harvested in 1999 on 31 trees of stand 1 and 2 and from 383 cones collected in 2006 on 64 trees, suggest seeds to represent only a small fraction of cone weight. Total number of seeds/cone (including both normal-sized seeds and flat unviable ones) represented 10.46 and 13.70% of cone weight in 1999 and 2006 respectively; while the fraction of normal-sized seeds represented 7.84 and 11.60% of such weight in 1999 and 2006 respectively. Most of cone biomass is devoted to support structures represented by scales whereas seeds represent only a small fraction of cone biomass. As a consequence, whether the number of seeds is low or high within a cone may not impact significantly its biomass allocation.

Field observations indicate that female cones are green-coloured during the first year of their development. According to Toth (1978) cones of *Cedrus atlantica* achieve their morphological maturity during the first year and their physiological maturity in the second year. Therefore, while green-coloured, cones of this species may cover a part of their energetic cost through carbohydrates synthesis as observed on cones of *Pinus serotina* which fix 19.2% of the carbon necessary for their production (Bazzaz *et al.* 1979 in Despland and Houle, 1997). On the contrary, McDowell *et al.* 2000 on *Pseudotsuga menziesii* observed that although female cones may photosynthesize, the annual sum of carbon fixed by reproductive structures is minor in comparison to the total carbon allocated to production and respiration.

The fact that cones are kept on trees to the mature stage even when containing only a very low number of seeds is also reported by Reynolds and El-Kassaby, 1990 for *Pseudotsuga menziesii* and Arista and Talavera, 1996 for *Abies pinsapo*. This situation in *Abies pinsapo* is due to fertilization taking place 2 months after pollination when cones and seed-like structures are almost developed (Arista and Talavera, 1994b in Arista and Talavera, 1996).

Regarding differences between stands for reproductive traits under investigation, they were significant in 1993 and 2006 for cone size and for various numbers of seeds/cone but not in 1992. Differences between stands in 1993 for cone weight and initial number of ovules/cone were a consequence of tree subsampling (differences not significant in 1992) while those of 2006 were a result of contrasting

stands regarding orientation and localization relatively to the main species area in combination with density of individuals.

Under a global year influence resulting in 1992 being a lower seeding year than 1993, we recorded in 1993, a higher number of flat unviable seeds/cone and a lower S.E.F. in stand2 comparatively to stand1 and conversely heavier cones and a higher number of initial ovules/cone in stand2 comparatively to stand1. We previously pointed out that differences for the two latter variables were a consequence of tree subsampling (differences not significant in 1992). Indeed, in 1992 differences in seed set between stand 1 and 2 were less apparent and therefore not statistically significant. As a reminder, stands compared in 1992 and 1993 are similar for density and aspect but different for elevation, orientation, and localization relatively to the main *Cedrus* area in that forest.

In 2006, we registered a relatively lower seed set and S.E.F. in the marginal thermophilic range comparatively to isolated individuals and within-stand ones. Stands sampled in 2006 were more contrasted than those sampled in 1992 and 1993 for localization of individuals (within vs outside stands), for elevation; for the global stand localization relatively to the main species area in that forest. Individuals sampled within stands were located at shorter distances from their nearest neighbours and were surrounded by a higher number of neighbours. In 2008 also, trees of the marginal thermophilic range provided low values of S.E.F.

The lowest seed set (number of filled seeds/cone and S.E.F.) observed at the marginal range in 2006 may not solely be explained by the low density of individuals at that site and/or their relative isolation by distance from the main species area since isolated individuals settled at a comparable density and elevation, but on a different orientation relatively to the main species area, showed relatively higher seed sets. Other factors such as pollination environment might explain such results. Topography of the studied area, characterized by a variety of microsites, observed at different orientations and elevations may create privileged pollen cloud directions from the main *Cedrus* area towards the forest margins and edges. At first we hypothesized that such result may also be a consequence of flowering asynchrony of individuals at the thermophilic site from their conspecifics of other forest parts (those located on more dense stands; on mesic microsites or at higher elevations) but observations of flowering phenology of such trees does not support such hypothesis.

Stand effect is recognized by many authors as a factor responsible of variation in parameters of reproductive success and seed efficiency of coniferous species. Arista and Talavera, 1996 observed on *Abies pinsapo* a seed crop viability which was four times greater in the high density population than in the low density one, they suggested in a previous study (Arista and Talavera, 1994) the lower number of viable seeds per tree in low density areas to be a direct consequence of lack of pollen. Difazio et al. 1998, observed on *Taxus brevifolia* a number of developing ovules positively associated to overstorey openness. Rajora et al. 2002 showed on *Pinus strobus*, strong interrelationships between the within-stand density of reproductively mature trees and outcrossing rate as well as filled seed production. Mosseler et al. 2004 on *Pinus rigida* suggested structural features such as stand size and tree density within-stand to play an important role in the pollination environment and overall reproductive success. O'connell et al. 2006a on *Picea glauca* found that reproductive success (i.e. number of filled seeds/cone) increased with stand size (i.e. with the number of individuals in a stand). Site quality was suggested by Ortiz et al. 1996 to be one of the causes of low cone production and low seed viability observed on *Juniperus oxycedrus*. Owens and Morris, 1998 found different values of seed efficiency among sites of *Abies amabilis* and linked this to differences in pollen availability.

O'connell et al. 2006b found on *Picea glauca* a lower number of effective pollen donors in small stands (<10 trees) comparatively to medium (10-100 trees) and large sized ones ( $\geq 100$  trees).

More largely, other studies reported differences between sites for seed efficiency (De groot and Schenkenburger, 1996 on *Picea marianna*, Turgeon et al. 2004 on *Tsuga canadensis*), and between populations for the rate of seed filling depending on their degree of isolation (Ledig et al. 2006 on *Abies bracteata*).

Year effect in the present study caused, for its part, substantiate variations in the number of seeds per cone with higher seed efficiency and higher cone production in 1993 comparatively to 1992. The influence of year on reproductive traits such as seed yield and seed efficiency is also reported in other studies.

Caron and Powell (1989) found an inter-annual variation in seed efficiency among plantations of *Picea mariana*. Colangeli and Owens 1990 found on *Tsuga heterophylla*, a lower pollen crop and a lower filled-seed yield in two different years and suggested limited pollen supply as the main cause of the lower filled-seed yield in one year comparatively to the other. Houle and Filion, 1993 observed significant variations among years for reproductive parameters such as the number of potential, formed, filled and viable seeds and a synchronism for such variables between two studied populations distant by 15km. Despland and Houle, 1997 also observed on *Pinus banksiana* significant inter-annual variation in reproductive variables such as percent filled seeds, percent viable seeds, seed mass, germination velocity, etc. Houle, 1999 observed on *Acer saccharum*, *Abies balsamea* and *Betula alleghaniensis* significant inter-annual variations in potential and viable seed production and suggested masting years to be controlled by several factors including climate and pollination efficiency.

In the case of *Cedrus atlantica* we previously showed (Krouchi et al. 2004) the existence of masting years both for pollen and cone production: a high pollen production in 1992 was followed by a low pollen production in 1993. Trees which produced pollen in 1992 showed either a lower pollen production in 1993 or did not ensure a male contribution at all. Similarly, we observed through cone records on trees of stand 1 and stand 2 during several years, that reproductively mature trees ensure alternatively high and low female contributions over years. The abundant pollen production of autumn 1992 resulted in a cone production (as indicated by the number of 9 month-aged cones in summer 1993) which was intermediate between the good crop of 1993 (as indicated by the number of 2 year-aged cones in autumn 1993) and the bad crop of 1992 (number of 2 year-aged cones in autumn 1992). Nevertheless, in the absence of data on pollination success of 1992 flowering session, the number of cones produced and their corresponding seed contents may not be linked with certainty

In addition to the studies which examined the effect of years, trees, and sites on mature cone-seed contents, other studies examined cone contents throughout its successive developmental stages and determined the times and causes of seed losses basing on controlled pollinations, cone dissections and anatomical techniques. In the following we report some authors findings concerning this aspect.

Rudimentary structures of *Cedrus atlantica* cones seem to be space constrained. Rehydration of mature cones show the same degree of scale openness as that observed on female cones at the time of pollination with scales of the central part of the cone opened largely and perpendicularly to the cone axis and those of the base and tip less largely opened. After imbibitions, the scales of the basal part may be completely separated while those of the distal part remain tightly adhering to each other. Instead of being totally discarded, they naturally fall down as a small compact unit, leaving only an erect rachis on the shoot.

Rudimentary structures (poorly developed ovules) are also mentioned on other conifers. According to Owens, 1995, most of conifers have poorly developed ovules at the base and tip of the cones. In *Larix occidentalis*, the small rudimentary empty seeds with small wings located most commonly in the distal and basal portions of the cone may result from incomplete development of the ovules (Owens et al. 1994). On *Abies amabilis* there are relatively few sterile or rudimentary ovules at the base and tip of the cone that cannot develop into seeds, whereas in *Pinus contorta*, two thirds of the scales, mostly at the base of the cone, bear no ovules or only rudimentary ovules that cannot be pollinated (Owens et al. 1982 in Owens and Morris, 1998). Indeed, *Pinus contorta*, invests the majority of its reproductive effort in cone tissues which protect seeds from fires and seed predation by squirrels (Smith, 1970; Elliot, 1974 in McGinley et al. 1990).

Given the developmental constraints mentioned for basal and distal structures of some conifer cones, we would accordingly assume rudimentary structures of *Cedrus atlantica* cones to result from developmental constraints which may not allow their complete development. Effectively, besides their variation in length and weight, cones of this species may also differ in shape (variation observed but not measured on our samples). The existence of such structures may be considered as an intrinsic trait more or less enhanced in the case of some particular cone shapes of given trees. We effectively identified particular cone shapes and sizes on individuals which tended to keep such traits over years.

Normal-appearing but empty seeds are mentioned by many sources: Owens *et al.* 1990 on *Thuja plicata*; Colangeli and Owens, 1990 on *Tsuga heterophylla*; Owens and Morris, 1998 on *Abies amabilis*; Owens *et al.* 1994 on *Larix occidentalis*; de Groot and Schnekenburger, 1996 on *Pinus banksiana* and *Picea mariana*, Mosseler *et al.* 2000 on *Picea rubens*; Owens *et al.* 2005 on *Pinus contorta*; Ledig *et al.* (2006) on *Abies bracteata*; Noland *et al.* 2006 on *Pinus strobus* among others.

For most of these authors empty seeds result from embryo abortion due to selfing. Nevertheless some few sources (Colangeli and Owens, 1990; Owens and Morris, 1998) reported the existence of normal-appearing but empty seeds which resulted from lack of fertilization.

In concordance with most of the previous sources, we would assume empty seeds found on *Cedrus atlantica* cones at relatively stable and low rates, to result from embryo abortion due to selfing. This hypothesis is in agreement with the persistence of a certain selfing rate on young seedlings of *Cedrus atlantica* (Pichot *et al.* 2006) indicating that selfed embryos are not completely purged before the stage of mature seed release.

Flat or flattened seeds are also mentioned for other coniferous species, even though it is difficult to establish correspondences between cone-seed contents of different species due to differences in morphology and denomination of such structures. For example, Owens *et al.* 2005 mentioned flat ovules for *Pinus contorta*, while Mosseler *et al.* 2000 mentioned flattened, undeveloped seeds for *Picea rubens*.

Flat ovules (or seeds) result from insufficient or inadequate pollination (Bramlett *et al.* 1977; Owens *et al.* 1990; Mergen *et al.* 1965; Mikkola 1969; Owens personal communication in Mosseler *et al.* 2000); Owens *et al.* 2005), prepollination ovule abortion (Colangeli and Owens, 1990) or insect feeding (Schowalter and Sexton 1990 in Mosseler *et al.* 2000). Nevertheless, there is some discrepancy between authors concerning the morphology of non pollinated ovules: according to some sources (Owens *et al.* 1990; Owens and Morris, 1998; Owens *et al.* 1982 in Owens, 1995; Owens *et al.* 2005), non pollinated ovules remain small and rudimentary, while some others (Andersson, 1965; Sarvas, 1968; Mikkola, 1969 in Mosseler *et al.* 2000; Owens and Molder, 1980a in Mosseler *et al.* 2000) reported normal-appearing seeds which formed in the absence of pollination.

Since pollination limitation is recognized as a major cause of ovule abortion and seed loss in conifers (Owens *et al.* 1990; Colangeli and Owens, 1990 in Owens and Morris, 1998; Owens *et al.* 1991; Owens and Morris, 1998; Owens, 2005), and since the greatest seed loss within cones of *Cedrus atlantica* is caused by flat unviable seeds, we would assume such flat seeds to result from pollination limitation (i.e. insufficient and/or inadequate pollination). According to Owens and Blake, 1985 prezygotic events that reduce seed set other than low pollination success are thought to be of little importance in conifers.

While flat seeds were registered at fluctuating rates, normal-sized but empty seeds were observed across years at low and relatively constant rates, and if we were to assign a chronology to apparition of different winged structures within cones of *Cedrus atlantica* basing on their size from a side, and on the assumption that the earlier the loss, the lower the cone investment in concerned structures from another side, we would assume flat unviable seeds to be appear before normal-sized (but empty) seeds since the formers are of a smaller size and have smaller resin pockets than the latters. Loss to pollen limitation (assumed to result in flat unviable structures) may precede loss to selfing (assumed to result in normal-sized but empty seeds). This may be particularly true for this species with pollination taking place in autumn and fertilization in the following spring according to Toth, 1978.

In the absence of data on cone dissection and successive developmental stages, the formulated hypothesis about the cause of flat and empty seed apparition need to be checked by some additional investigations, because as pointed out by Colangeli and Owens, 1990, the percentage of ovules and seeds lost and the stage at which losses occur vary with conifer species, and each species must be studied. Owens *et al.* 1991b, in Owens, 2005 suggest careful dissections or detailed anatomical techniques in order to determine the times and possible causes of seed losses.

## 5- Conclusion

In the present study we calculated the proportion of each winged structures at cone level and the contribution of each unviable structure to reduction of cone-seed set.

We also examined the effect of factors, such as tree; year and stands, on variation of cone-seed contents (seed number/cone and related S.E.F.). Year showed a global influence on seed production resulting in low and high seeding years. Within this global year influence we may observe a stand effect, particularly when cone harvest covers relatively contrasted stands (microsites) within the same forest area. Finally, whatever the year and the stand, we registered a great individual influence on all reproductive parameters examined.

To complete the present study, we suggest a field survey covering all cone developmental stages from pollination until seed maturity, in combination with controlled pollinations and cone dissections, in order to determine the cause of each category of unviable structure and the moment of their occurrence throughout such developmental stages.

To ascertain the hypothesis of pollination limitation we need to evaluate pollination success of a given flowering session by concomitantly quantifying pollen production on identified trees in autumn of "year N" ; and analyzing the contents of cones resulting from such pollination session at their maturity in the third autumn (i.e. year N+2 ). We also need to monitor flowering phenology of trees to appreciate the degree of synchronization between pollen availability and duration of female receptivity; in combination with analyzes of pollen viability and records of male strobili distribution on branches relatively to female cones.

Pollen traps placed at the lower thermophilic range will help determine whether pollen cloud in this part of the forest is limited comparatively to the other forests parts. Weather conditions at the time of pollination should also be measured due to their influence on pollen velocity. And finally male strobili infestation should be taken into account in evaluation of pollination efficiency of a given flowering session.

## References

1. **Arista, M., and Talavera, S. 1994.** Pollen viability and pollen dispersal capacity of *Abies pinsapo* Boiss. *Silvae Genetica*, 43:155-158.
2. **Arista M., and Talavera, S. 1996.** Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies pinsapo*. *Annals of Botany* 77: 187- 192.
3. **Anderson, E.D., and Owens, J.N. 2001.** Embryo development, megagametophyte storage, product accumulation, and seed efficiency in *Taxus brevifolia*. *Can. J. For. Res.* 31: 1046-1056.
4. **Bramlett, D.L., Belcher, E.W., Jr., DeBarr, G.L., Hertel, G.D., Karrfalt, Robert P., Lantz, C.W.; Miller, T., Ware, K.D. and Yates, H.O., III. 1977.** Cone Analysis of Southern Pines: A guidebook. Gen. Tech. Rep. SE-13. Asheville, NC: USDA For. Serv., Southeastern Forest Experiment Station. 32 p.
5. **Caron, G.E. and Powell, G.R. 1989.** Cone size and seed yield in young *Picea mariana* trees. *Can. J. For. Res.* 19(3):351-358.
6. **Colangeli, A.M. and Owens, J.N. 1990.** Cone and seed development in a wind – pollinated, western hemlock (*Tsuga heterophylla*) clone bank. *Can. J. For. Res.* 20:1432-1437.
7. **DiFazio S.P., Wilson, M.V., and Vance, N. C. 1998.** Factors limiting seed production of *Taxus brevifolia* (Taxaceae) in western Oregon. *Amer. J. Bot.* 85(7): 910-918.
8. **de Groot, P. and Schneckeburger, F. 1996.** Cone traits of jack pine and black spruce in young seedling seed orchards. *New Forests* 12: 279-291.
9. **Despland E. and Houle G. 1997.** Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern north America. *Amer. J. Bot.* 84(8): 928-937.
10. **Edwards, D.G.W. and El-Kassaby, Y.A. 1996.** The biology and management of coniferous forest seeds: Genetic perspectives. *The Forestry chronicle*, vol. 72, n°5. pp. 481- 484.
11. **Fabre, J.P. Auger-Rozenberg, M-A. Chalon, A. Boivin, S. and Roques, A. 2004.** Competition between exotic and native insects for seed resources in trees of a Mediterranean forest ecosystem. *Biological invasion*.6:11-22.
12. **Houle, G. and Filion, L. 1993.** Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Quebec, Canada. *Amer. J. Bot.* 80:1242-1250.

13. **Houle, G. 1999.** Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. *J. Ecol.* 87: 413-422.
14. **Kärkkäinen, K. Savolainen, O. and Koski, V. 1999.** Why do plants abort so many developing seeds: bad offspring or bad genotypes? *Evolutionary Ecology* 13:305-317.
15. **Krouchi, F. Derridj, A. and Lefevre, F. 2004.** Year and tree effect on reproductive organization of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management.* 197: 181-189.
16. **Ledig, F.T., Hodgskiss, P.D. and Johnson, D.R. 2006.** Genetic diversity and seed production in Santa Lucia fir (*Abies bracteata*), a relict of the Miocene broadleaved evergreen forest. *Conservation Genetics*, 7:383-398.
17. **Mapula-Larreta M., Lopez-Upton J., Vargas-Hernandez J.J., and Hernandez-Livera A. 2007.** Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16: 727-742.
18. **McDowell, S.C.L., McDowell, N.G., Marshall, J. D. and Hultine, K. 2000.** Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in rocky mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae). *Amer.j. bot.* 87(4): 539-546.
19. **McGinley M. A., Smith, C. C., Elliot, P. F. and Higgins, J. J. 1990.** Morphological constraints on seed mass in lodgepole pine. *Functional Ecology*, Vol. 4, n°2. pp. 183-192.
20. **Messaoud, Y. Bergeron, Y. and Asselin, H. 2007.** Reproductive potential of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and black spruce (*P. mariana*) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec. *Amer. J. Bot.* 94: 746-754.
21. **Mosseler, A., Major, J.E., Simpson, J.D., Daigle, B., Lange, K., Park, Y.-S., Johnsen, K.H. and Rajora, O.P. 2000.** Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Can. J. Bot.* 78: 928- 940.
22. **Mosseler A., Rajora, O.P., Major, J.E., and Kim, K.-H. 2004.** Reproductive and genetic characteristics of rare, disjunct pitch pine populations at the northern limits of its range in Canada. *Conservation Genetics* 5:571-583.
23. **Noland, T. Parker, W.C. and Morneault, E. 2006.** Natural variation in seed characteristics of eastern white pine (*Pinus strobus* L). *New Forests.* 32: 87-103.
24. **Nunney, L. 2000.** The limits to knowledge in conservation genetics- the value of effective population size. *Evol. Biol.* 32, 179-194.
25. **O'connell, L.M., Mosseler, A. and Rajora, Rajora, O.P. 2006a.** Impacts of forest fragmentation on the reproductive success of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.* 84: 956-965.
26. **O'Connell, L. M., Mosseler, A. and Rajora, O. P. 2006.** Impacts of forest fragmentation on the mating system and genetic diversity of white spruce (*Picea glauca*) at the landscape level. *Heredity* 97, 418-426.
27. **Ortiz, P.L., Arista, M. and Talavera, A. 1998.** Low reproductive success in two subspecies of *Juniperus oxycedrus* L. *Int. J. Plant Sci.* 159(5):843-847.
28. **Owens, J.N. and Blake, M.D. 1985.** Forest tree seed production. Information Report PI-X-53. Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, Canada.
29. **Owens, J.N., Colangeli, A.M. and Morris, S.J. 1990.** The effect of self, cross and no pollination on ovule, embryo, seed and cone development in *Thuja plicata*, *Can. J. For. Res.* 20: 66-75.
30. **Owens, J.N., Colangeli, A.M., and Morris, S.J. 1991.** Factors affecting seed set in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can. J. Bot.* 69: 229-238.
31. **Owens, J.N., Morris, S.J. and Catalano, G. 1994.** How the pollination mechanism and prezygotic and postzygotic events affect seed production in *Larix occidentalis*. *Can. J. For. Res.* 24: 917-927.
32. **Owens, J.N. 1995.** Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology* 15, 477- 484.
33. **Owens, J.N., and Morris, S.J. 1998.** Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Can. J. For. Res.* 28:1146-1163.
34. **Owens, J.N., Bennett, J., and L'Hirondelle, S. 2005.** Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Can. J. For. Res.* 35: 383-400.
35. **Owens, J.N., and Fernando D.D. 2007.** Pollination and seed production in western white pine. *Can. J. For. Res.* 37: 260-275.
36. **Pichot, Ch. ; Bastien, Ch. ; Courbet, F. ; Demesure-Musch, B. ; Dreyfus, Ph. ; Fady, B. ; Frascaria-Lacoste, N.; Gerber, S. ; Lefèvre, F., Morand-Prieur, M.-E. ; Oddou, S., Teissier Du**

- Cros, E. et Valadon, A. 2006.** Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. Les Actes du BRG, 6 (2006) 277-297.
37. **Rajora, O.P., Mosseler, M. and Major, E. 2002.** Mating system and reproductive fitness traits of eastern white pine (*Pinus strobus*) in large central versus small, isolated, marginal populations. Can. J. Bot. 80. 1173 -1184.
38. **Reynolds, S., and El-Kassaby Y.A. 1990.** Parental balance in Douglas fir seed orchards - cone crop vs seed crop. Silvae Genetica. 39, 1: 40-42.
39. **Sirois, L. 2000.** Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. Can. J. For. Res. 30: 900-909.
40. **Sutton, A., Staniforth, J.R. and Tardif, J. 2002.** Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northwestern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. Can. J. Bot. 482-493.
41. **Toth, J., 1978. Contribution** à l'étude de la fructification et de la régénération du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti M.) dans le sud de la France. Thèse Doct. Ing., Fac. Sci. Tech. Marseille St Jérôme. 136p.
42. **Turgeon, J.J., Jones, C. and Belloq, I. 2004.** Seed cone traits and insect damage in *Tsuga canadensis* (Pinaceae). Can. J. For. Res. 34: 261-265.
43. **Wiens, D., Calvin, C.L., Wilson, C.A., Davern, C.I., Frank, D., and Seavey, S.R. 1987.** Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants. Oecologia 71: 501-509.

Chapitre V:  
Apport de la floraison à la  
connaissance de l'organisation  
reproductive du cèdre

## **Apport de la floraison à la connaissance de l'organisation reproductive du cèdre**

### **1- Introduction**

La variation de la floraison a été diversement abordée par les auteurs: les uns ont analysé le nombre de fleurs produites ; les autres la qualité de la floraison (biomasse et dimensions allouée aux fleurs, viabilité pollinique, etc.) et d'autres encore la phénologie de la floraison.

Pour Pors et Werner (1989), l'étude de la variation de la floraison permet de comprendre entre autres, la compétition entre pollinisateurs, le mode d'évitement de la prédation par les fleurs et les fruits, et l'organisation de la synchronisation dans les moments de floraison à l'échelle inter et intra - populations d'une espèce. Levri (1998) a analysé l'effet d'une pollinisation tardive durant la saison de floraison de *Kalmia latifolia*, une Ericacée, et a conclut que le moment de la pollinisation peut affecter le système de reproduction de l'espèce.

Chez les plantes, la date de floraison est un trait de vie fondamental susceptible de déterminer le fitness d'un individu (Kelly et Levin, 2000).

Kelly et Levin (2000) rapportent un collectif d'auteurs selon lesquels les différences de fitness entre plantes en relation avec les différences dans les dates de floraison se manifestent à travers les traits de la reproduction tels la taille et le nombre de fleurs ; le nombre d'inflorescences ; la durée de la période de floraison ; l'âge à la première reproduction ; le nombre de fruits produits ; l'effort de reproduction ; et le début de la dispersion des graines. Ils rapportent aussi un certain nombre d'auteurs selon lesquels les différences individuelles dans les moments de floraison peuvent être dues à différents facteurs : la température ; les précipitations ; la taille de la plante ; les attaques d'herbivores et la densité. Elles peuvent aussi avoir une base génétique.

Selon Griffith et Watson (2005) chez les plantes occupant un gradient latitudinal, la reproduction plus précoce chez les populations septentrionales par rapport aux populations méridionales est un moyen d'échapper au stress induit par les conditions plus froides et la saison de végétation plus courte.

Par ailleurs, la phénologie de la floraison et de la fructification des espèces est analysée sous conditions expérimentales de température et d'humidité pour apprécier la diversité de leur réponse au phénomène du réchauffement climatique (Sherry et al. 2007).

Parmi les auteurs ayant étudié la phénologie de la floraison: Fowler (1964) ; Eriksson et al.(1973) ; Jonsson et al.(1976) ; O'Reilly et al.(1982) ; El-Kassaby et al.(1984) ; El-Kassaby et al.(1986), El-Kassaby et Ritland (1986) ; Schuster et al.(1989) ; Pors et Werner (1989) ; Askew et Blush (1990) ; Kelly (1992) ; Matziris (1994) ; Arista et Talavera (1994) ; Anderson et Owens (2000) ; Doungyotha et Owens (2002) ; Miguel Pérez et al. 2002 ; Morinaga et al. 2003 ; Codesido et al. 2005 ; Nagarajan et al. (2006) ; Michalski et Walter (2007). Quelques travaux ont aussi été initiés en Algérie sur le chêne vert à l'échelle d'arbres d'une même station (Bouras, 1989 ; Kerkouche, 1992 et Ourabia, 1994) après que l'étude génétique de Yacine et Lumaret (1989) sur les populations de chêne vert du sud de la France, ait suggéré un lien entre la phénologie de la floraison et les possibilités de flux polliniques entre les populations étudiées.

Dans les vergers à graines d'arbres forestiers, l'étude de la phénologie de la floraison est un moyen de gestion et d'évaluation qualitative et quantitative de la reproduction en permettant entre autres, d'apprécier si toutes les entités génétiques en place (clones par exemple) peuvent effectivement se croiser entre elles ou si faute de synchronisation entre donneurs et receveurs potentiels de pollen, on assisterait plutôt à un isolement phénologique de certains individus, avec comme corollaire un écart à la panmixie. Fowler (1964) a pu évaluer les risques d'autogamie chez *Pinus resinosa*. Jonsson et al. (1976) ont analysé l'importance de la floraison mâle et femelle ainsi que la phénologie de la floraison chez le pin sylvestre en verger à graines.

El-Kassaby et al. (1986) ont révélé dans un verger à graines du sapin de Douglas, l'existence d'individus fortement autogames. El-Kassaby et al. (1984) ont établi un lien entre le classement des arbres pour la phénologie de la floraison (individus précoces, intermédiaires et tardifs) et le taux de graines pleines/cône (qui est plus élevé chez les individus à floraison intermédiaire).

Après un suivi de la phénologie de la floraison de *Abies pinsapo* en sapinière naturelle, Arista et Talavera (1994) ont pu établir un lien entre la faible efficacité de production grainière au niveau des stations ouvertes et la faible dispersion du pollen vers celles-ci depuis les stations denses. El-Kassaby et Ritland (1986) considèrent que parmi les trois paramètres devant être pris en compte lors de

l'interprétation des pratiques en matière d'aménagement des vergers à graines, il y a le nombre d'arbres participant au nuage pollinique à l'intérieur de chaque classe de libération du pollen (libération précoce, intermédiaire et tardive).

Schuster et al. (1989) ont suivi la phénologie de la floraison de *Pinus flexilis* pour évaluer les possibilités de flux polliniques (i.e. flux de gènes) entre populations de l'espèce le long d'un gradient altitudinal.

Burczyk et Prat (1997) ont établi un lien entre le succès reproductif mâle du sapin de Douglas en verger à graines et sa phénologie de la floraison mâle. Pour ces auteurs, la distance entre arbres donneurs et receveurs de pollen ; leur degré de synchronisation et la fertilité du pollen sont des facteurs qui déterminent le succès reproductif mâle.

Chaix et al. (2007) ont analysé la phénologie de reproduction de l'*Eucalyptus grandis* en verger à graines constitué de différentes provenances de l'espèce et ils ont observé (en dépit d'un niveau élevé de floraison), l'existence de larges différences dans la phénologie de la floraison selon l'origine géographique des entités génétiques analysées, avec possibilité de croisements préférentiels entre certaines provenances géographiques.

Selon Michalski et Durka (2007) le calendrier de floraison à l'échelle individuelle et inter-individuelle est d'un intérêt biologique fondamental en raison de son influence sur la production de graines et donc le fitness.

Chez le cèdre de l'Atlas, de nombreux travaux ont été consacrés à l'analyse de la fructification par l'examen du contenu en graines des cônes matures ou le comptage de ceux-ci sur les branches (Toth, 1978, Derridj, 1990, Krouchi, 1995, Illoul et al. 2004, Krouchi et al. 2004 entre autres). En revanche, peu de travaux ont été consacrés à l'étude de la floraison si on excepte ceux de Toth (1978) sur les phases de floraison et fructification de l'espèce au niveau de sa zone d'introduction (i.e. sud de la France) et ce à l'échelle non pas individuelle mais de la parcelle. Notre présente contribution vient compléter nos investigations antérieures sur la floraison de l'espèce en peuplement naturel (Krouchi, 1995 et Krouchi et al. 2004) qui ont montré entre autres, une différence inter - arbres pour le nombre de chatons produits, pour la capacité germinative *in vitro* du pollen, et pour le poids alloué aux chatons mâles et aux inflorescences femelles.

Dans ce présent volet, nous nous intéressons à la distribution des chatons sur le houppier ; au rythme d'élongation des chatons et à leurs dimensions finales ; à la durée de disponibilité du pollen dans les chatons ; à la durée d'ouverture des inflorescences femelles et au taux d'avortement des inflorescences entre l'automne de l'année « N » et l'été ou l'automne de l'année « N+1 ». L'ensemble de ces volets permettra de mieux rendre compte de l'organisation reproductive de l'espèce dans son milieu naturel.

Le volet phénologie de la floraison vise en partie à répondre à une question soulevée par l'analyse de l'efficacité de la production grainière de l'automne 2006 qui s'est révélée faible chez un groupe d'arbres de la marge inférieure de la cédraie et à propos de laquelle nous avons émis l'hypothèse de leur isolement reproductif du reste de la cédraie.

## **2 - Matériel et Méthodes**

La distribution des chatons sur le houppier ; le rythme d'élongation des chatons ; le taux d'avortement des inflorescences entre l'automne de l'année « N » et l'été ou l'automne de l'année « N+1 », ont été analysés à l'échelle d'arbres d'une même parcelle correspondant à une station alticole d'orientation sud, sur une tranche altitudinale de 1646 à 1712m.

La dimension des chatons a été étudiée sur un échantillon de 50 arbres appartenant à trois zones de la cédraie: zone ou marge inférieure (étudiée pour la première fois) ; zone intermédiaire (dite station réserve intégrale ou intermédiaire) et zone supérieure (au dessus du restaurant d'altitude ou station alticole). La 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> ayant fait l'objet d'études antérieures.

La durée d'ouverture des inflorescences femelles et de disponibilité du pollen dans les chatons ont pour leur part été analysées en 1998 et 2000 au niveau de la même station alticole, et en 2008, au niveau de la marge inférieure de la cédraie entre 1300 et 1410m d'altitude.

Les arbres étudiés au niveau de la station alticole sont largement espacés les uns des autres recevant de ce fait la lumière sur les différentes orientations. Leur circonférence fluctue entre 63,5 et 227cm, et leur hauteur entre 11 et 17.5m. La circonférence n'est pas fortement corrélée à la hauteur au niveau de cette station ( $r = 0.54$ ) en raison de la réitération observée sur de nombreux sujets après perte de la flèche terminant l'axe principal.

Les arbres analysés en automne 2008 pour la phénologie de la floraison appartiennent à la marge inférieure du cèdre au niveau de cette forêt, ils ont été pour certains concernés par l'étude de l'efficacité de la production grainière de la récolte de cônes de l'automne 2006 et 2008. Dans cette partie de la cédraie la hauteur des arbres étudiés fluctue entre 9 et 18m et leur circonférence entre 56 et 416 cm. Ces deux paramètres dimensionnels sont positivement corrélés entre eux ( $r = 0.74$ ).

## **2-1- Rythme d'accroissement et dimension des chatons mâles**

### **a- Rythme d'accroissement des chatons en longueur**

Le suivi de cet accroissement a été réalisé en 1998 sur 10 arbres. Quatre branches par arbre, orientées chacune selon un point cardinal, ont été repérées et 10 chatons ont été identifiés et mesurés par branche, soit un total de 40 chatons mesurés par arbre à l'exception de 02 arbres pour lesquels nous avons enregistré des pertes de chatons lors des mesures.

Les mesures ont été réalisées à intervalle d'une semaine du 04 Août au 15 Septembre. La date du 04 Août a été retenue arbitrairement pour le début des mesures et dictée par la seule possibilité d'accès au terrain sachant que les bourgeons mâles commencent à se différencier morphologiquement sur les rameaux dès la fin juin. Les mesures ont pris fin le 15 Septembre soit une semaine après l'atteinte du plateau d'élongation des chatons pour tous les individus étudiés.

Le rythme d'élongation des chatons a été analysé par un graphique rendant compte aussi bien des différences inter- arbres que d'éventuelles interactions « date x arbre ».

### **b- Dimensions et poids des chatons**

Ces deux paramètres ont été analysés en automne 2008 sur des chatons récoltés au sein de différentes parties de la cédraie: partie supérieure entre 1646 et 1720m en exposition sud (appelée station restaurant d'altitude); partie intermédiaire en exposition nord entre 1470 et 1545m (appelée station réserve intégrale) et partie inférieure entre 1300 et 14010m regroupant quelques microsites d'orientation nord-ouest ou franchement nord.

Un total de 2203 chatons représentant 50 arbres a été concerné par la mesure de la longueur; de la largeur et du poids frais. Le ratio « longueur/largeur » des chatons a été calculé et les corrélations linéaires entre les variables ont été analysées.

## **2-2- Répartition des chatons mâles sur le houppier**

La répartition des chatons mâles sur le houppier a été examinée durant le mois d'Août 1998 sur un effectif de 14 arbres de la station alticole (1646 à 1720m) d'orientation sud et en automne 2008 sur 31 arbres de la marge inférieure (1300 à 1410m). Sur certains sujets de la marge inférieure nous n'avons pas observé de processus de réitération et la hauteur du houppier a été alors subdivisée en 4 parties au lieu de 3 sur les arbres de la station alticole. Les résultats de ces observations sont illustrés par un schéma.

## **2-3- Taux de survie des inflorescences femelles**

Le taux de survie des inflorescences a été calculé au sein d'une même station (i.e. station alticole) pour deux sessions de floraison: celle de l'automne 1998 sur 10 arbres et celle de l'automne 2001 sur 15 arbres parmi lesquels 10 en commun avec l'année 1998.

Pour estimer le taux de survie des inflorescences, une branche échantillon d'une longueur de 1m et accessible à l'observation à l'oeil nu depuis le sol a été retenue par arbre et matérialisée avec un ruban. Sur cette branche, nous avons compté le nombre d'inflorescences présentes en Octobre 1998 et 2001. Ce premier comptage a été suivi d'un second comptage fait le 03 Septembre 1999 sur cônelets de 11mois pour apprécier de la floraison de l'année et le 26 juin 2002 sur cônelets de 9 mois pour apprécier la réussite de la floraison de l'année 2001. Les conditions d'accès limitées au terrain n'ont pas permis un suivi mensuel du devenir des inflorescences.



Chatons mâles verts en augmentation de taille courant juillet et août



Chatons marrons ayant atteint la maturité morphologique à la première quinzaine de septembre



Chatons traversés par des fendillements latéraux à partir de la mi-septembre signe du début de libération du pollen



Chatons ayant libéré le pollen vers la 3<sup>ème</sup> semaine de septembre



Inflorescence femelle aux écailles ouvertes perpendiculairement à l'axe (courant septembre)



Repli progressif des écailles des inflorescences jusqu'à leur fermeture (vers fin septembre courant octobre)



Inflorescence femelle dégénérescente avant la fin de la floraison femelle



Inflorescence avortée reconnaissable à la couleur violet et retrouvée sur l'arbre au delà de la période de floraison



Cône de 1 an courant été de l'année (n+1)



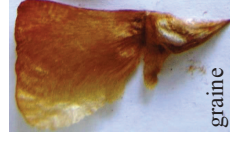
Cône de 1 an en début de virement de couleur en automne de l'année (n+1)



Cône de 2 ans marron et aux écailles en voie d'écartement (octobre de l'année (n+2))



Cône de 1 an (vert) et de 2 ans (marron) en automne



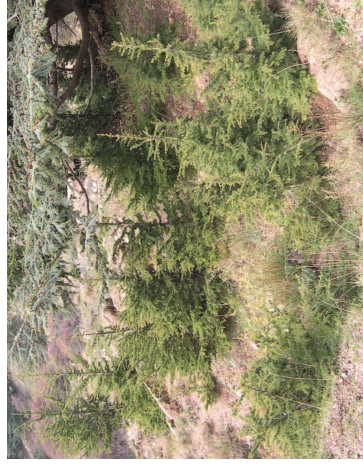
graine



Rachis (vestige du cône mature après dispersion des graines)



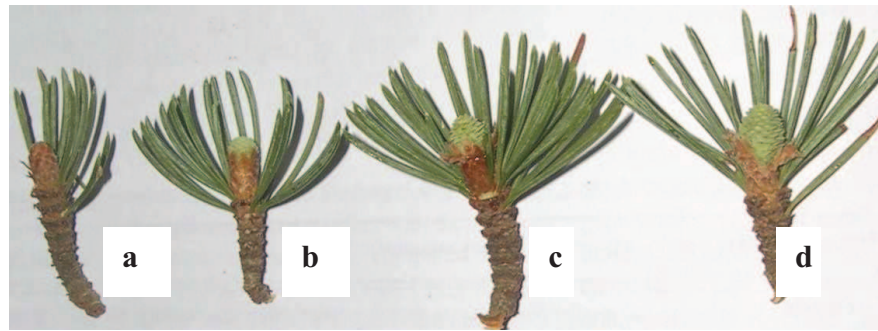
Bouquet de jeunes cèdres signe d'une régénération récente



Semis de 1 an

Grains de pollen en vue de profil





**A** Dégagement progressif de l'inflorescence femelle fin août- courant septembre :  
**a)** bourgeon femelle recouvert par des écailles protectrices marron ;  
**b)** inflorescence dégagée au 1/3 supérieur après avoir rompu les écailles la protégeant ;  
**c)** et **d)** stades ultérieurs de dégagement de l'inflorescence ;



**C** Chatons mâles n'ayant pas achevé leur développement observés en septembre : ils sont de petite de taille et déshydratés.



**B** Cônelets avortés à différents moments de leur développement et reconnaissables à leurs dimensions englobant le stade de l'inflorescence refermée à la fin de la floraison (de l'année N) et celui du cônelet de 9 mois (de l'année N+1).



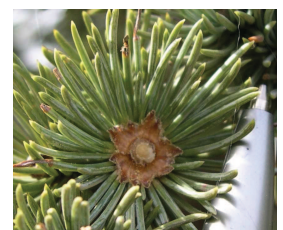
**D** Accroissement progressif des chatons en dimension courant Juillet et Août.



**E** Chatons parasités observés courant septembre.



**F** Vestige de l'insertion du chaton au milieu d'une rosette d'aiguilles



**Planche 3 :** Quelques étapes de l'élongation des chatons mâles courant juillet et août et du dégagement progressif des inflorescences femelles courant septembre, ainsi qu'une illustration du parasitisme des chatons et de l'avortement progressif des cônelets femelles.

Pour des raisons de commodités il sera fait référence à l'année **N** pour désigner l'année de comptage des inflorescences et à l'année **N+1** pour désigner l'année de comptage des cônelets ayant résulté du développement de telles inflorescences.

Pour rappel, à l'âge de 9 mois, les cônelets atteignent une dimension les rendant visibles à l'œil nu depuis le sol et cela même sur les branches hautes grâce à l'augmentation progressive de leurs dimensions durant le printemps.

#### **2-4- Durée d'ouverture des inflorescences femelles et de disponibilité du pollen dans les chatons**

Ce volet a été abordé durant l'année 1998 et 2000 sur respectivement 8 et 18 arbres dont 8 sujets communs aux deux années. Nous avons noté, sur un même arbre, d'une part, la date à laquelle les inflorescences étaient bien dégagées de leurs enveloppes protectrices et celle à laquelle elles ont refermé leurs écailles ; et d'autre part, les dates de début et de fin de dispersion du pollen.

Durant l'été et l'automne 2008 nous avons fait des observations complémentaires en divers points de la cédraie de Tala-Guilef quand cela a été possible et plus fréquemment au niveau de la marge inférieure de la cédraie (entre 1300 et 1410m). L'analyse de la floraison dans cette partie de la cédraie visait à répondre à une question suggérée par l'étude de l'efficacité de la production grainière (au niveau de cette marge) à la suite de laquelle nous avons émis l'hypothèse d'un éventuel isolement phénologique de certains arbres ayant montré les taux de graines pleines/cône les plus faibles lors de la récolte de 2006. Par ailleurs, des observations par arbre ont été faites en d'autres points du massif du Djurdjura notamment la cédraie des Ait-Ouabanes (Djurdjura Nord-Est) en Juillet, Août et Septembre, et la cédraie de Tikjda (Djurdjura sud) en Septembre. Les données de 2008 nous ont servi à préciser davantage les observations des années antérieures.

Nous avons retenu comme date de début de libération du pollen celle coïncidant avec l'apparition de fendillements latéraux sur les chatons de sorte qu'une légère secousse des rameaux (porteurs des chatons) laisse s'échapper du pollen ; et comme date de fin de disponibilité, celle à laquelle une telle secousse ne dégageait pas de nuage pollinique.

Nous avons considéré les inflorescences femelles comme réceptives une fois suffisamment dégagées de leurs enveloppes protectrices avec des écailles ouvertes perpendiculairement à leurs axes, et nous avons assimilé la fin de leur réceptivité à la date où leurs écailles étaient refermées en 1998 et 2000. En revanche, en 2008, nous avons limité la période de réceptivité à celle où les écailles sont ouvertes perpendiculairement à leur axe et nous avons exclu de la réceptivité les périodes suivantes: la période du début de dégagement partiel des inflorescences (i.e. celle où seul leur 1/3 supérieur est dégagé) et la période où les écailles, après avoir dépassé le stade d'ouverture maximale, se replient progressivement vers le haut jusqu'à leur fermeture totale (cf. planche 2 & 3).

La réceptivité femelle en 1998 et 2000 a été appréciée de la même façon que Arista et Talavera (1994) sur le sapin, tandis que la libération du pollen est appréciée identiquement chez les sapins, épicéas et pins. La phase critique de réceptivité femelle chez le sapin de Douglas correspond au moment où les inflorescences sont amplement dégagées de leurs enveloppes protectrices (Ho, 1980, Owens *et al.* 1981 ; *in* El-Kassaby *et al.* 1984).

Parmi les 08 arbres suivis pour les durées de disponibilité du pollen en 1998, 06 ont été concernés par le suivi du rythme d'élongation des chatons.

Les résultats de ces observations sont présentés sur un diagramme confrontant les deux durées pour le même arbre et par des histogrammes pour les années 1998 et 2000. La lecture des résultats est ainsi basée principalement sur les données de ces années que nous appuyons par les apports de l'année 2008.

### **3 – Résultats**

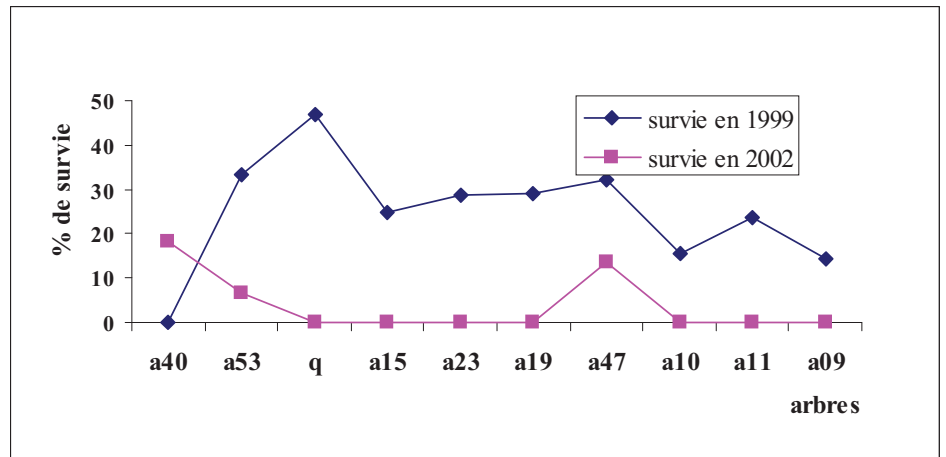
#### **3-1- Rythme d'accroissement et dimensions des chatons**

##### **a- Rythme d'accroissement des chatons en longueur**

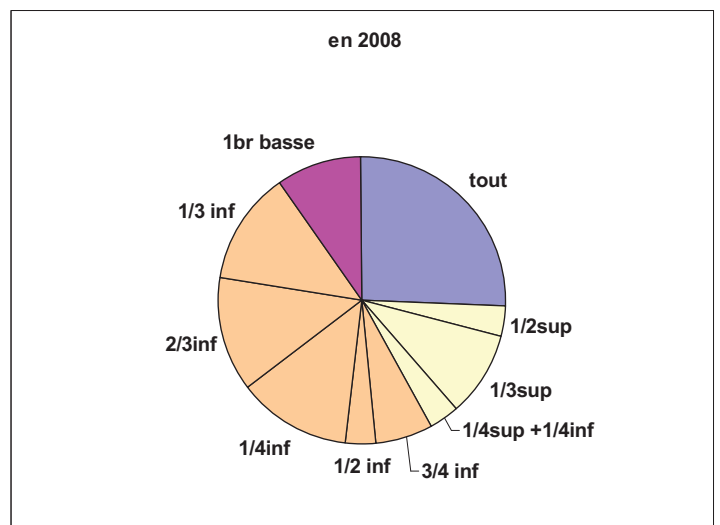
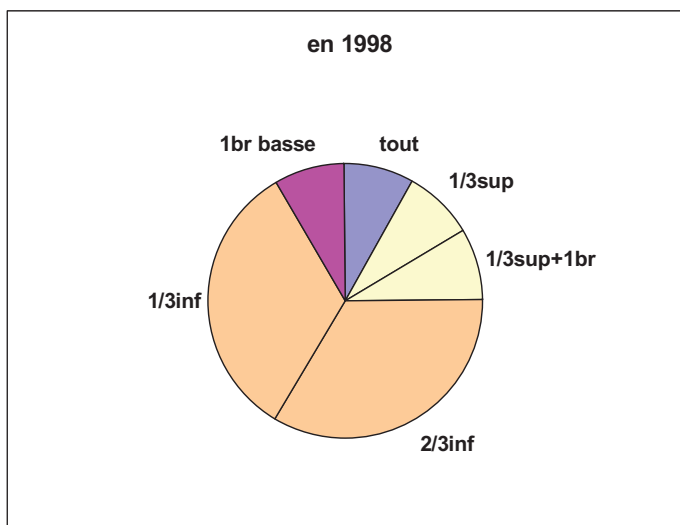
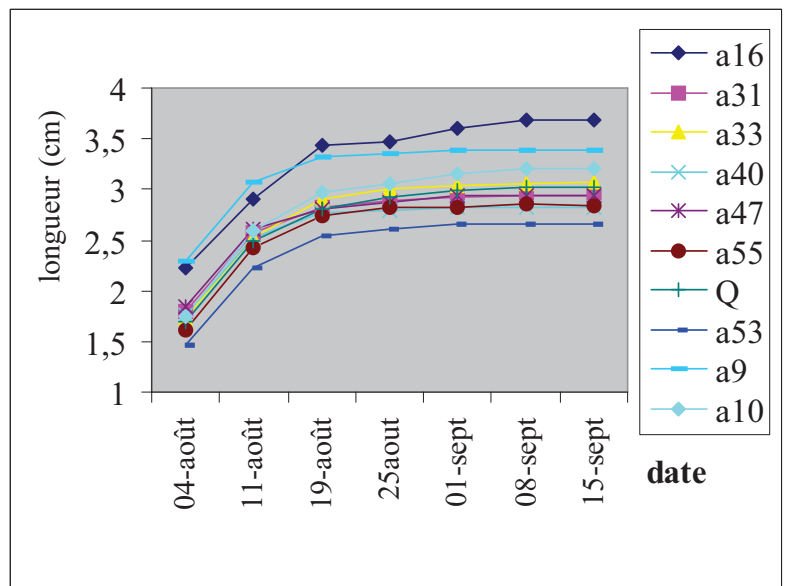
Le suivi de l'accroissement des chatons sur une durée de 40 jours allant du 04 Août au 15 Septembre a montré la réalisation, à la date du 4 Août, parmi les 10 arbres étudiés, de 3 groupes de longueurs : presque 1.5cm chez 01 arbre; 1.6 à 1.8 cm chez 07 arbres et plus de 2 cm chez 02 arbres.

L'accroissement en longueur, démarré en début juillet, s'est poursuivi à un rythme accéléré durant la première quinzaine d'Août, puis à un rythme ralenti du 19 Août au 01 Septembre tendant vers le

**A** : Taux de survie des inflorescences femelles entre l'automne de l'année **N** et l'été ou l'automne de l'année « **N+1** » lors de deux sessions de floraison (1998 et 2001).



**B** : Rythme d'élongation des chatons selon les arbres durant une partie de leur période d'accroissement.



**C** : Distribution des arbres selon la partie du houppier allouée aux chatons mâles lors de la floraison de l'automne 1998 et 2008 au sein de deux stations.

**Fig.1** : Quelques aspects de la floraison incluant le taux de survie des inflorescences, le rythme d'élongation des chatons et leur modalité de distribution sur le houppier.

plateau dès le 08 Septembre, plateau maintenu au 15 Septembre confirmant l'arrêt de l'élongation pour tous les arbres étudiés. Ainsi, au 19 Août les arbres ont réalisé de 93 à 98% de la longueur finale de leurs chatons et au 01 Septembre, ils ont réalisé de 98 à 100% de cette longueur (cf. fig.1).

Le classement des arbres pour les longueurs des chatons au 04 Août (soit 01 mois environ après le début de leur différenciation morphologique) a été maintenu à la fin de la durée d'élongation (i.e. au 08 Septembre). Ainsi, les individus qui avaient réalisé les plus grandes longueurs au 04 Août ont gardé cet avantage à la fin de la période d'élongation, ce qui traduit l'absence d'interactions sensibles « date x arbre » pour le caractère en question. Au 08 Septembre, les longueurs finales ont oscillé, selon les arbres, entre 2.66 et 3.68 cm, résultant dans un écart maximal inter - arbres de 1cm.

L'arrêt de l'élongation des chatons cette année là (i.e. 1998) a été donc observé pour certains arbres au 01 Septembre et pour d'autres au 08 Septembre. Cet arrêt a été suivi chez le même groupe d'arbres, d'un début de dispersion du pollen observé soit au 12 soit au 18 Septembre. Le suivi des délais de libération du pollen chez 6 sujets ayant aussi fait l'objet du suivi du rythme d'élongation des chatons, indique l'écoulement d'un délai d'une semaine entre l'atteinte de la longueur maximale du chaton et le début de dispersion du pollen du même arbre.

#### **b- Dimensions et poids des chatons**

En moyenne, le poids frais des chatons mâles est de 2.40g (intervalle par arbre : 1.28 - 3.92g) ; leur longueur de 31.04 mm (intervalle par arbre : 24.33 - 40.89mm) et leur largeur de 11.98mm (intervalle par arbre : 9.82 - 14.02mm). Le rapport « longueur /largeur » des chatons est de 2.60 (intervalle par arbre : 2.14 - 3.39) indiquant en moyenne des chatons 2 fois et demi plus longs que larges. La corrélation de Pearson est positive entre la longueur et la largeur ( $r = 0.58$  ;  $n = 2203$  chatons) ; la longueur et le poids frais ( $r = 0.69$ ) ; la largeur et le poids frais ( $r = 0.85$ ). Ces valeurs indiquent un lien linéaire plus étroit entre la largeur et le poids frais. Une section transversale des chatons dans leur partie médiane montre qu'un chaton plus large a un axe plus large servant de support à un plus grand nombre d'étamines.

### **3-2- Répartition des chatons mâles sur le houppier**

Parmi les 14 arbres concernés par la description des modalités de distribution des chatons sur le houppier en 1998, nous avons identifié plusieurs modalités comprenant deux situations extrêmes : une, avec absence totale de chatons et une autre avec leur présence sur la totalité du houppier. Les autres situations correspondent à des distributions variées comprenant leur présence sur le 1/3 inférieur ou supérieur du houppier ; sur les 2/3 inférieurs ; sur le 1/3 supérieur et sur une branche de la partie intermédiaire ; ou encore sur une branche de la partie basse (cf. fig.1).

Les 31 arbres de la marge inférieure examinés pour cet aspect en 2008 ont montré des modalités similaires de répartition des chatons sur le houppier : 06 ont porté des chatons sur tout le houppier parmi lesquels 4 sujets dont la circonférence est  $<100$ cm et 2 dont elle est  $>100$ cm ; quelques uns ont porté des chatons sur une unique branche inférieure réduisant de ce fait les risques d'autogamie alors que d'autres ont porté des chatons sur le 1/4 ou le 1/3 supérieur augmentant ainsi le risque d'autogamie. Il est à noter que l'année 2008 est une bonne année de production de pollen, comparativement à d'autres années de floraison mâle au niveau de cette cédraie.

### **3-3-Taux de survie des inflorescences femelles**

Le nombre d'inflorescences initiées par mètre de branche échantillon d'un arbre a été en moyenne de 17.5 en 1998 (intervalle par arbre de 4 à 45) et de 18.8 en 2001 (intervalle par arbre de 3 à 45).

Le taux de survie des inflorescences sur la branche échantillon a été en moyenne de 24.83% en 1999 (intervalle par arbre de 0 à 47%) et de 4.07% en 2002 (intervalle par arbre de 0 à 18.18%). Ce qui correspond à un taux de perte des inflorescences de près de 75% entre l'automne 1998 et l'été 1999 et de 96% entre l'automne 2001 et la fin de l'été 2002.

Ces valeurs indiquent une réduction drastique du nombre d'inflorescences femelles, réduction qui ne s'est toutefois pas opérée d'un seul coup mais à différents stades de leur développement ainsi que le suggère de les dimensions des inflorescences et cônelets avortés retrouvés sur les branches ou au sol et reconnaissables à leur virement de couleur du vert au violet. En effet, les dimensions des cônelets avortés, suggèrent qu'une fois passée cette période de réduction drastique du nombre d'inflorescences

ou de cônelets, il est peu probable d'assister à des pertes ultérieures car il est peu avantageux pour un arbre de perdre des cônes de dimensions supérieures (cf planche dimensions des cônes avortés).

Sur les 10 arbres en commun, à l'année 1998 et 2001, il ressort que la floraison de l'année 1998 a donné lieu à des pertes plus importantes que celle de 2001. A l'échelle individuelle, sur 10 arbres, 07 ont montré un taux de survie nul sur la branche échantillon contre 03 autres qui ont pu maintenir une certaine proportion des inflorescences initiées. Parmi ces arbres nous avons identifié un arbre (a53) dont la fertilité femelle est très élevée (i.e. nombre de cônes produits) et qui de surcroît n'alloue qu'une branche basse à la production de pollen (cf. fig.1).

### **3-4- Dates de dégagement et de fermeture des inflorescences femelles**

#### **a- Date de dégagement des inflorescences femelles**

En 1998, nous avons observé à l'échelle des 8 arbres étudiés, des inflorescences femelles largement dégagées dès le 01 Septembre chez 02 sujets, et au 08 Septembre chez 6 sujets, soit un écart inter - arbres de l'ordre d'une semaine (cf. fig.2 & fig. 3).

En 2000, nous avons observé, à l'échelle des 17 arbres étudiés, des inflorescences dégagées aux dates suivantes: au 01 ; 07 ; 10 et 12 Septembre, respectivement chez 05 ; 08 ; 03 et 01 sujets, soit un écart inter - arbres de l'ordre d'une semaine voire 10 à 12 jours.

Dans l'ensemble, le dégagement des inflorescences est intervenu en 1998 comme en 2000 en début Septembre mais durant un intervalle de temps légèrement plus étendu en 2000.

L'examen du comportement interannuel des 08 arbres, pour le début du dégagement des inflorescences femelles, indique l'absence de décalage pour 02 sujets ; et l'existence d'un décalage d'une durée variable chez les autres arbres : 01 à 02 ; 04 et 06 jours, respectivement chez 03, 01 et 01 sujets. Ainsi, chez 5 arbres sur 7 (i.e. 71% des arbres) le décalage interannuel dans les dates du début de dégagement des inflorescences n'a pas dépassé 2 jours.

#### **b- Date de fermeture des inflorescences femelles**

En automne 1998, la fermeture des inflorescences femelles est intervenue courant Octobre à 03 dates différentes: au 11 ; 13 et 18 de ce mois, respectivement chez 01 ; 04 et 03 arbres. Les 02 arbres ayant dégagé leurs inflorescences avec une avance d'une semaine sur les autres, ont été aussi les plus précoces à les refermer (l'un au 11, l'autre au 13 Octobre).

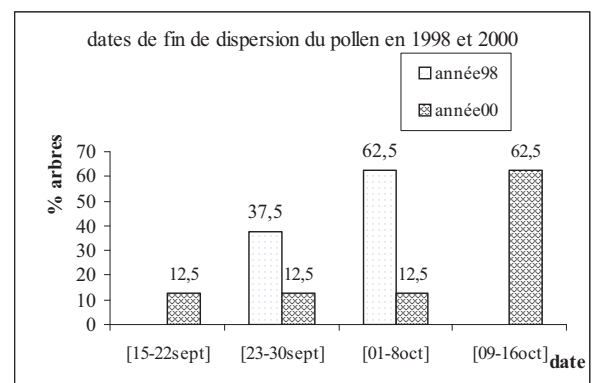
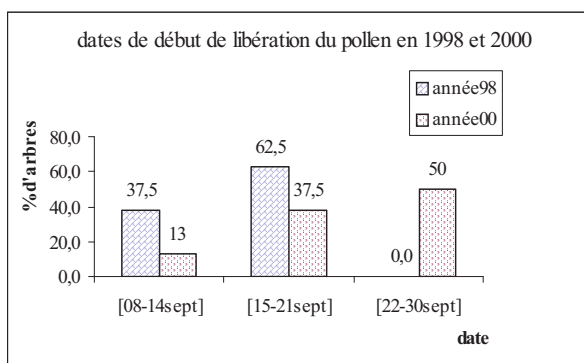
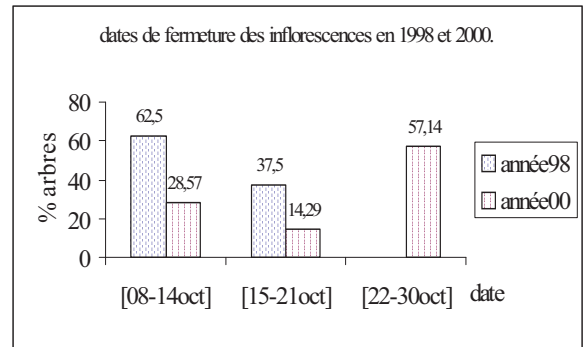
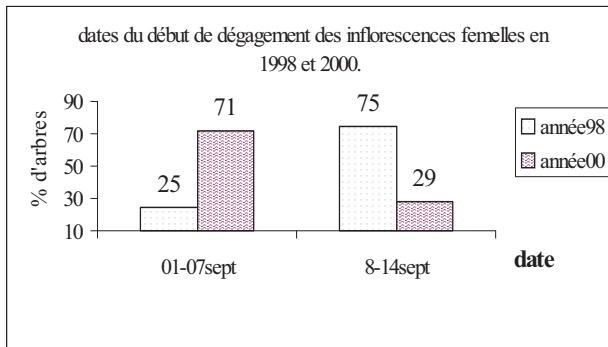
En automne 2000, la fermeture des inflorescences femelles est aussi intervenue en Octobre mais s'est réalisée durant un laps de temps plus étendu incluant les dates du 08 ; 12 ; 16 ; 18 ; 22 et 26 Octobre respectivement chez 06 ; 01 ; 01 ; 01 ; 06 et 02 arbres.

En automne 2008, sur 14 individus dont les inflorescences ont été examinées durant 4 semaines (du 22 au 11 Octobre) et en ne considérant que le stade de leur déploiement maximal (écailles déployées à un angle de 90° par rapport à leur axe) : 01 avait dépassé le stade de réceptivité au 22 Septembre ; 07 autres l'avaient dépassé au 29 Septembre ; 3 avaient des inflorescences réceptives au 06 Octobre ; 2 autres au 11 Octobre (mais ont dépassé le stade de réceptivité au 21 Octobre) ; 01 arbre a dégagé ses inflorescences en retard par rapport aux autres (au 22 Septembre il avait montré des inflorescences en cours de dégagement) et sa réceptivité s'est étalée jusqu'au 11 Octobre. Ainsi, si la plupart des arbres ont adopté un comportement intermédiaire pour cet aspect, quelques sujets se sont distingués par leur précocité ou leur tardivité ; d'autres encore, tout en faisant coïncider une partie de leur période de réceptivité avec le groupe d'arbres intermédiaires, ont néanmoins étalé cette réceptivité au-delà de la période commune. Ceci indique que les arbres d'une même parcelle ne se sont pas nécessairement comportés identiquement pour les dates de réceptivité femelle.

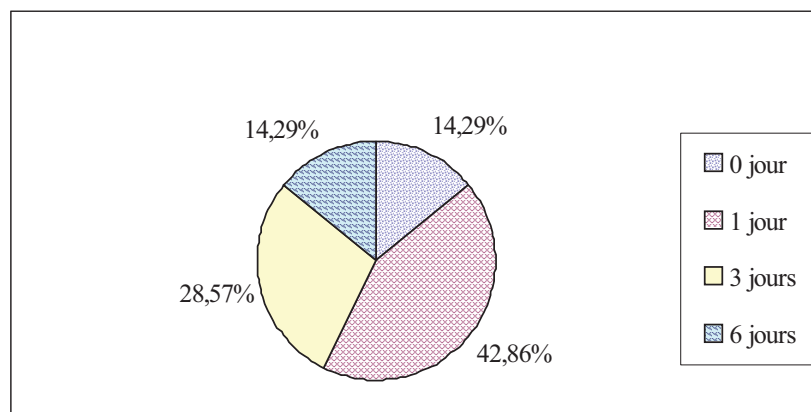
#### **c- Durée d'ouverture des inflorescences**

La durée d'ouverture des inflorescences femelles a été en moyenne de 38 jours en 1998 à l'échelle des 8 arbres. En 2000, elle a été de 40 jours et cela aussi bien en ne considérant que les 08 arbres en commun avec 1998 qu'en considérant la totalité des sujets (i.e. 17).

Entre l'année 1998 et 2000 nous n'avons enregistré qu'un décalage de l'ordre de 02 jours en moyenne à l'échelle des 08 arbres, alors qu'au niveau individuel le décalage a oscillé entre 01 et 02 jours chez 4 sujets ; a atteint 05 jours chez 3 autres ; tandis que 01 arbre n'a pas montré d'inflorescences femelles en 2000, du moins dans les branches accessibles à l'observation depuis le sol. Ce décalage interannuel correspond à une contraction de la durée d'ouverture des inflorescences en 2000 chez 2 sujets, et à son extension chez 5 autres, soit une légère tendance vers l'extension de la durée en 2000.



A: Distribution des arbres d'une même station pour les dates de réalisation de certaines étapes de la floraison mâle et femelle durant deux sessions reproductives.



B : Distribution des arbres d'une même station pour le décalage interannuel de la durée de disponibilité du pollen dans les chatons.

Fig.2 : Distribution des arbres pour la réalisation de certains stades de la phénologie de la floraison en automne 1998 et 2000.

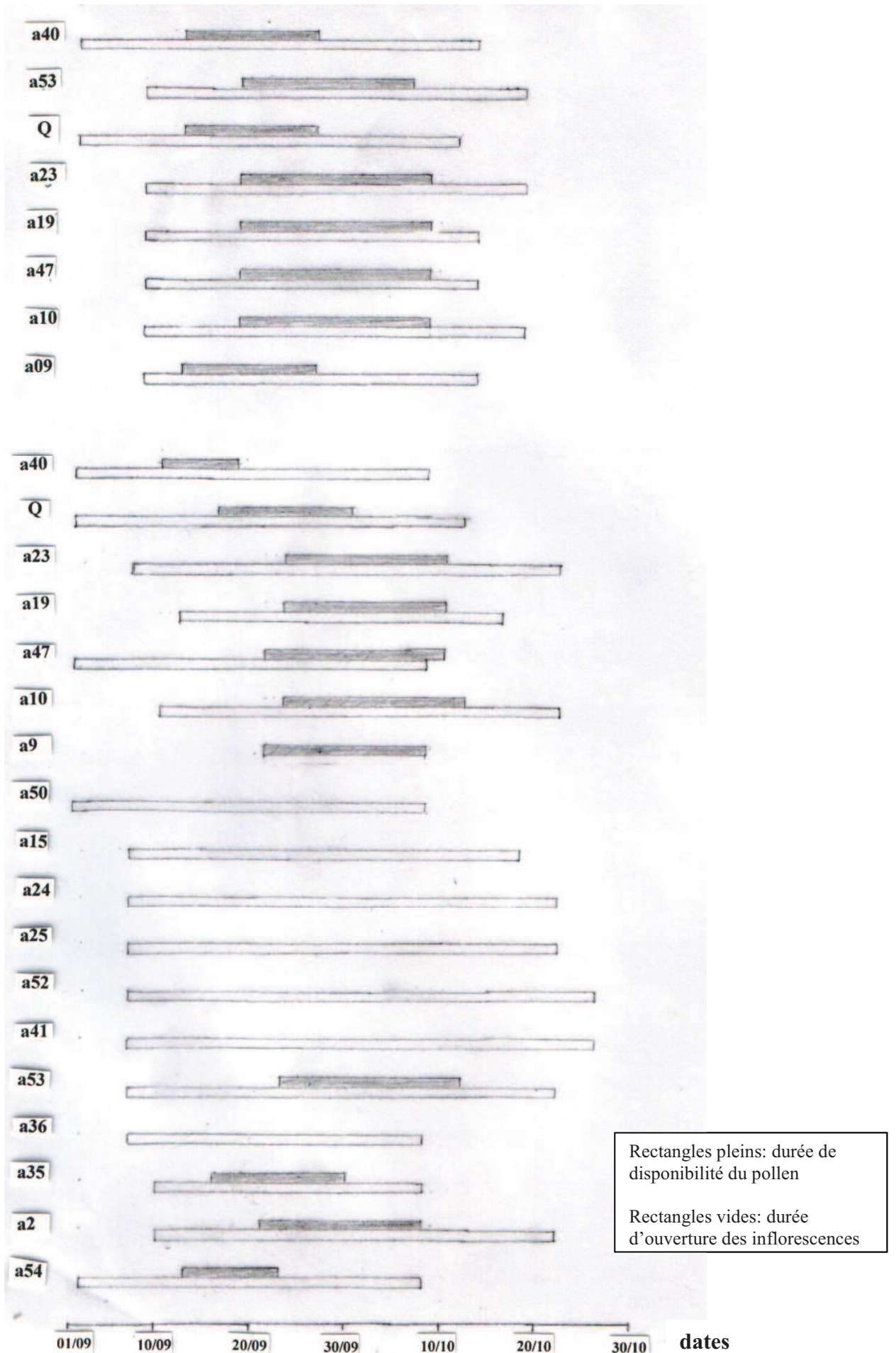


Fig.3 : Durée d'ouverture des inflorescences et de disponibilité du pollen selon les arbres en automne 1998 et 2000 au niveau de la station alticole. 72

Ceci indique une légère interaction « arbre x année » vu que le classement d'un arbre ne s'est pas tout à fait maintenu d'une année à l'autre.

A l'échelle du lot d'arbres observés en 1998, le dégageement des inflorescences s'est réalisé avec un écart inter - arbres de l'ordre d'une semaine en 1998 et en 2000. La fermeture des inflorescences s'est réalisée avec un écart inter - arbres d'une semaine en 1998 et de plus deux semaines en 2000.

C'est volontairement que nous évoquons une durée d'ouverture plutôt que de réceptivité des inflorescences pour les deux années précédentes, car à notre sens, c'est dans la durée plus large d'ouverture que s'encarte la durée plus brève de réceptivité.

En 2008, et en ne considérant que la durée de déploiement maximal des inflorescences, nous avons relevé des arbres dont les inflorescences sont restées ouvertes à des angles perpendiculaires à leurs axes (i.e. réceptives) pendant au moins trois semaines pour les uns et au moins une semaine pour les autres.

### **3-5- Date de début et de fin de dispersion du pollen**

#### **a- Date de début de dispersion du pollen**

En 1998, les 8 arbres étudiés ont entamé la libération du pollen au cours du mois de Septembre en deux vagues successives : au 12 et au 18 Septembre respectivement chez 03 et 05 d'entre eux.

En 2000, les 8 arbres en commun avec l'année 1998 ont montré un début de libération du pollen incluant les dates du 10 ; 16 ; 21 et 23 Septembre respectivement chez 01 ; 01 ; 02 et 04 sujets. Sur les 10 autres arbres inclus dans l'étude cette année là, 07 n'ont pas produit de pollen et 03 ont entamé sa libération à différentes dates (i.e. au 13 ; 16 ; et 21 Septembre), dates du reste superposables à celles observées sur les 8 arbres en commun avec l'année 1998.

Ainsi, le début de dispersion du pollen a été observé du 12 au 18 Septembre en 1998, et du 10 au 23 Sept. en 2000, soit un écart inter - arbres de 7 jours en 1998 et de 14 jours en 2000.

Le pic de pollinisation, assimilé à la date faisant coïncider la libération du pollen chez le maximum d'arbres, a été observé au 18 Septembre en 1998 et au 23 Septembre en 2000, soit un retard de 06 jours en 2000.

L'arbre a54 de la station alticole (restaurant d'altitude) a libéré précocement son pollen en 2000 (i.e. vers le 13 Septembre) comme en 2008 (au 16 Septembre), l'arbre a23 a aussi amorcé la libération du pollen au 18 Septembre en 1998 ; au 23 Septembre en 2000 et au 16 Septembre en 2008. Ces arbres avec l'arbre a55 ont été les seuls à avoir entamé la libération du pollen sur un total de 15 arbres examinés pour la libération du pollen au 16 Septembre 2008.

En automne 2008, au niveau de la marge inférieure de la cédraie (sur un microsite d'orientation fraîche) à la date du 29 Septembre, sur 9 arbres examinés pour la disponibilité du pollen, 03 n'avaient pas entamé sa libération et les 6 autres l'ont libéré à 80%. Sur un échantillon plus large de 24 arbres incluant aussi des microsites d'orientation thermophile, nous avons observé à la même date, 04 sujets n'ayant pas entamé la libération du pollen ; 02 ; 04 ; 13 ; et 03 qui ont libéré respectivement 20 ; 50 ; 70 à 80 et 100% de leur pollen. Ces données ne sont pas à mettre en corollaire avec celles de 1998 et 2000 puisque ne concernant pas la même station, néanmoins elles confirment le maintien au niveau d'une station donnée (ici marge inférieure de la cédraie) de 3 catégories d'arbres pour la libération du pollen: les précoces, les intermédiaires et les tardifs.

#### **b- Date de fin de dispersion du pollen**

La fin de la disponibilité du pollen a été observée du 26 Septembre au 8 Octobre en 1998 et du 18 Septembre au 12 Octobre en 2000, soit un intervalle plus étendu en 2000.

En 1998, ce stade a été observé au 26 Septembre ; au 6 et au 8 Octobre respectivement chez 03 ; 01 et 04 arbres.

En 2000, la fin de dispersion du pollen a été observée au 18 ; 23 et 30 Septembre respectivement chez 01, 01 ; 02 arbres et au 8 ; 10 et 12 Octobre respectivement chez 02 ; 03 et 02 arbres.

#### **c- Durée de disponibilité du pollen dans les chatons**

En 1998, le pollen a été disponible du 12 au 08 Octobre. Les arbres se sont répartis dans cet intervalle comme suit : du 12 au 26 Septembre (03 arbres) ; et du 18 Septembre au 06 - 08 Octobre (5 arbres).

En 2000, le pollen a été disponible du 10 Septembre au 12 Octobre. Les arbres se sont répartis dans cet intervalle comme suit : du 10 au 18 Septembre (01 arbre) ; du 13 au 23sept. (01 arbre) ; du 16 au 30 sept. (02 arbres) ; du 21 Sept. au 08 Octobre (02 arbres) ; du 21 Sept. au 10 Oct. (01 arbre) ; du 23 Sept. au 10 Oct. (02 arbres) ; du 23sept. au 12 Oct. (02 arbres).

En 1998, la disponibilité du pollen a été de 17 jours en moyenne (intervalle par arbre de 14 à 20 jours). En 2000, elle a été de 16 jours (intervalle par arbre de 8 à 19 jours) à l'échelle de tous les arbres y compris ceux en commun avec l'année 1998.

### **3-6- Durée de synchronisation entre la floraison mâle et femelle**

La durée de synchronisation entre l'ouverture des inflorescences femelles et la disponibilité du pollen a été en moyenne de 17 jours en 1998 et de 16 jours en 2000 pour le même groupe d'arbres. Ce qui suggère une relative concordance inter - annuelle de cette durée.

A l'échelle individuelle, cette durée a été strictement identique en 2000 par rapport à 1998 chez 01 arbre ; elle s'est contractée de 1 à 3 jours chez 4 arbres et de 06 jours chez 01 arbre (cf. fig. 3). Ainsi, chez 04 arbres sur 06 (i.e. 71.43% des arbres), l'écart inter - annuel n'a pas dépassé 3 jours.

En 1998, la libération du pollen a commencé en moyenne 10 jours (intervalle par arbre de 4 à 17 jours) après le dégagement des inflorescences femelles. De même, la fin de disponibilité du pollen a précédé en moyenne de 11 jours (intervalle par arbre de 5 à 17 jours) la fermeture des inflorescences femelles. Ainsi, chez tous les arbres et durant les deux années d'observation, la période de disponibilité du pollen a été plus brève que celle d'ouverture des inflorescences femelles du même arbre.

Il existerait au sein d'un même arbre, un laps de temps durant lequel ses inflorescences femelles seraient ouvertes alors que son pollen ne serait pas encore dispersé ou ne serait plus disponible car déjà dispersé.

En 2000, parmi les 18 arbres analysés, 08 ont montré une dioicie fonctionnelle avec pour 07 d'entre eux, la présence de floraison femelle et l'absence de floraison mâle ; et pour 01 d'entre eux, l'inverse. Quant aux 10 autres, ils ont été monoïques. Parmi ces derniers, un arbre a porté des chatons sur le 1/3 supérieur du houppier ce qui a empêché le suivi de sa floraison mâle. La production en chatons de ces arbres en 1992 et 1993 a été variable (i.e. absente, abondante ou faible). Il n'en demeure pas moins que certains sujets comme l'arbre a8 et a53 ont montré une relative constance dans leur effort de production mâle en n'allouant qu'une branche inférieure à la production de pollen durant les deux années.

Une synchronisation a été aussi observée en automne 2008 entre la disponibilité du pollen dans les chatons et la réceptivité femelle, au sein d'un même arbre et entre arbres. Si la synchronisation entre arbres est bénéfique car favorisant le brassage des gènes, à l'échelle intra- arbre, au contraire, elle augmente les risques d'autogamie.

## **4- Discussion**

### **a- Aspect phénologique**

#### **- Durée d'ouverture des inflorescences**

La durée d'ouverture des inflorescences qui s'étend du moment où l'inflorescence est dégagée de ses enveloppes protectrices à celui où elle referme ses écailles, a été de 38 jours en 1998 et de 40 jours en 2000. Pour cette dernière année la moyenne est similaire aussi bien quand on considère les seuls 08 arbres en commun avec l'année 1998 que quand on raisonne à l'échelle de l'ensemble des 17 arbres étudiés. Les observations de l'année 2008 ont montré l'existence dans cet intervalle d'ouverture des inflorescences, d'une période de réceptivité au pollen jugée correspondant au moment où elles présentent des écailles perpendiculaires à leur axe. Ainsi, chez l'arbre 13c, en limitant la période de réceptivité au seul moment où les inflorescences sont pleinement dégagées à des angles perpendiculaires à leurs axes, nous avons relevé une période de réceptivité femelle assez longue de 3 semaines. Si nous englobons les individus dont la réceptivité est entamée vers la mi-Septembre et ceux chez lesquels elle se termine vers la mi-October, on peut considérer une réceptivité de l'ordre de 1 mois tout en excluant les périodes où les inflorescences sont partiellement dégagées et celles où elles sont en voie de fermeture (i.e. ouvertes à des angles inférieurs à 90°).

Les auteurs rapportent des durées de réceptivité femelle variables selon les espèces: 32 à 37 jours selon les années chez *Pinus radiata* (Codesido et al.2005) ; 35 jours chez *Pinus radiata* en

Nouvelle-Zélande (Lill et Sweet, 1977 in Codesido et al.2005) ; 31 jours chez le pin sylvestre (Jonsson et al.1976) ; 30 jours chez le sapin de Douglas (El-Kassaby et al. 1984) ; 33 jours chez l'épicéa (El-Kassaby et al. 1990 in Codesido et al.2005) ; 27 à 32 jours, selon l'année, chez le pin noir (Matziris,1994). En revanche, O'Reilly et al.(1982) ont observé à l'échelle de 12 clones d'un verger à graines de *Picea mariana*, une période de réceptivité femelle de 16 jours tandis que la valeur avancée par Owens et al. (1981) in El-Kassaby et al. (1984) est encore bien inférieure (i.e. 4 à 6 jours). De même Eriksson et al. (1973) rapportent Wright (1953) qui a observé une durée de réceptivité femelle d'une semaine chez *Picea abies* en Pennsylvanie. A l'échelle individuelle, la durée de réceptivité femelle n'est que de 2 à 8 jours chez le pin noir selon Matziris (1994). Pour notre part, nous avons relevé à l'échelle individuelle en automne 2008 des inflorescences ayant présenté un même état d'ouverture (maximal, intermédiaire) durant 8 jours chez certains sujets.

Ainsi, les durées d'ouverture des inflorescences du cèdre à Tala-guilef relevées en automne 1998 et 2000 sont concordantes avec quelques unes de celles rapportées chez d'autres conifères.

Nos observations à intervalles rapprochés au cours de l'automne 2008 indiquent que l'inflorescence peut montrer des écailles ouvertes perpendiculairement à son axe au minimum une semaine, chez certains arbres, mais qu'elle peut présenter des écailles repliées à des angles variables sur une période plus grande, et il est possible que ce repliement partiel ne soit pas favorable à la capture du pollen. En effet, selon les auteurs ayant travaillé sur les conifères et Toth (1978) sur le cèdre, la période de réceptivité coïncide avec l'ouverture des écailles perpendiculairement à leur axe.

Nous proposons de considérer une inflorescence comme réceptive quand elle est dégagée sur toute sa longueur avec des écailles ouvertes perpendiculairement à leur axe, et de la considérer comme non réceptive quand elle n'est que partiellement dégagée (au 1/3 ou 1/2 supérieur) et quand ses écailles après s'être déployées au maximum par rapport à leur axe, se replient progressivement vers le haut pour finir par se souder.

Le mécanisme qui sous-tend le repliement de ces inflorescences gagnerait à être mieux compris. Chez le pin, la période de réceptivité femelle dépend principalement de la disponibilité du pollen (Pulkkinen 1994 in Miguel Perez et al. 2002) car une fois que le pollen entre dans l'inflorescence, celle-ci se referme (Niembro, 1986 in Miguel Perez et al. 2002).

#### - Durée de disponibilité du pollen

La durée de disponibilité du pollen dans les chatons a été en moyenne de 16 à 17 jours au cours des deux années de suivi (1998 et 2000). Les durées mentionnées par les auteurs sont, pour certaines, plus élevées, et pour d'autres, inférieures à celles trouvées par nous mêmes: 38 jours chez le sapin de Douglas en peuplement naturel (Griffith, 1968 in El-Kassaby et al. 1986) ; 29 jours chez le sapin de Douglas en verger à graines (El-Kassaby et al.1984) ; 27 jours chez le sapin de Douglas (El-Kassaby et Ritland, 1986); 16 jours à l'échelle de 12 clones d'un verger à graines de *Picea mariana* (O'Reilly et al.(1982) ; 16 jours chez *Picea abies* en verger à graines (Eriksson et al.1973) ; 6 jours à l'échelle de 5 arbres de *Abies pinsapo* en peuplement naturel (Arista et Talavera, 1994) ; 3 à 5 jours chez le sapin de Douglas (Barner et Christiansen, 1982 in El-Kassaby et al.1984) et de 7 à 23 jours chez *Pinus radiata* en verger à graines (Codesido et al. 2005).

Nos observations de la dispersion du pollen en automne 2008, montrent l'existence de 03 catégories d'individus: précoces, intermédiaires et tardifs, avec toutefois une prépondérance des individus intermédiaires qui en faisant coïncider leur période optimale de libération du pollen peuvent générer un pic de pollinisation. Pour l'année 2008, les individus les plus précoces ont libéré leur pollen à la mi- Septembre, les intermédiaires à la 3<sup>ème</sup> semaine de Septembre et les tardifs à la fin de la 4<sup>ème</sup> semaine de Septembre et au-delà.

D'après nos observations la libération du pollen à l'échelle d'un chaton peut durer quelques jours, et à l'échelle d'un arbre elle peut être répartie en vagues successives de sorte que si au pic de pollinisation 80% des chatons d'une branche entament la libération du pollen, chez les 20% de chatons restants, elle peut se faire au-delà du pic de pollinisation.

A l'échelle d'un chaton, la libération du pollen a duré entre 2.2 et 4.1 jours chez le pin sylvestre (Eriksson et al.1973) et 42 heures en moyenne (intervalle de 26 à 53 heures) chez *Abies pinsapo* en peuplement naturel (Arista et Talavera, 1994). Dans notre cas nous n'avons pas évalué une telle durée faute d'avoir pu séjourner de façon ininterrompue sur terrain.

#### **- Durée de synchronisation entre la floraison mâle et femelle**

Nos observations indiquent qu'un arbre ne pratiquerait pas nécessairement la dichogamie, et qu'il existe une période où la disponibilité du pollen et la réceptivité femelle peuvent être synchronisés au sein d'un même arbre. Résultat concordant avec celui de Fowler (1964) chez *Pinus resinosa* ; Franklin et Ritchie (1970) chez *Abies* ; El-Kassaby et al. (1984) chez le sapin de Douglas en verger à graines et Arista et Talvera (1994) chez *Abies pinsapo* en peuplement naturel. Cette synchronisation intra - arbre suggère l'existence d'un risque d'autogamie puisque selon Owens et Blake (1986) il n'y a pas de barrière à l'autogamie chez les conifères.

En plus de la synchronisation intra - arbre entre la période de réceptivité femelle et celle de disponibilité du pollen, nous avons aussi observé une période de synchronisation inter - arbres d'une même parcelle, synchronisation favorable à un échange de pollen entre arbres donc à un flux de gènes.

L'existence d'une période de synchronisation entre la réceptivité femelle et la libération du pollen a été aussi observée chez d'autres conifères, en peuplement naturel (Schuster et Mitton, 1989 chez *Pinus ponderosa* ; Arista et Talvera, 1994 chez *Abies pinsapo*) comme en verger à graines (O'Reilly et al. 1982 chez *Picea mariana* ; Owens et al. 2001 ; Miguel Perez et al. 2002 ; Codesido et al. 2005 chez *Pinus radiata* ; Chaix et al. 2007 chez quelques provenances d'*Eucalyptus grandis*). Cette synchronisation est de 15 jours à l'intérieur des populations de *Pinus ponderosa* (Schuster et Mitton, 1989).

Une bonne synchronisation d'un arbre avec ses voisins lui confère un avantage phénologique. Pour Bouras (1989) ; Kerkouche (1992) et Ourabia (1994) chez le chêne vert, le degré de synchronisation entre arbres donneurs du pollen et arbres receveurs potentiels de ce pollen est un moyen pour un arbre d'avantager sa fonction de reproduction. En verger à graines de *Pinus radiata*, les clones dont la floraison a commencé plus tôt sont ceux qui ont réalisé la meilleure synchronisation de la libération du pollen avec la réceptivité femelle (Codesido et al. 2005).

#### **- Durée de la floraison mâle et femelle**

Nos observations indiquent que la durée de libération du pollen est plus brève que celle d'ouverture des inflorescences femelles à l'échelle d'un même arbre ce qui est concordant avec les observations de différents auteurs : Sarvas (1967a) chez *Pinus sylvestris* ; Barner et Christiansen (1960) in Eriksson et al. (1973) chez *Larix decidua* ; Eriksson et al. (1973) chez *Picea abies* ; Codesido et al. (2005) chez *Pinus radiata* en verger à graines.

Cette précocité de réceptivité femelle sur la libération du pollen n'a été que de 1 jour chez *Picea abies* (Eriksson et al. 1973) et de 8 à 11 jours au cours de 3 années consécutives chez *Pinus radiata* (Codesido et al. 2005).

#### **- Chronologie de la floraison mâle et femelle**

Chez le cèdre, la floraison ne démarre pas au printemps mais courant été et automne de l'année « N » et c'est la floraison mâle qui précède la floraison femelle au moins en ce qui concerne le début de différenciation des bourgeons mâles (qui se fait dès le début juillet et aboutit à la libération du pollen vers la mi-Septembre) et celui de la différenciation des inflorescences femelles qui commence vers la fin Août - début Septembre avec dégagement progressif de l'inflorescence. La fin de la floraison mâle, marquée par la libération totale du pollen contenu dans les chatons, précède la fermeture des inflorescences femelles chez la plupart des individus puisque des inflorescences femelles non complètement fermées ont été observées chez de nombreux individus au-delà de la période de disponibilité du pollen dans le peuplement. En fait, le dégagement des inflorescences femelles précède le début de libération du pollen, et la fermeture des inflorescences peut s'étendre au delà de la fin de disponibilité du pollen.

Chez les conifères à floraison printanière, la phénologie de la floraison mâle et femelle démarre au même moment (Blush et al. 1993 in Codesido et al. 2005), mais Codesido et al. (2005) rapportent un certain nombre d'auteurs ayant observé une floraison femelle précédant la floraison mâle (mais de quelques jours).

#### **- Ecart inter - annuel dans les moments et les durées de floraison**

Nos observations ont révélé aussi bien des arbres n'ayant pas montré d'écart inter-annuel que ceux en ayant montré pour le début de réalisation de certains stades de la phénologie de la floraison en

l'occurrence, le début du dégagement des inflorescences femelles, celui de libération du pollen ainsi que la fin de la floraison mâle et femelle. Ce décalage a atteint un maximum de 6 jours chez quelques arbres. Toutefois, il n'a pas été dans le même sens entre les deux années 1998 et 2000. Ainsi, nous avons noté en 2000, un retard par rapport à l'année 1998 chez certains individus et un avancement chez d'autres. L'existence d'écarts inter-annuels dans la phénologie de la floraison a été observée par quelques auteurs (Jonsson et al. 1976 chez le pin sylvestre ; El-Kassaby et al. 1984 chez le sapin de Douglas ; Nikkanen, 2001 chez *Picea abies* en verger à graines ; Boes et al. 1991 et Rodríguez, 2001 in Miguel Perez et al. 2002 chez le pin sylvestre ; Miguel Perez et al. 2002 chez le pin maritime ; Codesido et al. 2005 chez *Pinus radiata*). L'écart inter-annuel a été de 10 jours pour la période de pollinisation chez le sapin de Douglas en verger à graines à l'échelle de 2 années successives avec une précocité durant l'année plus chaude (El-Kassaby et al. 1984) ; il a été d'une semaine pour la déhiscence des chatons mâles du pin sylvestre en verger à graines (Rodríguez, 2001 in Miguel Perez et al. 2002) ; de plus de 3 semaines pour les moments de floraison chez *Picea abies* en verger à graines (Nikkanen, 2001) ; de 13 jours pour la période de réceptivité femelle et de libération du pollen à l'échelle de 3 années consécutives chez *Pinus radiata* (Codesido et al. 2005).

A l'échelle individuelle, des auteurs ont rapporté la constance dans le classement des individus pour la réalisation des stades de floraison : Codesido et al. 2005 chez *Pinus radiata* ; Griffin (1984) pour *Pinus radiata* ; Askew (1988) pour *Pinus taeda* ; Jonsson et al. (1976) pour le pin sylvestre ; El-Kassaby et al. (1984) pour le sapin de Douglas et Matziris (1994) pour le pin noir.

#### **- Variation inter - arbres et contrôle génétique de la phénologie de la floraison**

Nous avons noté une variation inter - arbres dans les stades de floraison comprenant le début de la réceptivité femelle, le début de la libération du pollen et leurs durées respectives. Cette observation est concordante avec les résultats rapportés par d'autres auteurs (Jonsson et al. 1976 chez *Pinus sylvestris* ; O'Reilly et al. 1982 chez *Picea mariana* ; El-Kassaby et Ritland, 1986 chez le sapin de Douglas ; Matziris, 1994 chez le pin noir ; Codesido et al. 2005 chez *Pinus radiata* ; Beardsell et al. 1993 ; Florence, 1996 in Chaix et al. 2007 et Chaix et al. 2007 chez *Eucalyptus grandis*).

Selon Codesido et al. (2005), les différences dans le début de la réceptivité femelle entre clones précoces et tardifs de *Pinus radiata* sont de l'ordre de 8 à 19 jours selon les années. Chez le sapin de Douglas, les différences entre clones et familles dans le dégagement des chatons mâles et des inflorescences femelles sont de 29 et 25 jours et sont sous contrôle génétique (El-Kassaby et Ritland, 1986), mais selon Matziris (1994) chez le pin noir, seules les dates du début des stades de floraison mâle et femelle sont sous fort contrôle génétique alors que la durée des stades de floraison est sous faible contrôle génétique et selon Codesido et al. (2005) chez *Pinus radiata*, le contrôle génétique s'exerce plus fortement sur le processus de floraison femelle que sur la floraison mâle. Chez *Picea abies*, l'héritabilité au sens large a été plus élevée pour la phénologie de la floraison femelle par rapport à la phénologie de la floraison mâle (Nikkanen, 2001), inversement pour les facteurs environnementaux qui ont davantage influé sur la floraison mâle.

#### **- Influence des facteurs du milieu sur la phénologie de la floraison**

Différents facteurs ont été rapportés comme pouvant influencer sur la phénologie de la floraison en l'occurrence, les facteurs climatiques (Boes et al. 1991 et Rodríguez, 2001 in Miguel Perez et al. 2002) dont la pluie et l'humidité relative qui affectent la suspension du pollen dans l'air (Boyer, 1966 ; Bramlett et al. 1993 in Miguel Perez et al. 2002 ; Arista et Talvera, 1994 ; Ebell et Schmidt, 1964 in Codesido et al. 2005) ; la sécheresse dont dépend la libération du pollen (Owens et al. 2001) ; le vent qui affecte aussi la suspension du pollen dans l'air (Ebell et Schmidt, 1964 in Codesido et al. 2005) ; les températures (Jonsson et al. 1976 ; El-Kassaby et al. 1984 ; El-Kassaby et al. 1986 ; Connor et al. 1998 ; Owens et al. 2001 ; Codesido et al. 2005).

Des températures plus chaudes ont accéléré la période de pollinisation du sapin de Douglas (El-Kassaby et al. 1984 et El-Kassaby et al. 1986) ; la date de libération du pollen de *Pinus taeda* en conditions contrôlées (Connor et al. 1998) ; la floraison de *Pinus radiata* en verger (Codesido et al. 2005) et l'apparition des chatons mâles et des inflorescences femelles de *Pinus monticola* (Owens et al. 2001).

En sus des facteurs climatiques, d'autres facteurs ont été rapportés comme pouvant influencer sur la précocité de la floraison en l'occurrence, l'altitude du site (Schuster et Mitton, 1989) ; la densité du

couvert (Arista et Talvera, 1994 chez *Abies pinsapo*) ; et le degré d'exposition au soleil des branches ou des parties du houppier d'un arbre (Arista et Talvera, 1994 ; Miguel Perez et al. 2002).

Notre étude interannuelle a concerné des arbres largement exposés à la lumière et situés dans une même parcelle subissant de ce fait les mêmes conditions stationnelles. Pour ce qui est de l'influence possible du facteur climatique durant l'année 1998 et 2000, en l'absence de données pour le site d'étude, elle ne peut qu'être approchée à partir des données d'une station météorologique de montagne (village des Ait-ouabanes à 995m d'altitude, sur le versant Nord du massif du Djurdjura) que nous utilisons à titre indicatif afin de nous renseigner sur la tendance climatique ces années là.

Les données montrent que l'année 1998 a été aussi sèche que l'année 2000 en juillet avec absence de précipitations, et plus humide en juin et août (avec une lame de pluies de 11,4mm en juin et 8,2 mm en août) et les autres mois si on excepte octobre où le classement s'inverse avec 93,6mm en 1998 et 139,4mm en 2000.

Les températures enregistrées en 1998 sont légèrement plus élevées que celles de l'année 2000 avec des écarts de 2,6°C en juin, de 2,1° en Juillet et de 1,5° en Septembre alors que la température du mois d'août est comparable pour les deux années (i.e. 25,8°C). Ce qui dans l'ensemble donne une année 1998 plus pluvieuse et plus chaude.

Nos résultats montrent que pour les 8 arbres analysés durant ces deux années-là, il y a eu un retard dans le début de la libération du pollen chez 6 arbres sur 8 et une précocité chez 2 autres. Ce qui pourrait être perçu comme une concordance avec les températures légèrement plus élevées de 1998. Toutefois, pour faire un corollaire entre les facteurs climatiques et les phénomènes physiologiques à l'échelle stationnelle, il faudrait disposer de capteurs d'humidité et de température et mesurer la vitesse du vent au niveau des stations d'étude.

Nos observations de 2008 indiquent l'influence de l'orientation des versants du massif montagneux du Djurdjura sur la phénologie de la floraison. Ainsi, sur le revers Sud du massif (Tikjda) au 22 Septembre 2008, il nous a été difficile de trouver des arbres n'ayant pas entamé la libération du pollen surtout en exposition Sud, alors qu'au niveau du revers Nord du massif (Tala-guilef) il y avait des arbres n'ayant pas entamé la dispersion du pollen au 24 Septembre. Le pic de pollinisation a empiété sur la 3<sup>ème</sup> semaine de Septembre à Tala-guilef mais semble s'être réalisé au cours de la 2<sup>ème</sup> semaine de Septembre à Tikjda. Il a été relativement plus précoce sur le versant Sud qui est plus thermophile que le versant Nord. Le milieu exercerait une influence globale sur les stades de floraison à l'intérieur de laquelle s'exercerait aussi une variabilité inter - arbres.

## **b- Autres aspects de la floraison**

### **- Distribution des chatons sur le houppier de l'arbre**

La distribution des chatons sur le houppier a reçu peu d'attention par les auteurs alors qu'elle peut avoir un impact sur le régime de reproduction avec un risque d'autogamie quand les inflorescences femelles sont localisées en dessous des branches mâles ou qu'elles partagent les mêmes branches. Shen et al. (1981) ont trouvé dans un verger à graines de pin sylvestre, une différence des fréquences génotypiques dans les graines selon le niveau du houppier où elles ont été prélevées en relation avec les différences dans le nuage pollinique fécondant. L'autogamie est plus élevée dans la partie inférieure du houppier par rapport à la partie supérieure à cause de la position des chatons mâles (collectif d'auteurs in El-Kassaby et al.1986).

Lors du suivi de la floraison en automne 2008, nous avons observé des inflorescences femelles et des chatons mâles sur les mêmes branches, ce qui peut représenter un risque d'autogamie. Toutefois, ce mélange n'a concerné que quelques individus. Le risque d'autogamie dans ce cas est rendu plus probable en cas de synchronisation entre la réceptivité femelle et la disponibilité du pollen sur de telles branches. A cette source de risque d'autogamie s'ajoute celle où nous avons observé des chatons mâles sur les parties supérieures du houppier et des inflorescences femelles sur les parties inférieures mais toutefois sur un nombre très restreint d'individus.

L'examen de la production mâle des arbres ayant fait l'objet de l'appréciation de la distribution des chatons sur le houppier durant quelques sessions de floraison antérieures (1992-93 et 2000 in Krouchi et al. 2004) montre que parmi les sujets ayant alloué les 2/3 inférieurs de leur houppier aux chatons, il y a : (1) de gros producteurs mâles en 1992 considérée comme une bonne année de floraison mâle ; (2) des sujets dont la production mâle a été alternativement forte et faible entre 1992 et 1993 ; et

(3) des sujets ayant montré une dioécie fonctionnelle en faveur de la production mâle en 1992 comme 1993.

Il y a lieu de noter que la répartition des chatons sur la totalité du houppier correspond à une très forte production mâle alors que leur cantonnement sur une orientation, correspond à une faible production.

Ainsi, l'arbre qui a alloué une unique branche aux chatons en année 2000 a favorisé la fonction femelle en 1992 et 1993 par une forte production de cônes, alors que celui qui a alloué la totalité de son houppier à la production de chatons en année 2000 a aussi montré une forte production de chatons en 1992 et 1993.

La production de pollen une année donnée, peut non seulement varier sur le plan quantitatif mais aussi être distribuée sur les branches selon différentes modalités. Sur le plan quantitatif, on a pu noter des écarts allant d'une production nulle à une production de milliers de chatons pouvant occuper la totalité du houppier pour les individus les plus productifs (Krouchi, 1995 et Krouchi et *al.* 2004). Entre ces deux extrêmes existent des situations intermédiaires où l'arbre alloue seulement une partie de sa frondaison aux chatons, allocation pouvant concerner une branche d'orientation donnée, le 1/3 inférieur ou supérieur du houppier ou bien les 2/3 de celui-ci.

De telles variations dans le comportement florifère des arbres peuvent avoir des conséquences sur les paramètres du succès reproductif, telle l'efficacité de la production grainière.

#### **- Rythme d'élongation des chatons**

L'accroissement en longueur des chatons s'est réalisé à un rythme identique pour l'ensemble des 10 arbres (i.e. sans interactions notables « arbre x date ») mais a abouti à des longueurs finales par arbre différentes. Une telle tendance a été aussi observée pour le rythme d'élongation du rameau de l'année chez des arbres de la même parcelle (données non montrées). Ainsi, les individus ayant pu réaliser les plus grandes longueurs de chatons au départ, ont pu conserver cet avantage à la fin de la période d'élongation. La confrontation du rythme d'élongation des chatons avec les dates de libération du pollen des mêmes arbres et pour la même session de floraison laisse voir que la libération du pollen n'a lieu qu'après que le chaton ait fini sa maturité morphologique.

#### **- Dimensions et poids des chatons**

Les longueurs finales des chatons mesurés à l'échelle de 10 arbres d'une même parcelle, ont montré un intervalle par arbre de l'ordre de 2.66 à 3.68 cm, résultant dans un écart maximal inter-arbres de 1cm. Un tel intervalle n'inclut pas l'ensemble des moyennes existantes au niveau du peuplement. En effet, la mesure, au cours de l'automne 2008, de la longueur, de la largeur et du poids frais de 1953 chatons représentant 50 arbres distribués entre 1300 et 1720m d'altitude a montré une longueur moyenne du chaton de l'ordre de 3.2cm et un intervalle par arbre de 2.43 à 4.5mm résultant dans un écart maximum inter-arbres de l'ordre de 2cm. L'examen des valeurs des 7 arbres mesurés en 1998 et en 2008 indique une concordance de leur classement pour la longueur finale du chaton. Tendence qui confirme nos observations *in situ* indiquant la possibilité de ranger un arbre dans une catégorie de dimension (petit, moyen et grand) et de forme des chatons (chaton 2 ou 3 fois plus long que large). Ainsi, l'arbre 16a a porté les chatons les plus dimensionnés que ce soit parmi un sous-lot de 10 arbres étudiés en 1998 au sein d'une même station que parmi l'échantillon plus large de 53 arbres étudiés en 2008 et couvrant un périmètre d'échantillonnage plus étendu.

Le fait d'avoir inclus dans l'échantillonnage de 2008, deux stations précédemment échantillonnées (couvrant l'une, la partie moyenne et l'autre la partie alticole de la cédraie) et une troisième située au niveau de la marge inférieure, rend mieux compte du niveau de variation existant à cette échelle et confirme l'idée du maintien d'un certain niveau de variation inter - arbres d'une même station en différents points de la cédraie.

En effet, les données de 2008 sur les dimensions des chatons indiquent l'existence d'écarts inter - arbres plus élevés que les écarts inter - stations d'une même cédraie pour des stations réparties sur une distance de près de 3km.

Bien que l'année 2008 ait été une année de bonne floraison mâle, il a toutefois sévi sur les chatons un parasitisme ayant concerné de nombreux arbres et dans l'arbre, jusqu'à 80% des chatons. Le parasite se nourrit du pollen dont il perturbe le processus de maturation et diminue la qualité. Ceci

suggère que la réussite de la floraison dépend de facteurs d'ordre phénologique, climatique et biotique (ici parasitisme des organes mâles).

#### **- Taux de survie des inflorescences**

Les comptages des inflorescences sur les branches échantillon et nos observations sur le terrain indiquent que les inflorescences initiées ne se développent pas toutes en cônelets et que la réduction de leur nombre est drastique.

Dans le chapitre efficacité de la production grainière nous avons évoqué le fait que des cônes sont maintenus sur l'arbre à maturité même avec des taux de graines pleines très faibles voire quasiment nuls. Il n'est probablement pas avantageux pour un arbre d'avorter un cône à un stade assez avancé de son développement sachant que la plus grande partie de la biomasse du cône est allouée aux structures de support et de protection que sont les écailles alors que les graines ne représenteraient que 10% à 15% du poids du cône environ.

Le fait qu'une très forte proportion d'inflorescences initiées soient avortées est en concordance avec les théories d'allocation de ressources selon lesquelles une plante initie un grand nombre de « fleurs » au départ dans lequel elle procède par la suite à des ajustements en série (Lloyd, 1980).

### **5- Conclusion**

Dans ce chapitre nous avons traité divers aspects de la floraison de l'espèce en l'occurrence, le déroulement de la phénologie de la floraison mâle et femelle ; la distribution des chatons sur le houppier ; leur rythme d'élongation et leurs dimensions finales. L'inclusion de la marge inférieure de la cédraie en 2008 a permis de confirmer les tendances notées au niveau des stations réserve intégrale et restaurant d'altitude étudiées durant les années antérieures (pour la germination du pollen, la phénologie de la floraison, la capacité germinative du pollen, la dimension des chatons, et leur distribution sur le houppier).

Le suivi de la phénologie de la floraison des arbres de la marge inférieure a permis de montrer qu'ils ne sont pas nécessairement en déphasage phénologique les uns des autres et du reste des arbres de la cédraie. En revanche, leur faible densité (i.e. faible densité des semenciers) et le microrelief peuvent être à l'origine de leur faible production grainière par cône par suite d'un accès limité au pollen en provenance de la grande masse de la cédraie. Mais comme parmi ces arbres certains ont assuré de bonnes proportions de graines, nous pouvons suggérer que le statut reproducteur de l'arbre interviendrait aussi.

Le pic de pollinisation à Tala-guilef s'observe vers la 3<sup>ème</sup> semaine de septembre, alors que les individus précoces peuvent libérer leur pollen dès la 2<sup>ème</sup> semaine et les individus tardifs à la 4<sup>ème</sup> semaine de ce mois. Le virement de couleur des chatons du vert au marron lors des pics de pollinisation donne un aspect marron à la frondaison des arbres ayant produit beaucoup de pollen au sein du peuplement. Dans le cadre d'un suivi de l'état sanitaire de la cédraie par télédétection il faudrait tenir compte de cette période et la distinguer des décolorations dues aux pullulations d'insectes rageurs des feuilles.

Dans l'ensemble, la période d'ouverture des inflorescences est plus longue que celle de la disponibilité des chatons. A l'échelle d'un arbre, le pollen est libéré non pas d'un seul tenant mais progressivement aussi bien d'un chaton à l'autre que dans le même chaton. Il serait intéressant de pouvoir demeurer sur terrain plusieurs jours de suite pour évaluer avec précision (tout au long de la journée) le temps mis par un chaton mâle bien identifié à libérer tout son pollen et tester la viabilité d'un tel pollen au fur et à mesure de sa libération sachant que dans cet intervalle d'ouverture peuvent survenir des pluies humidifiant le pollen encore dans les chatons.

La période totale d'ouverture des inflorescences femelles à des angles variables est plus longue que celle où elles montrent des écailles ouvertes perpendiculairement à leurs axes (période jugée propice à la réceptivité du pollen selon la littérature chez quelques conifères).

S'il est classiquement admis que le dégagement des inflorescences femelles a lieu fin août-début septembre, il n'en demeure pas moins que des bourgeons femelles non dégagés ont été observés sur un arbre vers le 20 septembre de l'année 2008.

La maturité morphologique des chatons précéderait d'une semaine leur maturité physiologique aboutissant à la libération du pollen.

La présence d'un insecte sur les chatons peut compromettre l'efficacité de la floraison mâle du fait que sur les chatons atteints sont perturbés dans leur maturité et leur pollen perd sa qualité poudreuse et devient grumeleux et impropre à la pollinisation. C'est pourquoi dans les études de la variation inter-annuelle de la fructification il faudrait inclure parmi les facteurs sous-jacents à une faible production grainière cette action biotique.

L'élongation des chatons bien que s'étant déroulée à un rythme comparable chez un groupe d'arbres d'une même station, elle a abouti néanmoins, à des dimensions finales différentes par arbre et ces dimensions tendent à se maintenir d'une année à l'autre permettant aux arbres de garder leur classement comme porteurs de chatons de grande ou de petite dimension.

La phénologie de la floraison n'est qu'une composante de l'ensemble des possibilités qu'à l'espèce pour diversifier ses stratégies reproductives : il y a une différence de l'effort de reproduction une année donnée, une variation inter-annuelle de cet effort, une différence dans le mode distribution des organes reproducteurs sur le houppier créant une diversité de situations ou de combinaisons. Par exemple, un arbre qui produit beaucoup de pollen risque de saturer ses inflorescences avec de l'autopollen, en l'absence ou par manque, dans un périmètre proche, de semenciers susceptibles de fournir de l'allopollen. Un autre arbre dans le même milieu, même s'il évite le risque d'autogamie en ne produisant pas du pollen lors d'une session reproductive, peut néanmoins être en situation de manque de pollen s'il n'est pas bien synchronisé avec des voisins donneurs potentiels de pollen.

L'existence au sein de la cédraie d'individus précoces et tardifs pour la réalisation des différents stades de floraison nous fait suggérer un complément d'investigation au sein d'autres cédraies pour les replacer dans un classement global où il serait possible d'entrevoir les possibilités de flux polliniques inter-provenances du cèdre.

Pour évaluer l'influence des facteurs climatiques locaux sur le déroulement de la floraison, il serait intéressant de disposer des capteurs de température et d'humidité.

Des pollinisations contrôlées associées à la possibilité de faire des coupes anatomiques des inflorescences permettront de tester l'effet d'une absence totale de pollinisation et celui d'une autopollinisation sur l'efficacité de la production grainière.

## Références

1. **Anderson, E. D. and Owens, J. N. 2000.** Microsporogenesis, pollination, pollen germination and male gametophyte development in *Taxus brevifolia*. *Annals of Botany* 86: 1033-1042.
2. **Arista M. and Talavera, S. 1994.** Pollen dispersal capacity and pollen viability in *Abies pinsapo*. *Silvae Genetica*. 43, 2-3: 155-158.
3. **Askew, G.R. and Blush, Th. 1990.** An index of phenological overlap in flowering for clonal conifer seed orchards. Short note. *Silvae Genetica*. 39, 3-4:168-170.
4. **Burczyk, J. and Chalupka, W. 1997.** Flowering and cone production variability and its effect on parental balance in a Scots pine clonal seed orchard. *Ann. Sci. For.* 55: 129-144.
5. **Burczyk, J. and Prat, D. 1997.** Male reproductive success in *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco: the effects of spatial structure and flowering characteristics. *Heredity* 79: 638-647.
6. **Bouras, F. 1989.** Etude de la phénologie et de l'allocation de ressources aux fonctions mâles et femelles chez le chêne vert (*Q. ilex* L.). Mémoire Ing. Agr. I.N.A. El-Harrach, Alger.
7. **Codesido, V.; Merlo, E. and Fernández-López, J. 2005.** Variation in reproductive phenology in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard in northern Spain. *Silvae Genetica*. 54, 4-5: 246-256.
8. **Chaix, G.; Vigneron, Ph.; Razafimaharo, V. and Hamon, S. 2007.** Are phenological observations sufficient to estimate the quality of seed crops from a *Eucalyptus grandis* open-pollinated seed orchard? Consequences for seed collections? *New Forests* 33:41-52.
9. **Connor, K.F.; Prewitt, T.C.; Bonner, F.T.; Elam, W.W.; and Parker, R.C. 1998.** Environmental stresses and reproductive biology of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) and flowering Dogwood (*Cornus florida* L.). In *The Productivity & Sustainability of Southern Forest Ecosystems in a Changing Environment*. Edited by Mickler and Fox. p. 103-116.

10. **Derridj, A. 1990.** Etude des populations de *Cedrus atlantica* Manetti en Algérie. Thèse Doc. U.P.S. Toulouse. 288 p.
11. **Doungyotha, Y. and Owens, J.N. 2002.** The reproductive biology and reproductive success of *Pterocarpus macrocarpus* Kurz. *Biotropica* 34(1): 58-67.
12. **Eriksson, G.; Jonsson, A.; and Lindgren, D. 1973.** Flowering in a clone trial of *Picea abies* Karst. *Studia Forestalia Suecica* n°110. 49 pages.
13. **Fowler, D. P. 1964.** Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. I. Factors affecting natural selfing. *Silvae Genetica* 13: 170-177.
14. **Franklin, J. F. and Ritchie, G.A. 1970.** Phenology of cone and shoot development of Noble Fir and some associated True Firs. *Forest Science*, pp. 356-364.
15. **El-Kassaby, Y.A.; Fashler, A.M. and Sziklai, O. 1984.** Reproductive phenology and its impact on genetically improved production in a Douglas-fir seed orchard. *Silvae Genetica*. 33 (4-5):120-125.
16. **El-Kassaby, Y.A.; Parkinson, J. and Devitt, W.J.B. 1986.** The effect of crown segment on the mating system in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) seed orchard. *Silvae Genetica* 35(4):149-155.
17. **El-Kassaby, Y.A. and Ritland, K. 1986.** The relation of outcrossing and contamination to reproductive phenology and supplemental mass pollination in a Douglas-fir seed orchard. *Silvae Genetica*. 35 (5-6): 240-244.
18. **Griffith, T.M. and Watson, M.A. 2005.** Stress avoidance in a common annual: reproductive timing is important for local adaptation and geographic distribution. *J. Evol. Biol.* 18: 1601-1612.
19. **Illoul, M. ; Derridj, A. et Moualek, O. 2004.** Production grainière et germination des graines de différentes provenances algériennes du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.). *Naturalia Maroccana*. Volume 2 (1-2), pp: 269-277.
20. **Jonsson, A; Ekberg, I. and Eriksson, G. 1976.** Flowering in a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. *Studia Forestalia Suecica*. n°135. 40 pages.
21. **Kelly, C.A. 1992.** Reproductive phenologies in *Lobelia inflata* (Lobeliaceae) and their environmental control. *Amer. J. Bot.* 79 (10): 1126 - 1133.
22. **Kelly, M.G. and Levin, D.A. 2000.** Directional selection on initial flowering date in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 87(3): 382–391.
23. **Kerkouche, M. 1992.** Evolution de l'allocation des ressources aux fonctions mâle et femelle chez le chêne vert (*Q. ilex* L.). Mémoire Ing. Agr., I.N.A. El - Harrach, Alger. 106 pages.
24. **Krouchi, F. 1995.** Approche de l'organisation reproductive du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) à Tala-guilef (Djurdjura nord - occidental). Mémoire de Magister en Sciences Agronomiques, option foresterie, I.N.A. El-Harrach, Alger. 105p.
25. **Krouchi, F.; Derridj, A. and Lefèvre, F. 2004.** Year and tree effect on reproductive organization of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management*. 197: 181-189.
26. **Levri, M.A. 1998.** The effect of timing of pollination on the mating system and fitness of *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *Amer. J. Bot.* 85(11): 1626–1630.
27. **Lloyd, D.G. 1980.** Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of a serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New phytol.* 86: 69 - 79.
28. **Matziris, D.I. 1994.** Genetic variation in the phenology of flowering in black pine. *Silvae Genetica*. 43(5-4): 321-328.
29. **Miguel Pérez, I.; González Martínez, S.C.; Alía Miranda, R. and Gil Sánchez, L. 2002.** Growth phenology and mating system of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in central Spain. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* Vol. 11 (1):193-203.
30. **Michalski, S.G. and W. Durka, W. 2007.** Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany* 100: 1271-1285.
31. **Morinaga, S.; Tsuji, K., and Sakai, S. 2003.** Consequences of differences in flowering date on seed production in *Heloniopsis orientalis* (Liliaceae). *Amer. J. Bot.* 90(8): 1153-1158.
32. **Nagarajan ,B.; Nicodemus, A.; Sivakumar, V.; Mandal, A.K.; Kumaravelu, G. Jayaraj, R.S.C.; Narmatha-Bai, V. and Kamalakannan, R. 2006.** Phenology and control pollination studies in *Casuarina equisetifolia* Forst. *Silvae Genetica* 55(4-5): 149 -155.

33. **Nikkanen, T. 2001.** Reproductive phenology in a Norway spruce seed orchard. *Silva Fennica* 35(1): 39-53.
34. **Ourabia, L. 1994.** Variabilité inter et intra - stationnelle de la phénologie et de l'allocation des ressources aux fonctions mâle et femelle chez *Quercus ilex* L. Mémoire. Ing. Agr. Univ. Tizi-ouzou, 140 p.
35. **O'Reilly, C. ; Parker, W. and Barker, J.E. 1982.** Effect of pollination period and strobili number on random mating in a clonal seed orchard of *Picea mariana*. *Silvae Genetica*. 31(2-3): 90-94.
36. **Owens, J.N. and Blake, M.D. 1985.** Forest tree seed production. Information Report PI-X-53. Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, Canada.
37. **Owens, J.N.; Catalano, G. and Bennet, J.S. 2001.** The pollination mechanism of western white pine; *Can. J. For. Res.* 31:1731-1741.
38. **Pors, B. and Werner, P.A. 1989.** Individual flowering time in goldenrod (*Solidago canadensis*): Field experiment shows genotype more important than environment. *Amer. J. Bot.* 76 (11): 1681-1688.
39. **Robledo-Arnuncio, J.J.; Alia, R.; and Gil, L. 2004.** Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular ecology* 13, 2567 - 2577.
40. **Schuster, W.S., Alles, D.L. and Mitton, J.B. 1989.** Gene flow in limber pine: Evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational gradient. *Amer. J. Bot.* 76 (9): 1395-1403.
41. **Shen, H.H.; Rudin, D. and Lindgren, D. 1981.** Study of the pollination pattern in a Scots pine seed orchards by means of isozyme analysis. *Silvae Genetica*. 30, 1: 7-15.
42. **Sherry, R. A.; Zhou, X. ; Gu, S. ; Arnone III, J. A. ; Schimel, D. S. Verburg, P. S. ; Wallace, L. L., and Luo, Y. 2007.** Divergence of reproductive phenology under climate warming. *PNAS*. vol. 104: 198-202.
43. **Toth, J., 1978.** Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti M.) dans le sud de la France. Thèse Doct. Ing., Fac. Sci. Tech. Marseille St Jérôme.136p.
44. **Yacine, A. et Lumaret, R. 1989.** Genetic diversity in holm-oak (*Quercus ilex* L.). Insight from several enzyme markers. *Silvae Genetica*. 38(3- 4):140 -148.

Chapitre VI:  
Within population variation of *Cedrus  
atlantica* seed traits at Tala-guilef

## Within population variation of *Cedrus atlantica* seed traits at Tala-guilef

### 1- Introduction

Seed traits are examined by authors in various ways and of the most studied seed traits is seed mass which is regarded as : (1) an adaptive trait at the level of functional groups including a set of 111 woody, creepers and herbaceous species (Jurado *et al.* 2001); within a phylogenetic group of species (Andersen, 1993); in relation to latitude with a concomitant consideration of plant growth form, vegetation type, seed dispersal syndrome, or net primary productivity (Moles *et al.* 2007); as a component of ecological strategies where the “seed mass”-“seed output” dimension is considered as an important predictor of dispersal to establishment opportunities (seed output) and of establishment success in the face of hazards (Westoby *et al.* 2002); as a key trait for species invasiveness and establishment capacity (Rejmanek and Richardson, 1996; Eriksson and Jakobsson, 1998, Leishman, 1999); fruit or seed dispersal ability (Meyer *et al.* 2001, Nathan *et al.* 1996, Gomez *et al.* 2007); Seedling fitness and performance (Meyer and Carlson 2001; Green and Juniper, 2004; Moles and Westoby, 2004); capacity of seed to persist in soil (Leishman and Westoby, 1998); capacity of predation survivorship (Moles *et al.* 2003); adaptation to fire (Escudero *et al.* 2000). (2) Seed size is examined in relation to resource available (Willis and Hulme, 2004); seed size-number trade-off theory (Lalonde and Roitberg, 1989; Leishman 2001, Simons and Johnston, 2000; Willis and Hulme, 2004; Greenway and Harder, 2007), plant height or size (Willis and Hulme, 2004; Rees and Venable, 2007); to plant growth form (Jurado *et al.* 2000); seasonality (Lalonde and Roitberg, 1989); space available within cone for seed development (McGinley *et al.* 1990). (3) Seed size is also used as criterion for describing level of variation among species of a given genus (Ellison, 2001; Johnson *et al.* 2003.); among populations of a species (Biro, 1978; Piedra, 1984, Rajput, 2002; Mukherjee *et al.* 2004; Ginwal *et al.* 2005; Mamo *et al.* 2006, Ellison, 2001, Susko and Lovett-Doust, 2000); among individuals of a species (Matziris, 1998; Halpern, 2005, Susko and Lovett-Doust, 2000, Noland *et al.* 2006); within individual (Halpern, 2005, Susko and Lovett-Doust, 2000) ; or within fruits (Susko and Lovett-Doust, 2000). (4) Seed size is also regarded as a reproductive ecology parameter (Sutton *et al.* 2002) and an indicator of population viability (Mosseler *et al.* 2000; Ganatsas *et al.* 2008).

Besides seed mass, there are also studies of seed morphology which examined seed color (Ginwal *et al.* 2005); seed ornamentation, seed and wing size (Matziris, 1998; Escudero, 2000; Johnson *et al.* 2003; Mukherjee *et al.* 2004; Ganatsas *et al.* 2008, Mamo *et al.* 2008). Studies interested in diaspore wind dispersal analyzed also aerodynamic properties of seeds plus wings or other dispersal appendages (Matlack, 1987; Greene and Johnson, 1992; Nathan, 1996; Meyer *et al.* 2001; Debain *et al.* 2003 among others).

Seed traits including seed size, dormancy, germination and dispersal are central components of plant life histories (Harper, 1977; Fenner, 1983; Thompson, 1987 in Ellison, 2001).

*Cedrus atlantica* has winged seeds implying a wind dispersal mode. Some few studies examined seed morphology of this species at provenance level: Algerian provenances (Derridj, 1990) and Moroccan ones (Aidrous-Larbi, 2007), but to our knowledge, no study examined within population variation in seed and wing traits using a set of 6 basic traits such as seed weight, length, width and thickness and 6 synthetic ones such as seed volume or wing area concomitantly to cone size measurement. Seed traits are regarded as components of species regeneration biology which can be divided into three main components according to Leishman (1999): dispersal, germination, and post-emergence growth and survival.

Some of the studied traits (wing size, wingloading) are linked to seed dispersal capacity; others (seed size) are linked to germination and seedling establishment capacity both of which known to play a role in the forest regeneration and dynamics. Seed mass is a key ecological trait that influences many aspects of a species' regeneration strategy, including seedling survival rates, seed dispersal syndrome, and the number of seeds that can be produced for a given amount of energy (Leishman *et al.*, 2000). Seed dispersal can severely limit the quantity of plant recruits and their spatial distribution (Gomez-Aparicio *et al.* 2007).

The present study is aimed at evaluating the level of variation in seed attributes within a *Cedrus atlantica* natural forest and accessory the germinative capacities of such seeds. The questions addressed are the following: Do trees within the same stand display identical seed traits? Do stands distributed within a maximum linear distance of 3 km by bird flow differ for such traits? Do trees display a relative constancy in their seed attributes across years? Is seed size antagonistic of seed number per cone? Do seed size from a hand and wing size from another hand vary in the same direction or are they antagonistic? Do seeds from different sources regarding identity of individuals display same germinative capacities?

## 2- Material and methods

### 2-1- Study sites and sample size

*Cedrus atlantica* at Tala-guilef forest extends over a distance of 4km by bird flow. Across this distance, the species forms stands of different physiognomy depending on elevation and slope orientation. At its lower range, the species is mixed with *Quercus ilex* which is dominant regarding density of individuals. In its medium range, *Cedrus atlantica* forms pure stands from which *Quercus ilex* is excluded particularly on north orientations. Such medium range coincides with elevations of 1500 to 1600m. Density of trees is high and vegetation composed by species characteristics of mesic sites (*Ilex aquifolium* among others). Towards its upper range, the species forms pure stands of a relatively lower density. Along the boundaries of the main area are open spaces where are settled isolated individuals of *Cedrus atlantica*.

The present study examined cones and corresponding seed traits in three ranges coinciding with three different directions of *Cedrus atlantica* dispersion from its main area:

- A lower range, where *Cedrus atlantica* is mixed with *Quercus ilex* on southern and western orientations and where *Cedrus atlantica* is represented by scattered individuals in stands dominated by *Quercus ilex*;
- A medium range where *Cedrus atlantica* forms pure stands on northern orientations. In the neighbourhood of dense stands are north-oriented free spaces hosting isolated individuals of the species;
- An upper range where *Cedrus atlantica* forms pure stands of different densities depending on site orientation. In this range, south-oriented free spaces next to the forest edge host isolated individuals of the species.

Cone collection through these three ranges covered a linear distance of 3km from west to east and 1 km from south to north, covering nearly  $\frac{3}{4}$  of the linear distance over which *Cedrus atlantica* is extending in such forest area. The forest area is continuous but not the collected sites.

Collections made in the upper and medium range concerned each, a single continuous site. Collection made in the lower range concerned different microsites.

The upper range was collected in 2002 and 2008 on different numbers of individuals of which 7 ones common to both collection years. The medium range was collected only in 2008. The lower range was collected in 2006 and 2008 with 14 individuals common to both collection years.

Collection of year 2002 concerned exclusively isolated individuals settled within a single open stand in the forest neighbourhood. The sampling area covered a few hundred square meter, within an elevation between 1646 and 1720m, on a southern orientation. This elevation corresponds to the upper range of *Cedrus atlantica* in that forest given that the species reaches 1843m of elevation as a pure stand and more than 1900m in form of isolated individuals. Vegetation of the stand includes isolated *Cedrus* trees among shrubs such as *Juniperus communis*, *Prunus prostrata*, *Crateagus laciniata*, *Bupleurum spinosum* and *Astragalus armatus* and other species such as *Euphorbia luteola*.

A total of 13 trees were harvested and 5 to 18 cones were collected per tree depending on cone availability and crown access, totalizing therefore 135 cones. This sample of trees is a part of a larger sample of individuals previously analyzed for female and male fertility variation (Krouchi et al. 2004). All collected cones were concerned by seed size measurements (with 10 seeds measured /cone).

Collection of year 2006 was made downstream the stand sampled in 2002 at an elevation which did not exceed 1472m for most individuals. Such collection included both individuals located within stand as well as those occupying the forest margin towards the lower range of the species in that forest. Elevation ranged between 1300 and 1470m. Some individuals were collected within stand where they are surrounded by conspecific neighbours within a radius of few to a dozen of meters; others are isolated from the main area by few dozen to a hundred meters.

A total of 64 trees were collected in 2006 for analysis of seed efficiency (Krouchi et al. in preparation). Per tree, 3 to 10 cones were collected providing a total of 383 harvested cones. From this original sample we constituted a subsample of 79 cones from 26 individuals for seed traits analyses. Of such 26 individuals, 10 were located within-stand (1400-1500m a.s.l., on southern and northern orientations); 12 were located in open stands towards the lower range of the species in that forest (1300-1372m a.s.l., on north-eastern orientations); 02 individuals were collected in the medium range (1545m a.s.l., on a northern orientation) and 02 others were collected in the upper range of which one concerned by seed trait measurements in all years (2002, 2006 and 2008).

Seed trait measurement in 2006 was performed on 2 to 5 cones per tree. For those trees which showed a relatively large range of cone size, we voluntarily measured seed dimensions on cones of different size.

Collection of 2008 included three forest ranges: the upper range (same as in 2002), the lower range (same as in 2006) and a medium range. Each range corresponds to a direction of the species dispersal and extension dynamics in the forest. When allowed by cone availability on trees, collection of 2008 was made on the same individuals as in 2002 and 2006; otherwise sampling was extended to new individuals within the investigated area.

The medium range sampled in 2008 is located on the northern side of the forest. It corresponds to a front range of *Cedrus atlantica* dispersion from the main dense stand. Trees were collected along a linear transect of 530m between 1455 and 1520m of elevation. The intermediate range is separated from the forest house by a linear distance of 700m.

In the upper range, harvested trees are spatially distributed in a mosaic within a single area of 280m x 120m.

In the lower range, sampling was done in microsites of different orientations and elevations: microsite 1 (in the neighbourhood of the forest house), microsite 2 (thala-tsoukrine site downstream the so-called auberge inn) and microsite 3 (in the neighbourhood of the so-called "source Djemaa-tarchi" site).

Microsite 1 is south oriented and corresponds to a mixed stand of *C. atlantica* and *Q. ilex*. Sampling was done between 1430 and 1472m of elevation within a linear distance of 400 m.

Microsite 2 is located on a north-western orientation and corresponds to a mixed stand of *C. atlantica* and *Q. ilex*. Sampling was done between 1330 and 1380m of elevation.

Microsite 3 is located on a northern orientation and consists of isolated individuals of *Cedrus atlantica* distributed in a space free from trees except some individuals of *Acer monspessulanum*. Sampling was done over a distance of 200m within an elevation between 1300 and 1372m. This microsite is distant from microsite 1 by 700m linear.

Cone harvest in 2008 interested 72 individuals distributed over three above mentioned forest ranges. A total of 390 cones were collected and measured for weight and length. A subsample of 200 cones of 68 trees was concerned by seed size measurements. Per tree, 3 cones were concerned. Per cone, 10 seeds were measured, providing 30 measured seed per tree except two trees on which we measured 60 seeds (on 6 cones for one and on 3 cones for the other). A total of 2028 seeds were measured for size.

A collection of cones was made in autumn 2009 and used to test seed germination. It concerned a subsample of 47 trees among those collected in 2008. Such subsampling concerned

sites (i.e. ranges) harvested in 2008 with variable numbers of trees (upper range: 17; intermediate range: 9 ; lower range: 21 trees from three microsites: 4 from microsite 1 ; 7 from microsite 2 ; and 10 from microsite 3).

Such subsampling was guided by the results on cone and seed size obtained at tree level in the previous collections. It included trees bearing small cones (and consequently small seeds) and those bearing big cones. It also took into account results obtained on wing size.

## 2-2- Measured parameters

Harvested trees were identified by paint and some of them measured for circumference. Cones were measured for weight and length and their seeds sorted and counted. Total number of seeds/cone corresponds to the sum of normal-sized seeds plus flat unviable ones both of which found on the fertile scales of the cone. The proportion of normal-sized seeds was deduced from this total number of seeds/cone. Number of seeds per cone was considered in calculation of correlation matrix for collection of 2006 and 2008.

On each cone, 10 filled seeds and their corresponding wings were individually weighed and measured for length and width using a calliper. Width and length were measured at the largest section. Seed thickness was measured in 2006 and 2008 (see fig.1). 10 scales per cone were measured for length and width on collection of year 2002.

Some synthetic variables such as wing area and seed volume were obtained using the basic trait measurements. Wing area was approximated through the product “wing length x wing width”. Seed volume was approximated through the product “seed length x width x thickness. Ratios such as “seed weight to wing area” (i.e. wingloading), “wing length to seed length”, “seed length to seed width” were also calculated. Seed volume was calculated in 2006 and 2008.

Collection of different years concerned variable numbers of seeds, cones and trees.

Cone size (weight and length) was calculated on 135 cones of 13 trees in 2002; on 383 cones of 64 trees in 2006 and on 390 cones of 72 trees in 2008.

Seed size was measured on all collected cones in 2002 (i.e. 135 cones of 13 individuals); on 79 cones of 26 individuals in 2006, and on 200 cones of 68 individuals in 2008.

The number of cones concerned by seed size measurements per tree is variable: 5-18 cones in 2002; 3-5 cones in 2006 and 2-3 cones in 2008 (exceptionally 6 cones on a single tree).

The basic number of seeds measured per cone is 10 (exceptionally, 20 seeds/cone on 3 cones of a single tree in 2008). A total of 1350; 815 and 2028 seeds were measured respectively in 2002; 2006 and 2008.

On collection of 2002 we additionally measured 10 scales per cone for length and width in order to appreciate the relationship between scale size and seed size.

Seed germination was tested both *in situ* (at Tala-guilef forest) and in the oven at 25°C. This temperature was found to be favourable for germination of *Cedrus atlantica* seeds by Illoul et al.(2004).

The test in the oven was run under a constant temperature of 25°C during 21days. From each tree we took 20 seeds replicated twice. 20 seeds were placed in Petri dishes containing cotton covered with filter paper and hydrated with distilled water. Seeds tested in the oven were previously stratified during 72h at 4°C but not those tested *in situ*.

*In situ* germination test was undertaken at two dates: on April 3<sup>rd</sup> 2010 and on May 11<sup>th</sup> 2010. For the test of April we took 10 seeds/tree partitioned into two plastic bags (5 seeds were sown per bag to reduce competition during seedling emergence). For the test of May, we took 3 replicates of 10 seeds per tree except for some trees which provided low numbers of seeds per cone. Test of April 3<sup>rd</sup> coincided with *Cedrus atlantica* bud burst indicating favourable temperatures for physiological processes. The substrate of germination was taken from the forest soil.

For the test in the oven, we recorded germinated seeds each 3 to 4 days and we calculated both the final germination rate and the germination mean time and measured seedling size.

Germination was recorded using a physiological criterion which considers a seed as germinated once the radicle emerges through the micropyle. At the end of the test, we obtained a total of 104 well emerged seedlings measured for several characteristics: number of cotyledons, length of the longest cotyledon, length and diameter of the radicle and hypocotyle and seedling dry weight. Such measurements were used for analysis of possible correlations with seed size of the same collection. Indeed we measured seed size of the same trees.

In the case of *in situ* tests, we solely recorded final germination rates: the rainy weather of spring 2010 in combination with the high *Cedrus atlantica* needle infestation by the insect *Thaumetopoea bonjeani* in the stand which hosted the field test, did not allow frequent visits to the site in order to make regular records. Nevertheless, seed watering was regularly done by a forester for the first test and less regularly for the second test due to insect infestation in the stand.

Final germination rate was recorded on May 11<sup>th</sup> for the seed lot sown on April 3<sup>rd</sup> and on July 15<sup>th</sup> for the seed lot sown on May 11<sup>th</sup>. Number of seedlings was recorded on May 11<sup>th</sup> (39 days later) and on July 15<sup>th</sup> (112 days later) for the seed lot sown on April 3<sup>rd</sup>. For the seed lot sown on May 11<sup>th</sup> seedling record was done on July 15<sup>th</sup>.

Germination rates and dynamics were expressed at tree and stand level. Germination dynamics was illustrated through germination curves and by calculation of germination mean time (GMT).

$\text{GMT} = \frac{N_1T_1 + N_2T_2 + N_3T_3 + \dots + N_nT_n}{N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_n}$
--

Were  $N_1$  is the number of germinated seeds at the time  $T_1$ , and  $T_1$  the number of days elapsed since the test started at the moment of seed recording.

Germination rates were calculated per tree and stand. For a given tree, replicates were pooled in order to obtain a single value per tree. The germination rate is given by the following ratio: “final number of seeds germinated/initial number of tested seeds”. Germination rate was deduced from the ratio of the pooled number of germinated seeds, at the end of the test, on the pooled number of seeds initially tested.

### 2-3-Statistical analyses

Seed traits were analyzed with consideration of the following factors: stands; trees and cone within-trees.

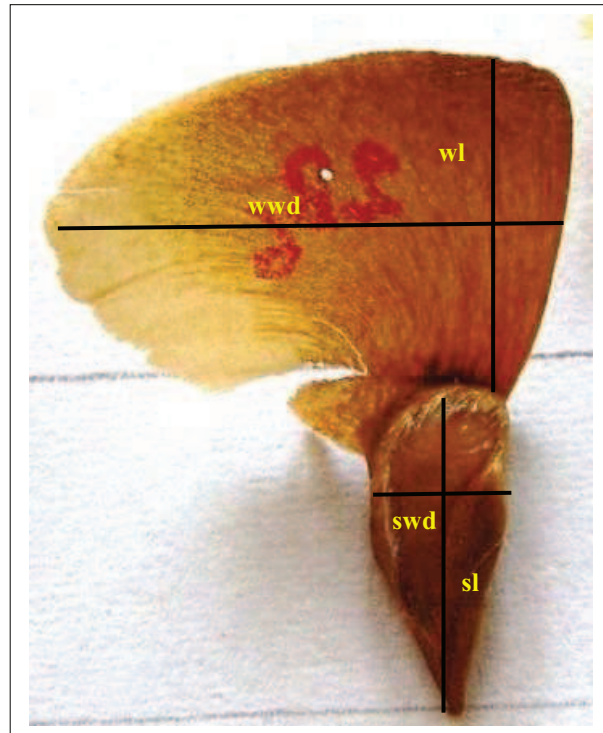
Given that 10 basic measurements of seed traits were performed within each cone, we calculated mean values per cone and tree and examined correlations between parameters at seed, cone and tree levels. Correlations at seed level were performed on basic measurements of seeds and wings, those at cone level were performed on mean values per cone and took into account cone size (weight and length), number and percent of normal-sized seeds/cone in 2006 and 2008. Correlations at tree level were performed on mean values per tree and took into account tree circumference in 2006.

This data set allowed examination of the relationships between cone size and its corresponding seed attributes and accessory the relationships between seed number and seed size on collection of 2006 and 2008.

Stand effect was analyzed using data gathered in 2008 in the three ranges.

Percent of variance explained by random factors (i.e. trees and cone within trees) in variation of seed traits was provided through a calculation of an “lme” function using the software R.

Year effect on seed traits was analyzed in two ranges: in the upper range on 7 trees collected both in 2002 and 2008 and in the lower range on 14 trees collected in 2006 and 2008.



**Fig.1a:** Illustration of seed and wing size measurements.  
Significance of codes: (wwd): wing width; (wl): wing length; (sl): seed length; (swd): seed width.



**Fig. 1b:** Illustration of inter-individual variation in seed size, wing size and shape.  
Significance of codes: 2D<sub>4</sub>: tree number 2; D = stand coded as “D” and 4 = cone n°4.  
Note that trees: 2D, 10B, 12B showed a ratio “wing length/wing width” >1;  
tree 11B showed a ratio = 1; trees 7B, 6B, and 9B a ratio <1.

A principal component analysis (PCA) was performed on mean values per tree including basic characters (cone and seed weight; seed length and width ; wing length and width) and synthetic traits derived from the previous ones (wing area, ratio “seed weight/wing length”; ratio “seed length/seed width” and ratio “wing length/seed length”). This analysis was performed on the 68 trees collected in 2008 from three ranges in order to illustrate their distribution for seed and wing size.

### **3- Results**

#### **3-1- Overall means and range of variation between trees for cone and seed traits**

Overall mean and range per tree for measured traits are given in table 1, 2 and 3.

##### **a- Cone weight**

Cone weight measured in 2002 on a sample of 135 cones provided an overall mean of 66g (range per tree: 38 and 111g) and that measured in 2006 on a sample of 383 cones provided an overall mean of 55.35g (range per tree: 36.77 – 107.03g). Within the subsample of 26 trees concerned by seed and wing size measurements in 2006, values of cone weight were slightly enhanced (i.e. overall mean: 62.67g; range per tree: 30.78 - 114.31g; n = 76 cones), (see fig.2)

The overall mean obtained in 2008 on 388 cones of 70 trees reached 70.35g (range per tree: 39.69 - 130.05g).

The maximum inter-individual difference for cone weight reached 73g in 2002; 83.53g in 2006 and 88.36g in 2008, values corresponding to three folded inter-individual differences in either stand (or sampling year).

Values indicate that collection of 2002 in the upper range, that of 2006 in the lower range, as well as that of 2008 (which included both previous ranges and an intermediate one), covered comparable mean values per tree for cone weight. Tree explained respectively 75.37 and 69.51% of cone weight variance in 2006 (n = 383cones) and 2008 (n = 388cones), cf. annexe Va.

##### **b - Cone length**

The overall mean for cone length reached 6.79cm in 2002 (range per tree: 5.51 – 7.99 cm) ; 6.46 cm in 2006 (range per tree: 4.70 – 8.88cm) and 7.10cm in 2008 (range per tree: 5.73 – 9.62cm). The overall mean registered in 2006 on the subsample of 79 cones was slightly enhanced to 6.77cm.

The maximum inter - individual difference reached 2,48cm in 2002; 4.18cm in 2006, and 4.10cm in 2008, difference representing 31.04% (i.e. nearly the third) ; 46.17% (i.e. nearly half) and 42.62% of the heaviest mean value per tree for cone length respectively in yr 2002; 2006 and 2008.

Tree explained 73.64% of cone length variance in 2006 (n = 383 cones) and 70.22% of such trait variance in 2008.

##### **c - Seed weight**

Seed weight provided an overall mean of 78.81mg in 2002 (range per tree: 58.41 - 101mg ; n = 1350 seeds) ; 86.85mg in 2006 (range per tree: 62.32 - 122.66mg ; n = 815 seeds) and 89.39 mg in 2008 (range per tree: 62.09 - 120.90 mg; n = 2028 seeds). Within collection of year 2006 after removal of 5 individuals sampled elsewhere than in the lower range, we still registered an overall mean of a comparable order of magnitude as that found when including such individuals (85.71mg ; n = 691 instead of 815 seeds).

The maximum inter-individual difference reached 42.59; 60.34 and 58.81mg respectively in 2002; 2006 and 2008, indicating two folded inter-individual differences for such trait.

On collection of 2006, tree and cone within-tree explained respectively 62 and 19% of seed weight variance. In 2008, they respectively explained 43.30 and 17.95% of such trait variance.

##### **d - Seed length**

Seed length revealed an overall mean of 12.44 mm in 2002 (rang per tree: 11 - 14mm); 12.17mm in 2006 (range per tree: 10.5 - 14.3mm) and 12.49mm in 2008 (range per tree: 10.63 - 14.28mm). Removal of 5 trees from collection of 2006 still provided an overall mean of the same order of magnitude (i.e. 12.14 mm; n = 691 instead of 815 seeds).

**Table 1:** Basic statistics for seed and wing traits measured in 2002.

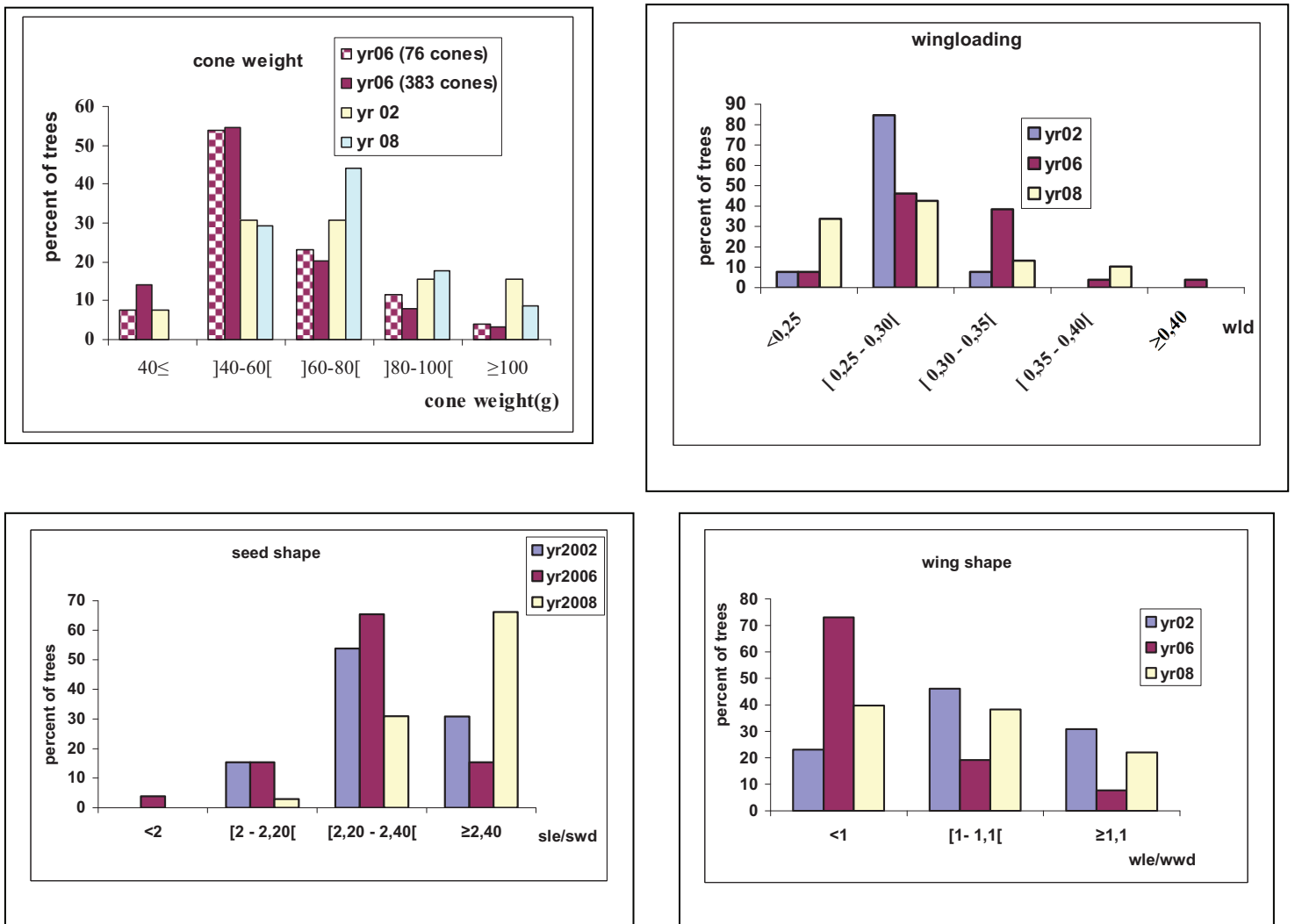
Parameter	code	Overall mean	Sd	Range per tree
Cone weight (g)	cwg	66.08	± 22.71	38.04 - 111.05
Cone length (cm)	cle	6.79	± 0.96	5.51 - 7.99
Seed weight (mg)	swg	78.81	± 15.60	58.41 - 101.13
Seed length (mm)	sle	12.44	± 1.18	11.21 - 14.00
Seed width (mm)	swd	5.40	± 0.56	4.79 - 5.81
Wing length (mm)	wle	17.79	± 2.56	14.51 - 21.56
Wing width (mm)	wwd	17.12	± 2.47	14.58 - 20.07
Wing area (mm <sup>2</sup> )	area	307	± 74.79	219.08 - 398.48
Ratio “wing length to seed length”	wle/sle	1.43	± 0.18	1.18 - 1.61
Ratio “seed weight to wing area”	wld	0.26	± 0.05	0.22 - 0.33
Ratio “wing length to wing width”	wshp	1.05	± 0.16	0.87 - 1.27
Ratio seed length to seed width	sshp	2.32	± 0.23	2.13 - 2.45
Scale length (mm)		32.10	± 3.5	2.77 - 3.78
Scale width (mm)		41.60	± 4.3	3.48 - 4.71

**Table 2:** Basic statistics for seed and wing traits measured in 2006.

Traits	Overall mean	Sd	Range per tree
Cone weight (g)	55.35 (n = 383 cones) 62.95 (n = 79 cones)	± 17.37 ± 18.36	36.77 - 107.03 40.37 - 116.51
Cone length (cm)	6.47 (n = 383) 6.77 (n = 79 cones)	± 1.01 ± 0.98	4.96 - 8.06 5.11 - 8.98
Seed weight (mg)	86,85	± 14,96	62.32 - 122.66
Seed length (mm)	12,17	± 0,96	10.5 - 14.3
Seed width (mm)	5,27	± 0,44	4.91 - 6.11
Seed thickness (mm)	3.05	± 0.39	2.55 - 3.60
Wing length (mm)	16,08	± 2,82	12.80 - 21.65
Wing width (mm)	18,07	± 1,96	15.23 - 21.25
Wing area (mm <sup>2</sup> )	293	± 74,55	208 - 452.7
Ratio “wing length to seed length”	1,33	± 0,21	1.07 - 1.67
Ratio “seed weight to wing area”	0,30	± 0,06	0.21 - 0.42
Ratio “wing length to wing width”	0,90	± 0,14	0.73 - 1.11
Seed volume (mm <sup>3</sup> )	196.5	± 39.39	147.1 - 287.8
Ratio “seed length to seed width”	2,31	± 0,19	1.86 - 2.47

**Table 3:** Basic statistics for seed and wing traits measured in 2008.

Traits	Overall mean	sd	Range per tree
Cone length (cm)	7.10	± 12.63	5.5 - 9.6
Cone weight (g)	70.33	± 27.88	41.69 - 130.05
Seed weight (mg)	89.39	± 18,67	62.09 - 120.90
Seed length (mm)	12.49	± 1,08	10.63 - 14.14
Seed width (mm)	5.12	± 0,60	4.33 - 6.12
Seed thickness (mm)	3.03	± 0,38	2.45 - 3.74
Ratio “seed length to seed width”	2.46	± 0,28	2.06 - 2.88
Seed volume (mm <sup>3</sup> )	195.59	± 44,40	125.79 - 286.80
Wing length (mm)	18.58	± 2,76	13.91 - 23.35
Wing width (mm)	18.39	± 2,23	14.63 - 22.85
Ratio “wing length to wing width”	1.03	± 0,15	0.80 - 1.23
Wing area (mm <sup>2</sup> )	344.93	± 81,43	208.40 - 499.70
Ratio “seed weight to wing area”	0.27	± 0,06	0.18 - 0.37
Ratio “wing length to seed length”	1.49	± 0,19	1.19 - 1.82



**Fig.2:** Distribution of trees for some cone and seed traits over years (and ranges).

Overall means for this trait displayed a relative constancy since we obtained an average value of 12mm whatever the year and the number of prospected individuals and stands.

The maximum inter-individual difference reached 3; 4 and 3.66 mm respectively in 2002; 2006 and 2008, difference representing 1/3 to 1/4 of the highest mean value per tree for such trait.

On collection of 2006, tree and cone within tree explained respectively 61 and 17% of seed length variance. In 2008, they respectively explained 50.81 and 13.73% of such trait variance.

#### **e - Seed width**

Seed width showed overall means of 5.4mm in 2002 (range per tree: 4.79 - 5.81mm); 5.27mm in 2006 (range per tree: 4.91 - 6.11mm); and 5.12mm in 2008 (range per tree: 4.33 - 6.12 mm). This indicates a mean seed width averaging 5 mm across years.

The maximum inter-individual difference reached 1.02; 1.20 and 1.79mm respectively in 2002; 2006 and 2008.

Tree and cone within tree explained respectively 40 and 18% of seed width variance in 2006. In 2008, they explained respectively 34.61 and 14.64% of such trait variance.

On collection of 2006 and that of 2008, seed width revealed less determined by tree than seed weight and length, while the percent of variance explained by cone within tree was comparable for such three seed characters.

#### **f - Seed thickness**

Seed thickness measured in 2006 and 2008, showed an overall mean of 3 mm in 2006 (range per tree: 2.55 - 3.66 mm) and 3.03 mm in 2008 (range per tree: 2.45 - 3.74 mm).

The maximum inter-individual difference reached 1.11 and 1.29 mm respectively in 2006 and 2008. These values indicate comparable overall means and ranges per tree for trees collected in different stands and in different years, suggesting a relative constancy of this trait.

Tree and cone within tree explained respectively 42 and 9 % of such trait variance in 2006. In 2008, they explained respectively 31.35 and 15.11% of such trait variance.

Seed width and thickness which are measured perpendicularly to the cone axis are less determined by tree than seed length which is measured in parallel to the cone axis.

#### **g -Ratio “seed length to seed width” (seed shape)**

The overall mean for this synthetic trait reached a value of 2.3 in 2002 (range per tree: 2.13 - 2.45); 2.3 in 2006 (range per tree: 1.86 - 2.47) and 2.46 in 2008 (range per tree: 2.06 - 2.88). These values indicate similar overall means in 2002 and 2006 from a hand and seeds which tend to be at least two times longer than wider (see fig.1).

The class [2.20 - 2.40[ was more represented in 2002 (54% of 13 trees) and 2006 (66% of 26 trees) than in 2008 (with only 31% of individuals vs 66% others in the class  $\geq 2.40$ ). The sample of 2006 included a single individual with a ratio “seed length to seed width” lower than 2 (i.e. 1.86). This individual bore in the same time the lowest proportion of seeds/cone and the thickest seeds.

The ratio “seed length to seed width” assimilated to an indicator of seed shape revealed slightly determined by tree (39 and 23.81% of variance explained in 2006 and 2008 respectively). Cone within tree also explained a low amount of such trait variance (4.8% in 2006 and 08.64% in 2008).

#### **h - Seed volume**

Seed volume corresponds to the product “seed length x width x thickness”. Its calculation in 2006 and 2008 provided an overall mean of 196.5 mm<sup>3</sup> (range per tree: 147 - 288 mm<sup>3</sup>) in 2006, and 195.59 mm<sup>3</sup> (range per tree: 125.79 - 286.80 mm<sup>3</sup>) in 2008.

The maximum inter-individual difference for seed volume reached 141 and 161 mm<sup>3</sup> respectively in 2006 and 2008, indicating at least two folded inter-individual differences for seed volume in both investigated years across overlapping distribution ranges.

Tree and cone within-tree explained respectively 55.41 and 16% of seed volume variance in 2006. In 2008, they explained respectively 49.40 and 19.14% of such trait variance.

#### **i -Wing length**

This trait showed an overall mean of 17.79 mm in 2002 (range per tree: 15 - 22 mm) ; 16.08 mm in 2006 (range per tree: 13 - 22 mm) and 18.58mm in 2008 (range per tree: 13.91 - 23.35 mm).

The maximum inter-individual difference reached 7; 9 and 9.44 mm in 2002; 2006 and 2008 respectively.

The lowest mean value per tree represented 68; 59 and 60% of the highest mean value per tree respectively in 2002; 2006 and 2008.

Ranges per tree of the three collection years are overlapping with that of 2002 as the narrowest what is logical since it concerned the lowest number of individuals (i.e.13 vs 26 in 2006 and 68 in 2008). Collection of 2006 extended the range of wing length variation by 0.91mm towards lower values, and that of 2008 extended it by 1.35mm towards higher values. Nevertheless, one may keep in mind the possible year influence on such trait which may bias comparison of ranges registered in different sampling years.

Percent of variance explained by tree in 2006 is the highest for this character comparatively to the others for the same year. Tree and cone within tree explained respectively 71 and 13% of wing length variance in 2006. In 2008, they explained respectively 64.76 and 19.32% of such trait variance.

#### **j -Wing width**

Wing width showed an overall mean of 17.12 mm in 2002 (range per tree: 15 - 20 mm); 18.07 mm in 2006 (range per tree: 13 - 22 mm) and 18.39 mm in 2008 (range per tree: 14.63 - 22.85 mm). The maximum inter-individual difference reached 5; 9 and 8.22 mm respectively in 2002; 2006 and 2008.

As for wing length, ranges per tree for wing width are overlapping for the three collection years with that of 2002 as the narrowest what is logical since it concerned the lowest number of individuals. Collection of 2006 extended the range of wing width variation per tree towards low values by 1.63mm and that of 2008 extended it towards high values by 0.85mm.

On collection of 2006, tree and cone within tree explained respectively 48 and 19% of wing width variance. In 2008, they explained respectively 51.91 and 14.96% of such trait variance. This indicates a wing width less determined by tree comparatively to wing length.

#### **k- Ratio “wing length to wing width” (i.e. wing shape)**

The ratio “wing length to wing width” showed an overall mean of 1 in 2002 (range per tree: 0.87 - 1.27); 0.90 in 2006 (range per tree: 0.73 – 1.11), and 1.02 in 2008 (range per tree: 0.81- 1.23).

These overall means indicate wings of similar width and length in collection of 2002 (i.e. in the upper range) and that of 2008 (including three ranges) from a hand, and wings more sized in the direction of width than length in 2006 (i.e. in the lower range) from another hand.

Individuals may be ranked for this parameter in three categories of wing shapes according to ratio values: **(a)** those bearing wings with an equal dimension of width and length (ratio: [1- 1.1]); **(b)** those with wings of a higher size in the direction of length than width (ratio >1.1); **(c)** and those with wings of a higher size in the direction of width than length (ratio <1).

The three categories of wing shapes were represented in samples of all years (i.e. in all forest ranges) but with different number of trees falling into each of them. For example in year 2008 we recorded 19 individuals with a ratio <1; 19 ones with a ratio [1-1.1] and 29 others with a ratio >1. This year, the upper range was represented by 25 trees of which 12 showed a ratio >1.1 whereas the lower range still showed a dominance of the ratio <1.

Maximum inter-individual difference reached 0.4; 0.38 and 0.42 respectively in 2002; 2006 and 2008.

Tree and cone within-tree accounted respectively for 65 and 6% of variation in the ratio “wing length to wing width” in 2006. In 2008, they explained respectively 46.34 and 10.77% of such trait variance.

### **l- Wing area**

This parameter which represents the product “wing length x wing width” averaged 307mm<sup>2</sup> in 2002 (range per tree: 219 - 398 mm<sup>2</sup>); 293 mm<sup>2</sup> in 2006 (range per tree: 208 - 453 mm<sup>2</sup>) and 344.9 mm<sup>2</sup> (range per tree: 208.45 - 499.74 mm<sup>2</sup>) in 2008.

The maximum inter-individual difference reached 179; 245; and 291 mm<sup>2</sup> respectively in 2002 ; 2006 and 2008, difference representing 45% of the biggest mean value per tree in 2002; 54% in 2006 and 58.29% in 2008.

Tree and cone within tree explained respectively 64 and 18% of wing area variance in 2006. In 2008 they explained respectively 60.43 and 19.41% of such trait variance.

### **m- Ratio “wing length to seed length”**

The ratio “wing length to seed length” averaged 1.43 in 2002 (range per tree: 1.18 – 1.61); 1.33 in 2006 (range per tree: 1.07 - 1.67) and 1.49 (range per tree: 1.07 - 1.82) in 2008. This indicates that wing length tends to be higher than seed length. The maximum inter-individual difference reached 0.43; 0.60 and 0.75 respectively in 2002; 2006 and 2008.

Trees may be ranked for this parameter in two categories: those with wings and seeds of comparable length and those with wings longer than seeds.

Tree and cone within tree accounted for 72.5 and 5.5% of such trait variance in 2006. In 2008, they accounted for 57.71 and 15.92% of such trait variance.

### **n - Ratio “seed weight to wing area” (i.e. wingloading)**

The ratio “seed weight to wing area” is considered as a component of seed dispersal and is also called “wingloading”. It averaged 0.26 mg/mm<sup>2</sup> (range per tree: 0.22 – 0.33 mg/mm<sup>2</sup>) in 2002; 0.30 mg/mm<sup>2</sup> (range per tree: 0.21 - 0.42 mg/mm<sup>2</sup>) in 2006 and 0.27 mg/mm<sup>2</sup> (range per tree: 0.18 – 0.38 mg/mm<sup>2</sup>) in 2008.

Inter-individual difference reached 0.11; 0.21 and 0.21 mg/mm<sup>2</sup> in year 2002, 2006 and 2008 respectively. Such differences represented the third (i.e. 33%) of the highest mean value per tree in 2002 and half (i.e. 50%) in 2006 and 2008.

Distribution of individuals across the 5 classes of wingloading showed that values  $\geq 0.35$  are absent in the collection of 2002. This does not imply there are not trees of such category in that range but this is only a consequence of low sample size that year since collection of year 2008, on a larger number of trees within the same range, revealed the existence of such category (see fig. 2).

In 2006, those trees settled in the open stand, towards the lower range of the species, were not ranked in the same class of wingloading, but rather showed values as low as 0.21 mg/mm<sup>2</sup> and as high as 0.39 mg/mm<sup>2</sup>. Some of them are distant from each others by only few meters and others by few dozens to hundred meters. Within this sample, one of the most distant individual from the main area (i.e. towards the lower range) showed one of the highest wingloading values (i.e. 0.39 mg/mm<sup>2</sup>). Such tree kept its rank in 2008 among trees displaying the highest wingloading values.

Tree and cone within tree explained respectively 65 and 8.5% of wingloading variance in 2006, while in 2008, they accounted respectively for 45.84 and 11.30% of such trait variance.

### **o- Scale length and width**

As mentioned previously, scale size was measured only 2002 on 135 cones of 13 trees.

Scale length ranged per tree from 2.77 to 3.8 cm (overall mean: 3.20cm), leading to a maximum inter-individual difference of 1.03cm which represented 27% of the highest mean value per tree.

Scale width ranged from 3.48 to 4.71 cm (overall mean: 4.1cm) leading to a maximum inter-individual difference of 1.23cm which represented 26% of the highest mean value per tree.

Among the 13 trees concerned by such trait measurements, the tree bearing the smallest cones (38g for weight and 5.51cm for length) showed also the shortest and the narrowest scales. The longest and largest

scales were observed on the individual which showed in the same time big but not the biggest cones (i.e. with cone weight of 71.89g while there were 4 individuals with mean cone weights varying from 88 to 111g). Nevertheless difference for scale width among this group of 5 individuals did not exceed 0.14cm.

### 3-2- Range of variation across stands (i.e. ranges)

Comparatively to the level of inter-individual differences for seed and wing characters, inter-stand (i.e. inter-range) differences within the investigated forest area are lower if not negligible (cf. annexe Vb). The maximum inter-stand differences in 2008 did not exceed 5.9g for cone weight (n = 388 cones); and 0.06cm (n = 388 cones) for cone length. Inter-stand (i.e. range) differences reached 13.23mg for seed weight; 0.20mm for seed length; 0.18 mm for seed width; 0.11mm for seed thickness; 0.05 for seed shape; 11.68 mm<sup>3</sup> for seed volume; 0.45 mm for wing length; 0.56mm for wing width; 0.05 for wing shape; 1.33 mm<sup>2</sup> for wing area; 0.05 for the ratio “wing length to seed length” and 0.04 for wingloading (see table 4).

As mentioned above, the three investigated ranges in 2008 correspond each to a direction of *Cedrus atlantica* extension dynamics within the forest area: the upper range corresponding to an extension area towards a south-oriented and elevated open space; the intermediate range, to an extension front range towards a north-oriented open space, and the lower range, to an extension in a mixed area where individuals of the species are scattered among those of *Quercus ilex*.

Values of seed traits across such ranges indicate rather a mosaic of trait distribution within each range where we might find both high and low values of parameters, although we registered for wing shape in the lower range a dominance of trees with a ratio “wing length to wing width” <1, while in the intermediate and upper range, the ratio [1-1.1] was better represented.

Mean values per range (i.e. stand) indicate comparable wing areas in the three stands, and seeds slightly heavier in the upper range by 9 to 13mg, leading to values of wingloading slightly higher in such range, whereas parameters such as seed shape and ratio “wing length to seed length” revealed similar across the three ranges in 2008.

**Table 4:** Mean values per range for seed traits in 2008.

range	swg	sle	swd	sth	sshp	vol	wle	wwd	wshp	area	wld	wle/sle
upper	95,91	12,56	5,15	2,98	2,47	193,58	18,73	18,27	1,03	345,50	0,29	1,49
intermediate	82,68	12,37	5,00	3,04	2,49	190,23	18,74	18,15	1,04	344,17	0,25	1,52
lower	86,79	12,51	5,18	3,09	2,44	201,91	18,28	18,71	0,99	344,83	0,26	1,47

### 3-3- Range of variation across years

Year effect was examined on two pairs of samples: on 7 individuals collected both in 2002 and 2008 from a hand and on 14 trees collected both in 2006 and 2008 from another hand. Globally, values obtained in 2008 were slightly higher than those obtained in 2006 for cone size and other seed attributes. Nevertheless, the level of inter-annual difference was lower than the level of inter-individual difference within a given year (see table 5).

On 7 trees collected in the upper range in 2002 and 2008 we registered a global increase of cone and seed size with higher values registered in 2008. Cone weight and length increased respectively by 14.86g and 0.45cm. Seed weigh increased by 20.39 mg; seed length by 0.31mm; wing length by 2.14mm; wing width by 1.51mm, and wing area by 70.7 mm<sup>2</sup>. Seed width and shape, wing shape and wingloading kept relatively constant.

On 14 trees collected both in 2006 and 2008, cone weight and length increased in 2008 respectively by 14.64g and 0.52cm. For both traits we registered an increase of a comparable order of magnitude in the two couples of years (i.e. year 2002 and 2006 from a hand; year 2006 and 2008 from another hand).

Between yr 2006 and 2008, seed weight and length; wing length; width and area; increased respectively by 5.38mg; 0.47; 2.71; 1.2mm and 71 mm<sup>2</sup> while wingloading decreased by 0.05. Seed width; thickness and shape; as well as wing shape remained relatively constant.

In the upper range, between yr 2006 and 2008, we registered at tree level, an increase in cone weight from 5 to 22g depending on trees and in cone length, from 0.17 to 0.93cm depending on trees.

These values indicate a favourable environmental influence on size of cones and seeds collected in autumn 2008.



**Fig. 3:** Graph showing the relative constancy in rank of trees for some seed traits across two years (2006 and 2008).

Despite inter-annual variation in seed traits, individuals kept their rank for such traits over investigated years. For example, individuals which showed the highest values of wingloading in year 2006 did the same in year 2008. Accordingly, those which produced the heaviest cones kept their rank for this trait. Trees kept also their rank for wing shape across the two years (see fig. 3).

**Table 5:** Mean values per year for trees collected in two pairs of years in the lower and upper range

Range	year	swg	Sle	swd	sth	sshp	vol	wle	wwd	area	wshp	wld	wle/sle
lower range	2006	83,87	12,18	5,29	3,02	2,31	196,31	15,51	17,64	275,41	0,88	0,31	1,28
	2008	89,87	12,65	5,28	3,15	2,42	212,08	18,22	18,84	346,28	0,97	0,26	1,45
upper range	year	swg	Sle	swd	sth	sshp	vol	wle	wwd	area	wshp	wld	wle/sle
	2002	84,51	12,86	5,54		2,33		19,00	18,07	345,0	1,06	0,25	1,48
	2008	104,9	13,18	5,37		2,48		21,13	19,58	415,7	1,09	0,26	1,61

On a single tree concerned by seed trait measurement over three years (02, 06 and 08) it appeared that inter-annual differences for cone weight are more pronounced between year 02 and 08 than between year 02 and 06, while difference between year 06 and 08 is intermediate. But whatever the year, such tree kept its rank as one of the individuals that bear the biggest cones.

### 3-4- Correlation between traits

Cone length and weight were positively correlated in all years ( $r = 0.75$ ,  $n = 135$  cones in 2002;  $r = 0.72$ ;  $n = 79$  cones in 2006;  $r = 0.80$ ;  $P = 0.001$ ;  $n = 383$  cones in 2006;  $r = 0.74$ ,  $n = 200$  cones, in 2008;  $r = 0.73$ ,  $n = 390$  cones; in 2008). On collection of year 2006, the strength of the relationship was enhanced when calculated on a larger number of cones. These relationships indicate that the heavier the cone the taller it may be.

At cone level we observed a positive relationship between cone weight and seed weight ( $r = 0.80$ ,  $n = 135$  cones in 2002;  $r = 0.68$ ,  $n = 76$  cones in 2006;  $r = 0.68$ ,  $n = 200$  cones in 2008). Seed weight revealed proportionate to cone weight, with heavy cones likely to contain heavy seeds and conversely for light cones.

Cone weight determined positively seed length ( $r = 0.84$ ,  $n = 135$  in 2002;  $r = 0.75$ ,  $n = 76$  cones in 2006;  $r = 0.72$ ,  $n = 200$  cones in 2008) and seed width ( $r = 0.59$ ,  $n = 135$  cones in 2006;  $r = 0.68$ ,  $n = 76$  cones in 2006,  $r = 0.55$ ,  $n = 200$  cones in 2008).

Seed thickness revealed independent of cone weight ( $r = 0.13$ ) in 2006 but was negatively correlated to the number of normal-sized seeds per cone ( $r = -0.41$ ;  $n = 76$  cones) and to their corresponding proportion ( $r = -0.63$ ;  $n = 76$  cones). Indeed, the thickest seeds were found on the few cones which bore the lowest number of normal-sized seeds/cone. This negative trend may be a consequence of within-cone seed competition for space with very low seeded cones offering a larger space for seed development in the direction of thickness. This negative trend was also kept when correlations were examined at tree level ( $r = -0.44$ ;  $r = 0.45$ ;  $n = 26$  trees). In 2008 also we observed a negative correlation between seed thickness and number of normal sized seeds /cone ( $r = -0.41$ ) or their proportion ( $r = -0.49$ ;  $n = 200$  cones). Note that the thickest seeds were observed in 2006 and 2008 on the same individual.

In 2008, correlation between cone size and seed thickness was low ( $r = 0.28$  with cone weight and  $r = 0.37$  with cone length,  $n = 200$  cones).

Seed traits (weight, length, width and thickness) revealed positively correlated to each others (see table 6a, 6b and 6c and fig.4): the strength of such relationships was the highest between seed weight and seed length in 2006 ( $r = 0.75$ ,  $n = 815$  seeds) and 2008 ( $r = 0.59$ ,  $n = 1968$  seeds) while in 2002 seed weight was similarly correlated to seed length and width ( $r = 0.65$  and  $r = 0.62$  respectively,  $n = 1350$  seeds). In 2006, seed thickness was the least correlated trait to seed weight ( $r = 0.45$ ) comparatively to seed length ( $r = 0.75$ ) and width ( $r = 0.66$ ). The trend is similar in 2008 ( $r = 0.32$  between seed weight and thickness). This suggests that seed weight may predict more accurately seed length and width rather than seed thickness.

In 2008, seed shape revealed independent of cone weight ( $r = 0.05$ ) and cone length ( $r = 0.08$ ).

**Table 6a:** Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2002

	swg	sle	Swd	sshp	wle	wwd	area	wshp	wld	wle/sle	scle	scwd
swg	1											
sle	0,65	1,00										
swd	0,63	0,53	1,00									
sshp	-0,02	0,46	-0,42	1,00								
wle	0,61	0,53	0,53	0,03	1,00							
wwd	0,43	0,39	0,33	0,07	0,41	1,00						
area	0,62	0,55	0,52	0,06	0,85	0,83	1,00					
wshp	0,19	0,16	0,21	0,00	0,58	-0,47	0,08	1,00				
wld	0,21	-0,04	-0,01	-0,10	-0,47	-0,55	-0,60	0,05	1,00			
wle/sle	0,23	-0,12	0,23	-0,34	0,77	0,20	0,58	0,56	-0,52	1,00		
scle	0,59	0,51	0,49	0,00	0,68	0,31	0,60	0,36	-0,15	0,42	1,00	
scwd	0,62	0,54	0,40	0,03	0,59	0,51	0,65	0,11	-0,18	0,30	0,58	1,00

N=1350 seeds

**Table 6b:** Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2006

	swg	sle	swd	Sth	sshp	vol	wle	wwd	wshp	area	wld	wle/sle
swg	1											
sle	0,75	1,00										
swd	0,66	0,54	1,00									
sth	0,46	0,08	0,09	1,00								
sshp	0,06	0,44	-0,51	0,00	1,00							
vol	0,87	0,69	0,70	0,66	-0,03	1,00						
wle	0,51	0,47	0,46	0,09	0,00	0,43	1,00					
wwd	0,48	0,40	0,39	0,11	-0,01	0,38	0,49	1,00				
wshp	0,24	0,25	0,25	0,04	0,00	0,22	0,77	-0,17	1,00			
area	0,55	0,50	0,48	0,09	0,00	0,45	0,92	0,79	0,46	1,00		
wld	0,21	0,07	-0,02	0,28	0,10	0,20	-0,63	-0,48	-0,36	-0,66	1,00	
wle/sle	0,19	-0,02	0,24	0,09	-0,27	0,12	0,87	0,33	0,74	0,75	-0,74	1,00

N = 815 seeds

**Table 6c:** Values of correlation coefficients between seed traits at seed level in year 2008

	swg	sle	Swd	sth	sshp	vol	wle	wwd	wshp	area	wld	wle/sle
swg	1											
sle	0,59	1										
swd	0,49	0,42	1									
sth	0,32	0,18	0,1	1								
sshp	-0,06	0,33	-0,71	0,04	1							
vol	0,64	0,68	0,72	0,67	-0,22	1						
wle	0,43	0,51	0,34	0,18	0,04	0,46	1					
wwd	0,47	0,45	0,52	0,25	-0,2	0,58	0,53	1				
wshp	0,07	0,15	-0,03	-0,04	0,16	0,01	0,64	-0,1	1			
area	0,51	0,54	0,47	0,24	-0,08	0,58	0,9	0,85	0,34	1		
wld	0,37	-0,01	-0,05	0,08	0,03	0,01	-0,55	-0,45	-0,33	-0,57	1	
wle/sle	0,11	-0,08	0,11	0,09	-0,16	0,08	0,82	0,32	0,63	0,67	-0,63	1

N = 2028 seeds

Seed volume was positively correlated to the three variables (seed width, length and thickness) used for its calculation in 2006 (with respectively,  $r = 0.70$ ,  $r = 0.69$ ;  $r = 0.66$ ,  $n = 815$  seeds) and in 2008 (respectively,  $r = 0.68$ ,  $r = 0.72$ ;  $r = 0.67$ ,  $n = 2028$  seeds).

Seed volume was positively correlated to seed weight ( $r = 0.87$ ,  $n = 815$  seeds in 2006;  $r = 0.64$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008) and cone weight ( $r = 0.61$ ,  $n = 76$  cones in 2006;  $r = 0.63$ ,  $n = 200$  cones in 2008) suggesting heavy cones to likely contain heavy seeds and such ones to likely be voluminous.

Seed weight determined positively wing length ( $r = 0.61$ ,  $n = 1350$  seeds in 2002;  $r = 0.49$ ,  $n = 815$  seeds in 2006;  $r = 0.43$ ,  $n = 2028$  in 2008). Cone weight also determined positively wing length ( $r = 0.70$ ,  $n = 135$  cones in 2002;  $r = 0.64$ ,  $n = 383$  cones in 2006;  $r = 0.69$ ,  $n = 200$  cones in 2008).

Seed weight determined positively wing width ( $r = 0.43$ ,  $n = 1350$  seeds in 2002;  $r = 0.49$ ,  $n = 815$  seeds in 2006;  $r = 0.47$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008). Cone weight also determined positively wing width ( $r = 0.55$  in 2002;  $r = 0.66$  in 2006;  $r = 0.66$ ,  $n = 200$  cones in 2008).

In 2006, wing area was more determined by wing length ( $r = 0.92$ ;  $n = 815$  seeds) than by wing width ( $r = 0.79$ ;  $n = 815$  seeds), while in 2002 it was equally determined by the two components ( $r = 0.85$ ;  $r = 0.83$ ). In 2008, wing area revealed highly correlated to wing traits used to its calculation ( $r = 0.90$  with wing length and  $r = 0.85$  with wing width,  $n = 2028$  seeds).

The ratio “wing length to wing width” (i.e. wing shape) revealed slightly if not correlated to seed weight ( $r = 0.19$ ,  $n = 1350$  seeds in 2002;  $r = 0.24$ ,  $n = 815$  seeds in 2006;  $r = 0.07$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008); to cone weight ( $r = 0.25$ ,  $n = 133$  cones in 2002;  $r = 0.36$ ,  $n = 383$  cones in 2006;  $r = 0.25$ ,  $n = 200$  cones in 2008) and cone length ( $r = 0.25$ ,  $n = 135$  cones in 2002;  $r = 0.40$ ,  $n = 79$  cones in 2006;  $r = 0.25$ ,  $n = 200$  cones,  $n = 2008$ ).

If we consider the ratio “wing length to wing width” as a measure of wing shape, one might suggest that cone and seed size may determine positively wing size in either direction (i.e. width or length) but not necessarily wing shape.

Wing area was positively determined by seed weight ( $r = 0.55$  in 2002;  $r = 0.55$ ,  $n = 816$  seeds in 2006;  $r = 0.51$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008); by cone weight ( $r = 0.71$ ,  $n = 133$  cones in 2002;  $r = 0.74$ ,  $n = 79$  cones in 2006;  $r = 0.76$ ,  $n = 200$  cones in 2008) and by cone length ( $r = 0.56$ ,  $n = 133$  cones in 2002;  $r = 0.55$ ,  $n = 79$  cones in 2006  $r = 0.56$ ,  $n = 200$  cones in 2008).

Wing area was also positively correlated to seed length ( $r = 0.55$  in 2002;  $r = 0.53$   $n = 816$  seeds in 2006;  $r = 0.54$ ;  $n = 2028$  seeds in 2008) and seed width ( $r = 0.52$  in 2002;  $r = 0.48$  in 2006;  $r = 0.47$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008).

Wingloading revealed negatively correlated to the ratio “wing length/seed length” when examined at seed level ( $r = -0.74$ ,  $n = 815$  seeds in 2006;  $r = -0.63$ ,  $n = 2028$  seeds in 2008); at cone level ( $r = -0.59$ ,  $n = 135$  cones in 2002;  $r = -0.78$ ,  $n = 79$  cones in 2006;  $r = -0.73$ ,  $n = 200$  cones in 2008) and also at tree level ( $r = -0.58$ ,  $n = 13$  trees in 2002;  $r = -0.78$ ,  $n = 26$  trees in 2006;  $r = -0.76$ ,  $n = 68$  trees in 2008).

Scale size revealed positively correlated to cone and seed size. Effectively dimensions of these protective features were positively correlated firstly to cone weight ( $r = 0.79$  with scale length;  $r = 0.73$  with scale width,  $n = 133$  cones) and secondly to cone length ( $r = 0.63$ ;  $0.53$  with scale length and width respectively).

Scale length revealed positively correlated to scale width ( $r = 0.58$ ,  $n = 1350$  seeds), to seed weight, length and width, and also to wing length and area.

Scale width is also positively correlated to seed weight, length and width, as well as to wing width and area.

Globally, correlations revealed allometric relationships between cone size and seed characters but the strength of such relationships is stronger between certain pairs of characters comparatively to others: cone weight is more strongly correlated to seed traits than cone length and seed weight is more strongly linked to seed length than to seed thickness. Some traits such as seed shape seem to be independent of cone size and seed weight.

As observed in 2006, tree circumference did not show a linear relationship with seed traits.

Scale measurement in 2002 showed an allometric relationship with cone and seed size.

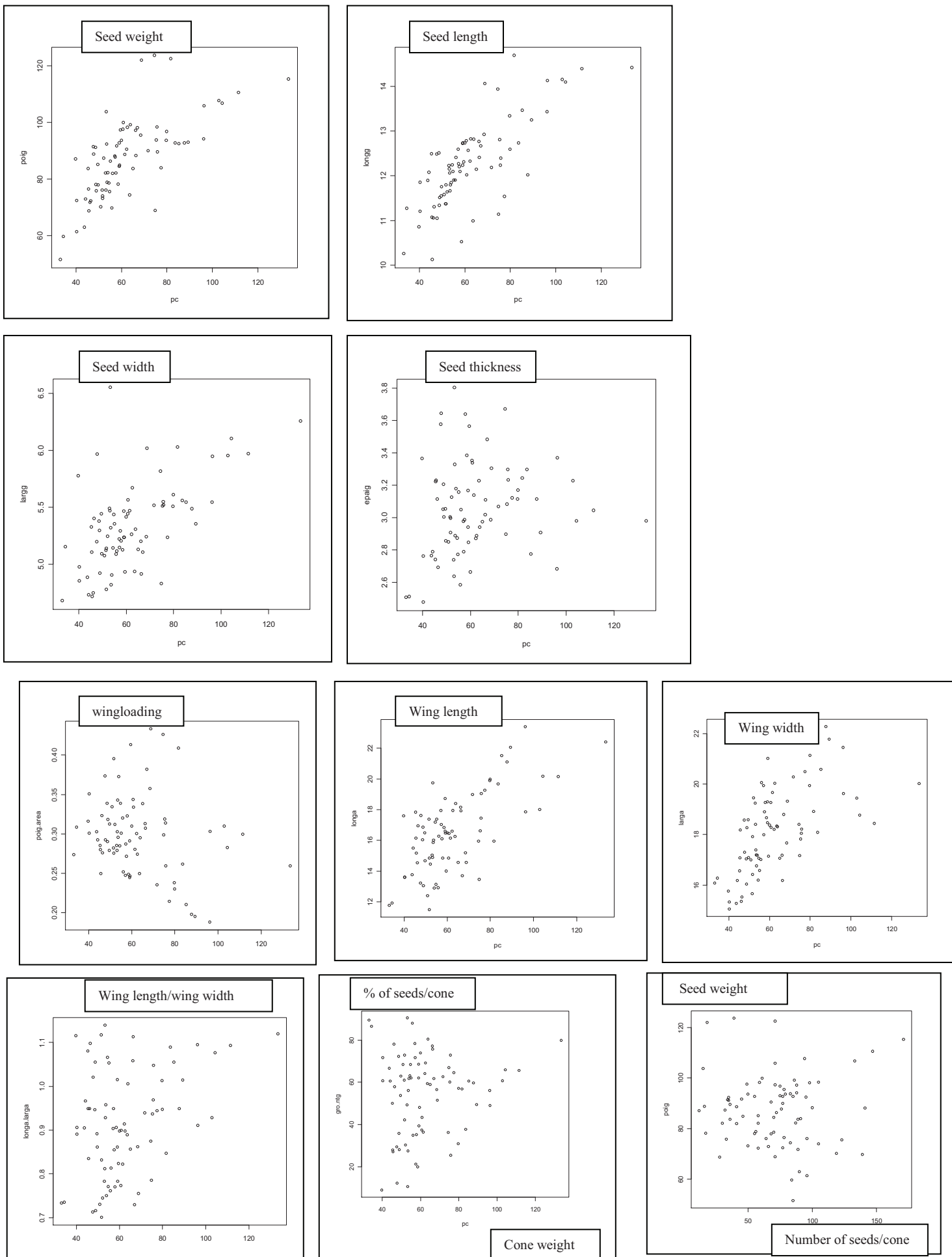


Fig. 4: Relationships between cone weight and corresponding seed size traits and number measured in 2006.

Correlations observed at seed level not only were kept at cone and tree level but were also enhanced at these two levels. There is also a concordance across years in the trends revealed by correlations between traits. As a consequence of such trend concordance, the principle component analysis calculated using mean values per tree showed similar tendencies whatever the sampling year and the tree sample size. Below is an interpretation of a principal component analysis “PCA” obtained on mean values per tree in year 2008 including ranges collected in 2002 and 2006 and a third intermediate one.

Another observation which arose from correlation analysis is the absence of a trade-off between seed size and number at the stage of mature cone: the number of normal sized seeds or its corresponding proportion were not correlated to seed size parameters in any investigated year or range.

The principle component analysis applied to mean values per tree for 14 traits of which 8 directly measured and 6 others deduced from the previous ones, showed that 69% of the information is explained by the two first axis (of which 47.49% explained by axis1 and 21.5% by axis 2). Axis 3, 4 and 5 explained respectively 10.78; 06.26 and 5.68% of the information. These 5 axes together explained 91.71% of the information. Individuals were projected on the plan 1x2 which is the most significant.

Of the 14 traits taken into account in the analysis, 10 are well represented in the plan 1x2; cone length and weight are better represented on the plan 1x6; seed thickness (sth) on the plan 1x4 and seed shape (sshp) on the axis 3 (plan 2x3 or 3x5). The ratio “seed weight to wing area” (i.e. wingloading “wld”) revealed, for its part, better represented on the axis 2 with high values on its negative side and low ones on its positive side (see fig.5).

Of the 68 individuals included in this multivariate analysis, 35 are well represented in the plan formed by the two first axes (see fig.6 and annexe Vc).

Cone weight revealed positively correlated to seed weight and length from a side and to wing length and wing area from another side (see table 7). Wing length revealed highly correlated to wing area ( $r = 0.91$ ). Wingloading revealed negatively correlated to wing length ( $r = - 0.61$ ), to wing area, and to the ratio “wle/sle”, indicating that individuals which displayed high wingloading values are those with small winged seeds.

On the plan 1x2, Axis 1 may be assimilated to an axis of cone, seed and wing size with high mean values per tree found on its positive side and low ones on its negative side. Axis 2 may be assimilated to an axis of seed dispersal capacity since it allowed segregation of individuals according to their wingloading values with high values of such parameter on its negative side.

On the plan 1x3, axis 3 segregated between some individuals with low ratio “sle/swd” (i.e. with short seeds) and some others with a high ratio “sle/swd”(i.e. with long seeds) but independently of seed weight because among trees with short seeds there are some few ones bearing heavy seeds (22c, Yr) and few others bearing light seeds (6bpmf, Hpr). There is also a group of trees with a high ratio “sle/swd” and heavy seeds in the same time (16al, Cp, 2al).

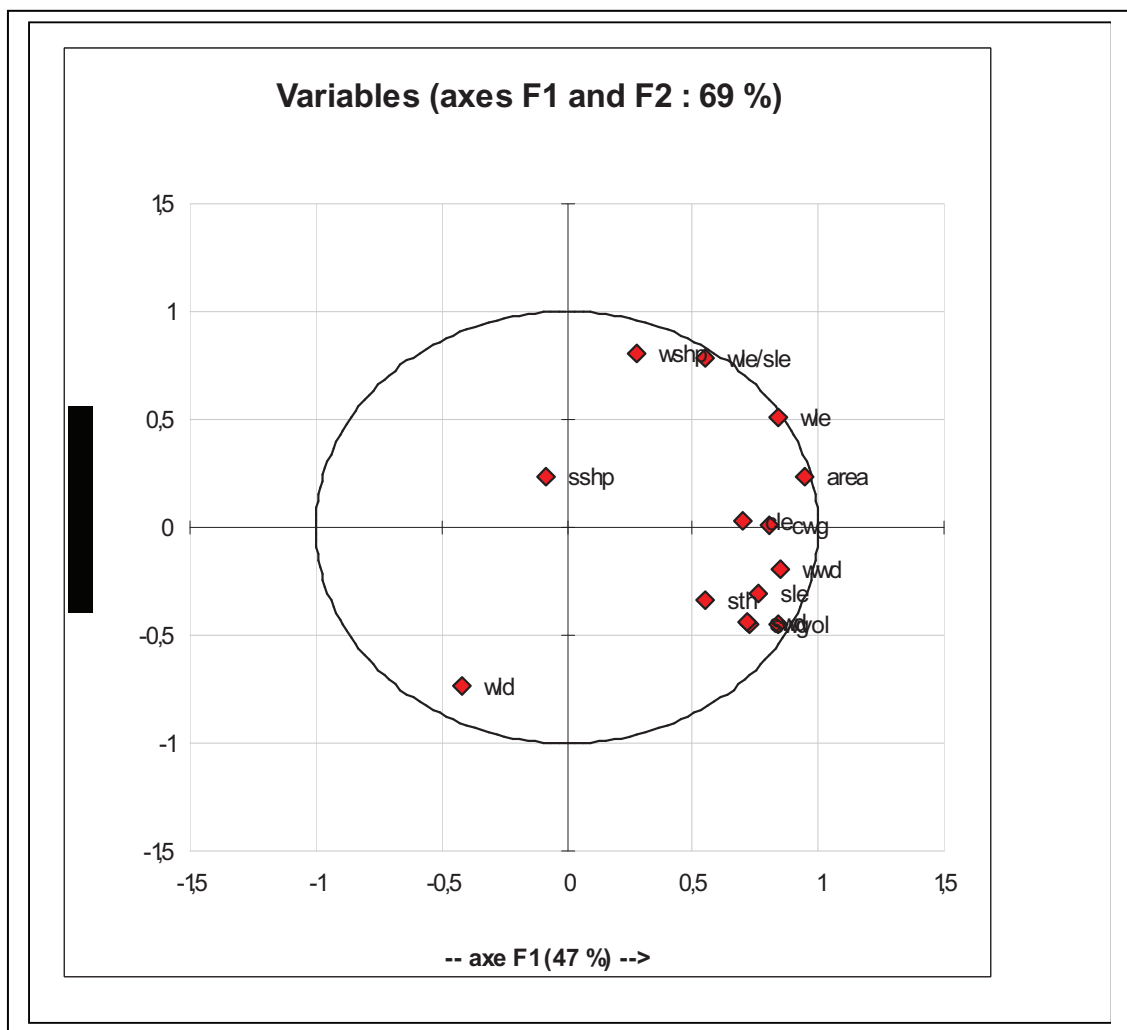
Axis 4 may be assimilated to an axis of seed thickness since it allowed segregation between few individuals with low seed thickness but high seed length and width (2al, 9al, 47al) and others with low values of seed thickness, length and width in the same time (55al, Pan, Cr).

Individuals segregated on the plan (1x2) independently of their localization in the investigated area. This leads to the suggestion that the species displays inter-individual differences for seed and wing size traits in the three site orientations and elevations.

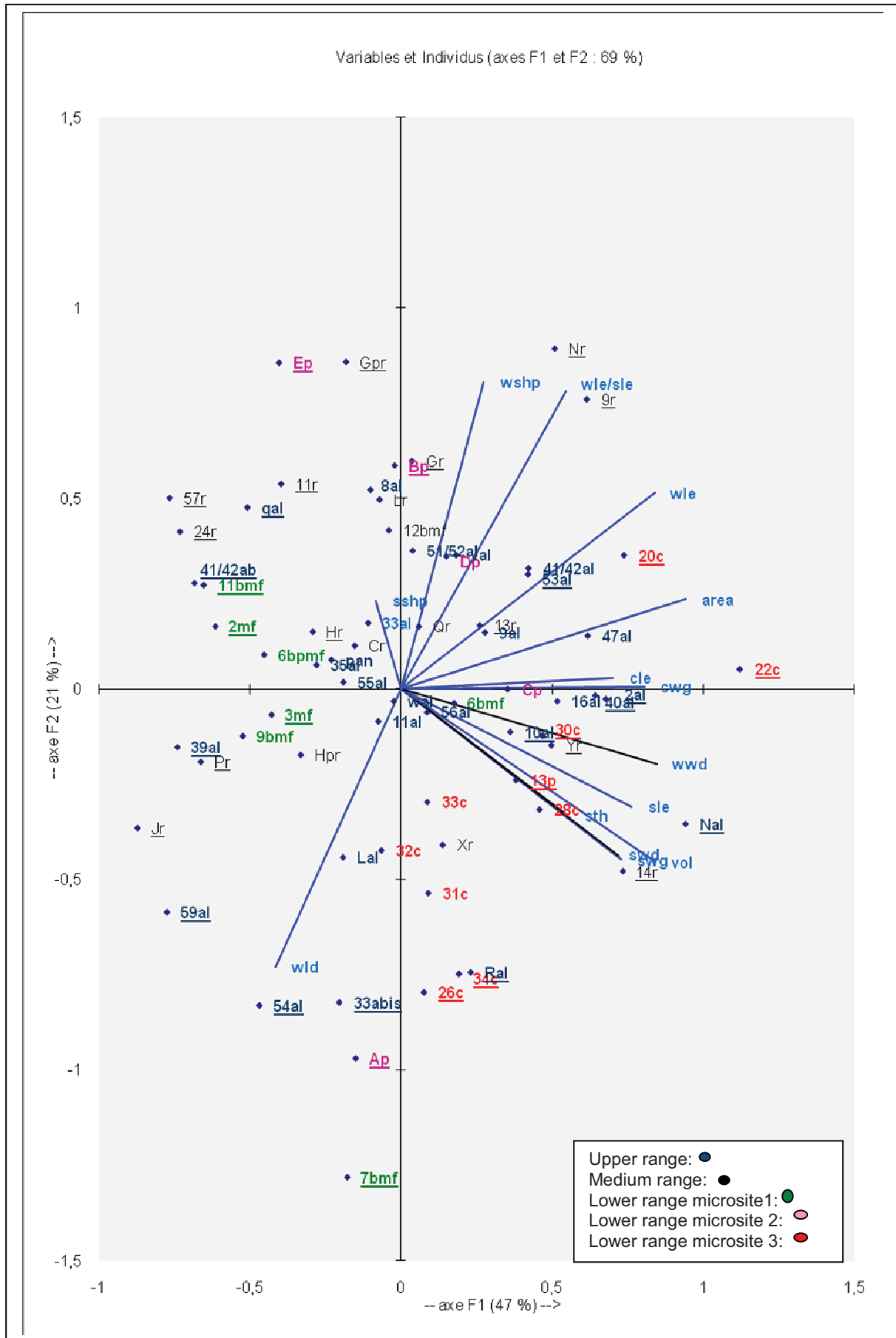
**Table 7:** Pearson correlation coefficients between cone and seed traits calculated on mean values per tree in 2008.

	cwg	cle	swg	sle	swd	sth	sshp	vol	wle	wwd	wshp	area	wld	wle/sle
cwg	1													
cle	0,76	1												
swg	0,60	0,47	1											
sle	0,63	0,44	0,79	1										
swd	0,51	0,34	0,66	0,63	1									
sth	0,29	0,46	0,42	0,33	0,39	1								
sshp	0,03	0,05	0,00	0,27	-0,58	-0,11	1							
vol	0,58	0,53	0,75	0,77	0,84	0,76	-0,21	1						
wle	0,63	0,53	0,44	0,53	0,40	0,27	0,08	0,48	1					
wwd	0,63	0,48	0,62	0,66	0,67	0,49	-0,14	0,75	0,58	1				
wshp	0,20	0,21	-0,01	0,07	-0,11	-0,13	0,22	-0,09	0,70	-0,16	1			
area	0,70	0,56	0,57	0,64	0,58	0,41	-0,03	0,67	0,92	0,85	0,37	1		
wld	-0,28	-0,22	0,25	-0,01	-0,04	-0,03	0,03	-0,05	-0,67	-0,40	-0,48	-0,63	1	
wle/sle	0,38	0,37	0,06	0,04	0,11	0,13	-0,07	0,12	0,87	0,30	0,79	0,70	-0,78	1

n = 68 trees



**Fig. 5:** Distribution of variables on the correlation circle.



**Fig. 6:** PCA on mean values per tree for cone seed traits observed in 2008. Trees illustrated by the same color are collected in the same microsite (or stand).

### 3-5- Seed germination

#### a-Germination in the oven

In the case of the test run in the oven at 25°C, among 3308 initially tested seeds, 2074 germinated, providing a final germination rate of 62.60% (range per tree: 0 – 97.5% ). Per stand (i.e. range), the test provided the following results:

In the upper range we obtained an average value of 82.16% (range per tree: 7.5 – 97.5%). Among 17 trees tested in this range, only a single one showed a very low value of 7.5% and another one a medium value of 45%.

In the intermediate range we obtained an average of 80.26% (range per tree: 55- 97.5%). Among the 9 tested trees only 3 ones showed germination rates of 55 to 57.5% and a single tree showed a value of 100% (calculated on solely 6 tested seeds due to the low number of seeds per cone for such tree).

Values obtained in the lower range are low to medium: in microsite 1 we found a mean value of 57.14% among 4 trees (range per tree: 6.06-90%). In such microsite, 2 trees of 4 showed values between 85 and 90%; in microsite 2 we recorded a mean value of 35.52% among 7 trees (range per tree:10 -52%) and in microsite 3 we recorded a mean value of 34.62% among 10 trees (range per tree: 0 -75%) with a single tree showing a value of 75% (see fig.7).

The above mentioned values indicate that the upper and intermediate sites showed mainly high germination rates while in the lower sites, values are low to medium but there are some trees which reached high values.

Germination mean time averaged 10.61days on the whole sample (range per tree: 3.78 - 19.16 days). Among trees which showed fast germination some have notably big seeds (e.g. tree 2a) and others small ones (e.g. tree 56a).

#### b- *In situ* germination

On a total number of 419 seeds sown on April 3<sup>rd</sup>, we observed 261 germinated seeds a month later corresponding to a germination rate of 62.60% (value similar to that obtained in the oven after 21days). And among the 261 germinated seeds we recorded 132 seedlings (i.e. seedlings with radicle, hypocotyle and cotyledons) providing therefore a seedling emergence rate of 31.05%. On July 15<sup>th</sup> we recorded 267 seedlings, raising seedling emergence rate to 64%. At tree level, *in situ* seedling emergence was in agreement with germination dynamics observed in the oven: trees which raised seedlings in the oven behaved similarly *in situ*. For example there were 8 trees which raised 80 to 100% of sown seeds (see table 8 below).

**Table 8:** Distribution of trees for the percent of *in situ* seedling emergence after 39 days

% of emerged seedlings	Number of trees
<20	1
]20-40]	10
]40-60]	6
]60-80]	8
]80-100]	8

The second *in situ* germination test started on May 11<sup>th</sup> and recorded in July 15<sup>th</sup> provided only a value of 33.88% for germination rate and 23.20% emerged seedlings. These lower values comparatively to the previous test may be regarded as result of combination of factors (irregular watering and late date of sowing).

Regarding behaviour of seeds from different trees in the oven and *in situ* after 39 days, we registered two modalities. Some trees behaved similarly in both situations. Such constancy concerned trees of all ranges: trees 2a, 16a, 53a, 56a, Na, Ra in the upper range; 9r, 24r and Pr in the intermediate range; 6pt, 13pt and 20pt in microsite 2 of the lower range; 13.pt and 31c in microsite 3 of such range. Tree 6pt did not germinate in either situation. Some other trees displayed different rates in the oven vs *in situ*. This is the case in microsite 1, of tree 6bmf (with very small seeds) which showed a nil germination rate in the oven and 70% of germination *in situ*; and of tree 11bmf which showed a value of 47.5% in the oven and 80% *in situ*. In the upper range also tree 10a showed a value of 7.5% in the oven and 60% *in situ*. For these trees, there is an interaction tree x site for percent of germination.

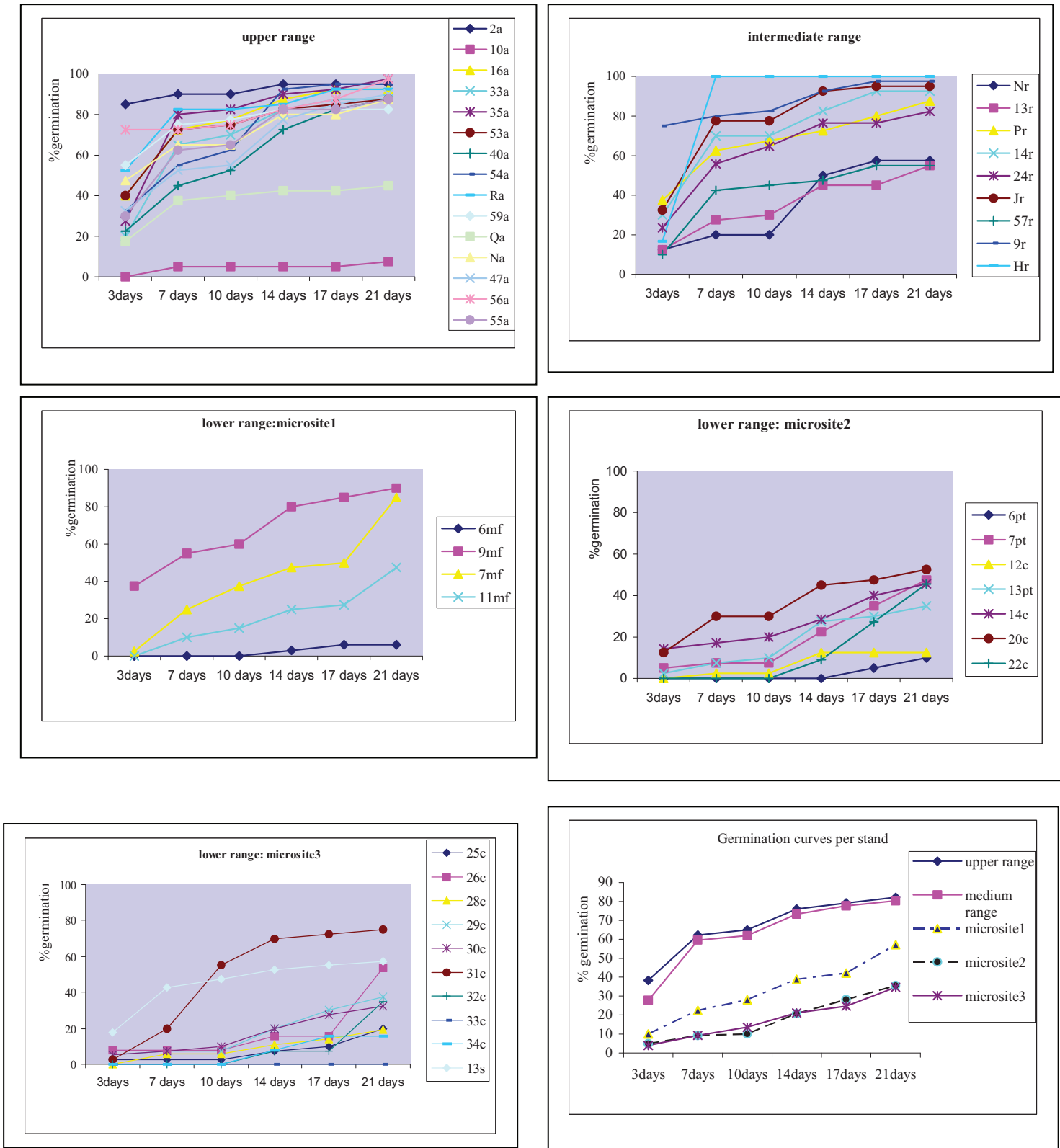


Fig.7: Germination dynamics per tree and stand (collection of 2009).

**c- Size of 21 days aged seedlings**

Measurements made on the 104 seedlings obtained after 21 days in the oven at 25°C, showed a seedling dry weight of 28.61mg; a radicle which is 5.95cm in length and 1.42mm in diameter; a hypocotyle which is 5.64cm in length and 2.16mm in diameter, indicating similar lengths of hypocotyle and radicle and radicle diameter representing ¾ of the hypocotyle one. The number of cotyledons per seedling reached 8.80 and the longest cotyledon measured 3.13cm in the average (see table).

Mean values per tree were calculated only for those trees on which we measured at least 2 seedlings.

Maximum interindividual difference reached 5.49cm for radicle length; 1.89cm for hypocotyle length; and 17mg for seedling dry weight. Nevertheless, rank of trees for seedling traits does not match their rank for seed and cone size. For example trees 2a and 16a which bear seeds and cones of the biggest size showed seedlings with a radicle length comparable to that of tree 56a which produces small cones and seeds.

**Table 9:** Overall mean and range per tree for seedlings traits.

Parameter	Range per tree	Overall mean
Radicle length (cm)	2.25 - 7.74	5,95
Hypocotyle length (cm)	4.77 - 6.66	5,63
Ratio hypocotyle length/ radicle length	0.74 - 2.64	1,03
Radicle diameter (mm)	1.22 - 1.78	1,42
Hypocotyle diameter (mm)	1.88 - 2.45	2,16
Ratio hypocotyle diameter/radicle diameter	1.24 - 1.85	1,54
Seedling dry weight (mg)	20.10 - 37.40	28,61
Cotyledon length (cm)	2.55 - 3.94	3,12
Number of cotyledons	7.71 - 10.5	8,79

Seedling dry weight revealed positively correlated to hypocotyle diameter ( $r = 0.50$ ,  $n = 104$  seedlings) and radicle diameter ( $r = 0.63$ ,  $n = 104$  seedlings).

Among these traits, only seedling dry weight showed significant correlations with mean values of seed size per cone: seed weight ( $r = 0.58$ ;  $n = 20$  cones); seed length ( $r = 0.61$ ); seed width ( $r = 0.45$ ); seed volume ( $r = 0.52$ ) and cone weight ( $r = 0.57$ ,  $n = 20$  cones). Indeed, among 6 trees bearing the heaviest seeds (i.e. seed weight  $\geq 100$ mg), 5 showed also the heaviest seedlings (i.e. mean dry weight: 33 - 37,4mg).

**4- Discussion**

Overall means obtained on some seed traits in the present study are comparable to those found on *Cedrus atlantica* provenances.

On a sample of 388 cones representing 70 trees collected in 2008 across three ranges at Tala-guilef forest, we registered an overall mean of 70.35g for cone weight and 7.10cm for cone length. At the level of Algerian provenances, Derridj (1990) reported for cone weight an overall mean of 55.83g (range per provenance: 41.49 - 65.91g) and for cone length an overall mean of 6.28cm (range per provenance: 5.53 - 6.89 cm).

On a sample of 2028 seeds representing 200 cones of 68 trees collected in 2008 we obtained an overall mean of 12.43 mm, value which is of the same order of magnitude as the overall means found by Derridj (1990) on Algerian provenances (i.e. 12.5 mm; range per provenance: 9 - 16mm) and by Aidrous-Larbi (2007) on Moroccan provenances (i.e. 12.71mm; range per provenance: 11.44 - 13.27 mm).

Regarding seed width, we registered an overall mean of 5.10mm in 2008. On Algerian provenances, Derridj (1990) found an overall mean of 5.29 mm (range per provenance: 3 - 7 mm). On Moroccan ones Aidrous-Larbi (2007) found an overall mean of 5.46 mm (range per provenance: 5.49 - 5.83mm). These values indicate a seed width averaging 5 mm.

For seed weight we registered an overall mean of 89.23mg in 2008. On the same species, **Debazac (1977)** reported weight of 1000 seed lots ranging from 60 to 100g; Derridj (1990) reported on Algerian provenances an average of 77.17g (range per provenance: 53.4 -105.4g) and Aidrous-Larbi (2007) found on Moroccan ones an average of 74.99g (range per provenance: 64.22 - 87.52g).

Values from different sources are just indicative of the level of cone and seed size due to different sampling procedures and sample sizes.

#### **a- Level of inter-individual differences**

The present study revealed significant inter-individual differences for cone, seed and wing size. For cone weight we found up to three folded inter-individual differences, and for seed weight; seed volume; wing area and wingloading up or at least two folded inter-individual differences.

The ratio “wing length to seed length” ranged per tree between 1.07 and 1.82, indicating the coexistence of trees having wings as long as seeds, with others having wings nearly two times longer than seeds. The ratio “seed length/seed width” (i.e. seed shape) ranged per tree between 2.07 and 2.88 indicating the coexistence of trees with seeds two times longer than wider with others having seeds nearly three times longer than wider. Wing shape ranged per tree between 0.82 and 1.23 indicating the coexistence of trees having wings obviously more sized in width than in length with others having wings notably more sized in length than in width.

Tree within stand explained 39 to 72% of seed attribute variance in 2006 and from 23.81 to 64.76% of such variance in 2008. The most controlled trait is wing area in 2006 and wing length in 2008. Comparatively to tree within-stand, cone within-tree explained a lower amount of seed trait variance (i.e. between 04.80 and 18.43% in 2006, between 8.64 and 19.41% in 2008).

The high inter-individual variation in cone and corresponding seed characteristics is reported on other species: Variation among plants for seed size represented an average of 38% according to Michaels *et al.* (1988). Within population and individual variation in seed size can be quite substantial; for example, seed size can vary ninefold within a species (Kranitz, 1997 in Halpern, 2005). Escudero *et al.* (2000) found a notable intra-specific seed size variation on 4 pine species (*Pinus pinaster*; *P. canariensis*, *P. sylvestris*, and *P. halepensis*); on *Alliaria petiolata*, Susko and Lovett-Doust (2000) observed 2.5 to 7.5 fold variation within populations for seed mass; in *Impatiens glandulifera*, Willis and Hulme (2004) observed a greatest seed mass variation among individual plants (42%) and a least variation among populations (28%) along an elevation gradient. In *Lobelia inflata* seed-size variance is attributable to both parental identity and fruit position within an individual (Simons and Johnston, 2000). On *Lupinus perennis* Halpern (2005) found a fivefold variation in seed size which arose primarily from differences among individuals and within-plant variability rather than from environmental conditions manipulated in the experiment. Conversely, on *Quercus ilex*, tree identity explained only 38.3% of the variability in acorn size while within-tree factor explained 61.7% of such variability (Go´mez, 2004).

#### **b- Level of inter-stand differences**

The study showed the negligible inter-stand difference in seed attributes across a linear distance of nearly 3km and an elevation gradient of 400m in comparison with the level of within-stand (i.e. inter-individual) differences for the same attributes.

The principal component analysis showed a mosaic of tree distribution for seed traits despite their collection in different parts of the forest range making it difficult to assign particular seed traits to a given stand within the investigated forest area. Effectively, despite the inter-individual differences for seed and wing traits, individual rank for wing attributes does not reflect their spatial distribution in the forest as it is possible to find two neighbouring trees displaying different values of dispersal attributes. For example, the tree coded as “Ap” is spatially very close to the tree coded as “Bp”(separated by less than 10m) but showed different dispersal attributes (respectively: 0.81 vs 1.23 for wing shape; 0.34 vs 0.25 mg/mm<sup>2</sup> for wingloading and 1.21 vs 1.62 for the ratio “wle/sle”).

In 2008, we sampled three ranges corresponding each, to a given direction of *Cedrus atlantica* extension within the forest area (upper range to the south, intermediate to the north and towards the lower range including some different microsites). And there seem to exist a mosaic of cone and seed trait distribution within each stand.

Contrary to our finding, Noland *et al.* (2006) suggested microsite quality to influence seed mass of *Pinus strobus*.

#### **c- Level of inter-annual differences**

Comparison of inter-annual differences for samples of trees collected in two different years (in 2002 and 2008 from a hand, and in 2006 and 2008 from another hand) showed a global year influence shifting values per tree in a similar direction so that trees kept their rank for traits of interest. For example, on a same sample of trees we observed an increase in cone size on collection of 2008 comparatively to that of 2006 and due to the allometric relationship between cone and seed traits there was a concomitant increase in seed traits without sensitive “year x tree” interactions. On the a subsample of trees collected in two different years, the level of inter-annual differences revealed more pronounced for cone and seed weight than for other traits: for example in the upper range we registered between 2002 and 2008, an increase of 21mg in seed weight; 0.39 mm in seed length; 2.46mm in wing length and 1.73mm in wing width. Such orders of magnitude for inter-annual differences are lower than those registered between individuals within a given year.

#### **d- Relationships between traits**

##### **d-1- Relationships between seed number and seed size**

The “seed mass”-“seed output” dimension is an important predictor of dispersal to establishment opportunities (seed output) and of establishment success in the face of hazards (seed mass), (Westoby *et al.* , 2002).The relationship between seed size, seed number and recruitment may be an important mechanism underlying the abundance and dynamics of plant species (Jakobsson and Eriksson, 2000).

Our study did not indicate an obvious trade-off, at cone level (at the stage of mature cone), between seed number and seed size, in either investigated range (upper range in 2002, lower range in 2006 and three ranges in 2008), except that in 2006 and 2008 we found thicker seeds on some low seeded cones (i.e. bearing very few normal-sized seeds), while seed weight, length and width were not correlated to the number of seeds per cone or their relative proportion.

Such finding is not in agreement with life-history theory which assumes a trade-off between size and number of offspring (Smith and Fretwell, 1974; Venable, 1992; Lloyd 1987, Stearns 1992, in Jakobsson and Eriksson, 2000).

Some author’s findings support the above mentioned life-history theory: Jakobsson and Eriksson (2000) reported a trade-off between seed number and seed size in grassland plants. These authors suggested that a trade-off between competitive ability and number of recruitment opportunities follows from the trade-off between seed size and seed number, through a causal chain from seed size via seedling size to recruitment success. On *Lupinus polyphyllus*, Aniszewski *et al.* 2001 found clear seed size/number trade-off at the intraspecific level.

On the other hand, there are also author’s findings which did not detect such trade-off: Michaels *et al.* (1988) observed a little evidence of trade-offs between seed number and mean seed mass among 39 species. On *Pinus resinosa*, Sutton *et al.* (2002) found that seed number and size increased with cone size. On *Lupinus perennis*, Halpern (2005) did not detect a trade-off between seed size and seed number. On *Pseudotsuga menziesii* populations with larger cones had heavier seed but not necessarily higher reproductive or seed efficiency (Mápula-Larreta *et al.* 2007).

In the case of our data, the absence of a major trade-off between seed size and seed number per cone at the stage of mature cone may not exclude possible previous adjustments during cone development course, particularly since we observed (data not shown) that the total number of seeds per cone as well as the number of normal-sized seeds per cone represent a negligible fraction of cone weight comparatively to protective structures (i.e. cone scales). Therefore, whether seed number is high or low may not significantly influence biomass allocation at cone level. On the other hand, we observed a drastic reduction in the number of initiated female strobili from the period of pollination throughout further cone developmental stages resulting in very few female strobili reaching the stage of 9 to 12 months aged cones, age corresponding to half of the cone development course.

Our several years study on the same species in the same forest area indicate that in good seeding years, a high number of seeds/cone may also coincide with a high seed weight on big cones resulting in a positive correlation between number of seeds/cone and cone size. But in low seeding years we may not observe such relationship because big cones may contain low numbers of seeds.

##### **d-2- Relationships between cone and seed traits**

The study revealed allometric relationships between cone and seed size so that, the bigger the cone the bigger might be its seeds and corresponding wings (in length or width), but we observed some few

individuals with heavy seeds but small wings (7bmf) and others with heavy seeds and big wings (Nr), resulting in high wingloading values for the formers and low ones for the latter's.

Comparatively to cone length, cone weight revealed more strongly correlated to seed and wing size.

Seed size traits (weight, length, width and thickness) revealed positively correlated to each others. Nevertheless, seed thickness seems to be the least correlated trait to the others. On Moroccan provenances of *Cedrus atlantica*, Aidrous-Larbi (2007) observed positive correlations between seed weight and seed length ( $r = 0.83$ ); between seed weight and seed width ( $r = 0.90$ ) as well as between seed length and seed width ( $r = 0.82$ ).

Our data indicates that cones of *Cedrus atlantica* allocate concomitantly in fitness attributes (i.e. seed size and weight) and in dispersal ones (i.e. wing size), but the existence of three wing shapes (approximated through the ratio "wing length to wing width"), suggest cone size to more likely determine wing size in either direction (length or width) than wing shape.

Another observation which arose from our data is the concordance of correlations observed between seed characteristics at seed, cone as well as tree level. The observed trends are also concordant over years and across investigated ranges (within the forest area) despite variable sample sizes regarding number of investigated stands and that of collected trees.

The existence of allometric relationships between cone size and its corresponding seed-size is reported in others findings: In conifers, there is a positive allometry between the size of the cone, ovuliferous scale, wing and seed (McGinley *et al.* 1987; Greene 1989 in Greene and Jonhson, 1992). On *Pinus resinosa*, Sutton *et al.* (2002) found that seed characteristics (number of seeds/cone, mean and total seed mass/cone, seed size parameters) are significantly and positively correlated with cone characteristics (length, diameter, area, fresh mass). On *Juniperus oxycedrus* there are positive correlations between cone diameter and seed length and weight (Juan *et al.* 2003). On *Pseudotsuga menziesii*, populations with larger cones had heavier seeds (Mápula-Larreta *et al.* 2007).

*Cedrus atlantica* has winged seeds what implies a wind dispersal mode. In wind dispersed species selection for dispersal capacity may often favour small seeds, while larger seeds are frequently superior in seedling success (Rees, 1995 in Nathan *et al.* 1996). Smaller wind-dispersed seeds fall more slowly and may achieve greater dispersal distances: wingloading (weight/projected area) and fall rate increase with increasing seed mass (Greene and Johnson 1993 in Meyer and Carlson, 2001).

Our study showed an allometric relationships between dispersal appendages (wing attributes) and seed size. This finding is in agreement with that of Greene and Jonhson (1992) who observed on species with wind dispersed seeds a lack of a strong negative correlation of seed mass and planform area, and Debain *et al.* (2003) who observed on *Pinus sylvestris* a strong correlation between wing area and seed mass resulting in a limited variability in seed wingloading and in seed characteristics playing a minor role in individual dispersal ability. Accordingly, for many angiosperm species with samaras, larger wings may promote larger seeds since wings initially have a photosynthetic capacity (Willson *et al.* 1990 in Greene and Jonhson, 1992).

The advantage for an individual in producing big and heavy seeds is underlined by many studies.

Seed traits including seed size, dormancy, germination and dispersal are central components of plant life histories (Harper, 1977; Fenner, 1983; Thompson, 1987 in **Ellison, 2001**). **Seed mass** is widely recognized as a key trait in plant population dynamics and community structure (Rees, 1993, 1995; Guo *et al.* 2000; Leishman 2001; Jakobsson & Eriksson 2002 in **Willis and Hulme, 2004**). **Seed mass** is a key ecological trait that influences many aspects of a species' regeneration strategy, including seedling survival rates, seed dispersal syndrome, and the number of seeds that can be produced for a given amount of energy (Leishman *et al.*, 2000 in Moles *et al.* 2007). Seed mass, in general, is an important factor for germination success in most species and larger seeds tend to be better prepared for survival after germination because of their larger store of reserves (Venable and Brown, 1988).

On grassland species, Jakobsson and Eriksson (2000) showed that larger seeds produced larger seedlings and have higher recruitment success. Seed size of *Lobelia inflata* has a persistent and significant association with both final plant size and the probability of survival to autumn (Simons and Johnston, 2000).

At the level of functional groups, Westoby *et al.* (2002) reviewed several findings indicating that larger sized species cope better under various hazards. For these authors, the most obvious influence of seed mass is on the initial size of the seedling and on the provisions available during early seedling life. The

success of *I. glandulifera* as an invasive species may reflect the extended period of seed release, considerable seed mass variation and large seed size under conditions of environmental severity. These traits will facilitate the exploitation of spatially and temporally heterogeneous natural environments commonly found in riparian ecosystems (Willis and Hulme, 2004). Within a species, a larger seed mass increases the germination rate, vigour and competitive ability of seedlings (Willis and Hume 2004 and references therein). Houle and Fillion (1993) found a positive and significant correlation between seed mass and germination rate for one of jack pine populations and proposed that the heavier seeds of this species germinate faster and the resulting seedlings have a better chance of survival in a relatively short growing season at the northern limit of the species' distribution range. Achene mass variation of *Ericameria nauseosus* was related to both seedling fitness and dispersal ability (Meyer and Carlson, 2001). In *Pinus resinosa*, seed mass affected positively germination success but up to a threshold value (Sutton et al. 2002). Go'mez (2004) found a positive effect of acorn size on most fitness components related to seedling establishment. Large size increased germination rate and seedling survival, accelerated germination timing and enhanced seedling growth.

According to Derridj (1990) heavier seeds of *Cedrus atlantica* germinated better than lighter ones. This author tested germination of seed lots constituted from different trees and ignored the individual component. Our study does not support this finding as we registered good germination rates both among trees bearing big seeds and those bearing small seeds (values higher than 80%). For example, in the intermediate range, we recorded high germination rate and a good germination dynamics on trees with heavy seeds (9r, 14r) and on those with small seeds (24r, Jr). This is the same in the upper range where most of germination rates were high, regardless of seed size. Indeed, in this range, trees with small cones (59a, 54a, 39a 35a with cone weight varying between 45 and 55g) ; those with bigger cones (40a and Na with cone weight varying between 80 and 90g) as well as those with the biggest cones (2a, 16a, 47a with cone weight varying between 110 and 130g) showed similar and high percent of germination. The trend is also similar in the microsite 1 of the lower range (where we registered contrasted germination rates for trees with similar cone weights: 6bmf, 11bmf and 9bmf with cone weight ranging from 46 to 50g but with germination rates of 85 to 90% for the trees 9bmf and 11bmf but with a value nearly nil for the tree 6bmf).

While germination dynamics and rate seem to be similar among trees with different cone size classes, there seems to exist a positive link between seedling weight (at the early age of 21days) and cone weight and seed size (values of correlation coefficient ranging from 0.57 to 0.61). If such relationships keep constant at older stages of seedling development the trend would be in agreement with author's findings on various plants as mentioned above.

#### 4-Conclusion

The present investigation revealed high within population variation in *Cedrus atlantica* seed traits both those involved in seed dispersal capacity (i.e. wing size) and those involved in seed germination and seedling fitness (i.e. seed size and mass). But the study did not reveal a particular spatial distribution of individuals according to their seed traits, leading to the hypothesis that spatial recruitment in a given stand may take place from different sources regarding identity of individuals as indicated by different seed and wing sizes and shapes. This finding is in agreement with data on within population variation provided by molecular markers in the same forest area.

The study revealed also allometric relationships between seed size and cone size, and between seed size and wing size. Therefore, an individual may accumulate the advantage conferred by its production of big sized seeds and that of producing big dispersal features (wings). The study showed also the independence between seed number and seed size within cones and a relative constancy in rank of trees for seed and wing size over years as a consequence of the a negligible interaction year x tree for such traits).

Germination test indicate that at the early stage of seedling emergence, trees with small and those with big seeds displayed similar germination rates. But to ascertain such results on germination among trees there is a need to undertake complementary tests including analysis of year effect, and a study of seedling size at later stages. Measurement of size on seedlings derived from identified seeds (previously measured and positioned in a way that will allow their identification) may provide a more accurate measurement of the relationship between seed size and seedling size because in the present work, correlation were calculated basing on mean values per cone and then per tree.

## References

1. **Aidrous-Larbi, N. 2007.** Variabilité géographique des dimensions de la graine de 3 espèces du genre *Cedrus*. Mémoire de Magistère Sci. Agr. Spécialité foresterie. I.N.A., El-Harrach, Alger. 107 pages.
2. **Aniszewski, T.; Kupari, M. H. and Leinonen, A. J. 2001.** Seed number, seed size and seed diversity in Washington Lupin (*Lupinus polyphyllus* Lindl.). *Annals of Botany*, 87: 77- 82.
3. **Birot, Y. 1978 :** Variabilité géographique du poids de la graine de *Pinus contorta*. *Silvae Genetica*. 27(1): 32 - 40.
4. **Bonfil, C. 1998:** The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85(1): 79 - 87.
5. **Coomes, D.A. and Grubb, P.J. 2003.** Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 18 n°6: 283 - 291.
6. **Debain, S.; Curt, T.; Lepart, J. and Provosto, B. 2003.** Reproductive variability in *Pinus sylvestris* in southern France: implications for invasion. *Journal of vegetation science*. p. 509-516.
7. **Debazac, E.F. 1977.** Manuel des conifères. Ed. Louis Jean Cap, 2<sup>ème</sup> édition : 172 p.
8. **Derridj, A. 1990.** Etude des populations de *Cedrus atlantica* Manetti en Algérie. Thèse Doc. U.P.S. Toulouse. 288 p.
9. **Ellison, A. M. 2001.** Interspecific and intraspecific variation in seed size and germination requirements of *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *Amer. J. Bot.* 88(3): 429 - 437.
10. **Eriksson, O. and Jakobsson, A. 1998.** Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of ecology*. 86: 922-933.
11. **Ganatsas, P. ; Tsakalimi, M. and Thanos, C. 2008.** Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodivers conserv.* 17: 2427-2439.
12. **Ginwal, H.S; Phartyal, S.S.; Rawat, P.S. and Srivastava, R.L. 2005.** Seed source variation in morphology, germination and seedling growth of *Jatropha curcas* Linn. in central India. *Silvae Genetica*, 54(2): 76-80.
13. **Green, P.T. and Juniper, P. A. 2004.** Seed-seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the 'reserve effect'. *Journal of Ecology* 92, 397- 408.
14. **Greene, D. F. and Johnson, E. A. 1992.** Can the variation in samara mass and terminal velocity on an individual plant affect the distribution of dispersal distances? *The American Naturalist*, Vol. 139, n°4: pp. 825-838.
15. **Greene, D. and Quesada, M. 2005.** Seed size dispersal, and aerodynamic constraints within the Bombaceae. *Amer. J. Bot.* 92(6): 998 - 1005.
16. **Greenway, C.A. and Harder, L.D. 2007.** Variation in ovule and seed size and associated size-number trade-offs in angiosperms. *Amer. J. Bot.* 94(5): 840-846.
17. **Go´mez, J.M. 2004.** Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58(1) : pp. 71- 80.
18. **Gomez-Aparicio, L.; Gomez, J. M. and Zamora, R. 2007.** Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): implications for regeneration. *Ecography* 30: 13-22.
19. **Halpern, S. L. 2005.** Sources and consequences of seed size variation in *Lupinus perennis* (Fabaceae): adaptive and non-adaptive hypotheses. *Amer. J. Bot.* 92(2): 205-213.
20. **Howe, H.F. and Smallwood, J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol.13: 201-228.
21. **Jakobsson, A., Eriksson, O. 2000.** A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
22. **Johnson, M.; Vander Wall, S.B. and Borchert, M. 2003.** A comparative analysis of seed and cone characteristics and seed dispersal strategies of three pines in the subsection Sabinianae. *Plant Ecology* 168: 69-84.
23. **Jurado, E.; Estrada, E. and Moles, A. 2001.** Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in *Tamaulipan thornscrub* in semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments* 48: 309-321.
24. **Lalonde, R. G. and Roitberg, B.D. 1989.** Resource limitation and offspring size and number trade-offs in *Cirsium arvense* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 76(8): 1107-1113.
25. **Leishman, M.R. and Westoby, M. 1998.** Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12, 480-485.
26. **Leishman, M. R. 1999.** How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytol.* 141, 487- 496.
27. **Leishman, M.R. ; Wright, I.J. Moles, A.T. and Westoby, M. 2000.** The evolutionary ecology of seed size. In seeds - The ecology of regeneration in plant communities (Ed. M. Fenner). pp. 31-57. CAB international, Wallingford.
28. **Leishman, M. L. 2001.** Does seed size/number trade-off determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 93: 294-302.
29. **Mapula-Larreta, M.; Lopez-Upton, J.; Vargas-Hernandez, J. J.; and Hernandez-Livera, A. 2007.** Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16: 727-742.

30. **Matziris, D. 1998:** Genetic variation in cone and seed characteristics in a clonal seed orchard of Aleppo pine grown in Greece. *Silvae Genetica*, 47(1): 37-41.
31. **McGinley, M. A.; Smith, C. C.; Elliot, P. F. and Higgins, J. J. 1990.** Morphological constraints on seed mass in lodgepole pine. *Functional Ecology*, Vol. 4, n°2. pp. 183-192.
32. **Meyer, S. E. and Carlson, S. L. 2001.** Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness *Functional Ecology* 15, 274–281.
33. **Michaels, H. J.; Benner, B. Hartgerink, P.; Lee, T.D. and Rice, S. 1988.** Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary ecology*. 2: 157-166.
34. **Moles, A.T.; Warton, D.I. and Westoby, M. 2003.** Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, 84(12): pp. 3148–3161.
35. **Moles, A.T. and Westoby, M. 2004.** Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of ecology*. 92: 372-383.
36. **Moles, A.T.; Ackerly, D. D.; Tweddle, J.C.; Dickie, J.B.; Smith, R.; Leishman, M.R.; Mayfield, M.; Pitman, A.; Wood, J.T. and Westoby, M. 2007.** Global patterns in seed size. *Global Ecol. Biogeogr.* 16:109-116.
37. **Mosseler, A., Major, J.E., Simpson, J.D., Daigle, B., Lange, K., Park, Y.-S., Johnsen, K.H. and Rajora, O.P. 2000.** Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Can. J. Bot.* 78: 928- 940.
38. **Mukherjee, Roy, S.; Thapliyal, R. C. and Phartyal, S. S. 2004.** Seed source variation in cone, seed and seedling characteristic across the natural distribution of Himalayan low level pine *Pinus roxburghii* Sarg. *Silva Genetica*. 53, 3: 116 -123.
39. **Nathan, R.; Safriel, U.N. and Noy-Meir, I. 1996.** Samara's aerodynamic properties in *Pinus halepensis* Mill. A colonizing tree species, remain constant despite considerable variation in morphology. *Preservation of our world in the wake of change*, Vol. VI A/B. ISEEDS Pub, Jerusalem, Israel. Pp.553-556.
40. **Noland, Th. L.; Parker, W. C. and Morneault, A. E. 2006.** Natural variation in seed characteristics of eastern white pine (*Pinus strobus*). *New Forest*, 32: 87-103.
41. **Piedra, T.E. 1984.** Geographic variation in needles, cones and seed characteristics of *Pinus tecunumanii* in Guatemala. *Silva Genetica*, 33(2-3). P.: 72-79.
42. **Rajput, A. 2002.** Variation in fruit characteristics of teak according to various sources. *In Proceedings of the 2002 annual meeting of IUFRO 2.09.00 'Research Group for Seed Physiology and Technology'*. Chania, Crete, Sept 11-15. p. 152-157.
43. **Rees, M. and Venable, L. 2007.** Why do big plants make big seeds? *Journal of ecology*. 95: 926-936.
44. **Rejmanek, M. and Richardson, D.M. 1996.** What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, vol. 77 n°6: 1655-1661.
45. **Simons, A. M. and Johnston, O. 2000.** Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): Sources and fitness consequences. *Amer. J. Bot.* 87(1):124-132.
46. **Susko, D. J. and Lovett-Doust, L. 2000.** Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 87(1): 56-66.
47. **Sutton, A. Staniforth, R.J. and Tardif, J. 2002.** Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. *Can. J. Bot.* 80: 482 - 493.
48. **Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. and Wright, I. J. 2002.** Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:125–59.
49. **Wright, J.W. and Bull, W.I. 1963.** Geographic variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) *Silvae Genetica*, 12(1): 1- 25.
50. **Willis, S. G. and Hulme, P. E. 2004.** Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Functional Ecology* 18, 887 – 898.
51. **Willson, M. and Traveset, A. 2000.** The ecology of seed dispersal. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd. Edition. M. Fenner (Ed.). CAB International, Wallingford, UK. pp. 85-110.
52. **Wyllie-Echeverria, S.; Cox, P.A.; Churchill, A.C.; Brotherson, J.D. and Wyllie-Echeverria, T. 2003.** Seed size variation within *Zostera marina* L. (Zosteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 142: 281-288.

Chapitre VII:  
Within population genetic structure  
of *Cedrus atlantica* at Tala-guilef

## Within population genetic structure of *Cedrus atlantica* at Tala-guilef

### 1- Introduction

Many authors investigated genetic structure within populations of forest trees: Mitton *et al.* (1980) on *Pinus ponderosa* ; Epperson and Chung (2001) on *Pinus strobus* ; Shea et Furnier (2002) on *Abies balsamea* ; Takahashi *et al.* (2002) on *Fagus crenata* ; Ledig *et al.* (2005) on *Picea breweriana* ; Gapare and Aitken (2005) on *Picea sitchensis*; Dutech *et al.* (2005) on *Quercus lobata* ; Oddou-Muratorio *et al.* (2004) and Oddou-Muratorio *et al.*(2006) on *Sorbus torminalis* ; Jones *et al.* (2007) on *Eucalyptus globulus*; Jump and Panuelas (2007) on *Fagus sylvatica* among others.

Within populations, genetic diversity is rarely distributed homogeneously; individuals often become less genetically similar as the distance between them increases (Jump and Panuelas, 2007).

Spatial genetic structure is the distribution of genotypes over two-dimensional space (Epperson 1992 in Gapare and Aitken, 2005). It can be assessed through joint analysis of physical and genetic relationships between individuals. Spatial genetic structure is present when the distribution of genetic variation among individuals within populations is non-random (McCauley 1997 in Gapare and Aitken, 2005).

Gapare and Aitken (2005) reviewed several studies on the causes which may lead to development of within-population genetic structure such as seed dispersal patterns and degree of seed shadow overlap; adult density; colonization and disturbance history; spatial and temporal patterns of seedling establishment and micro-environmental selection.

Several genetic studies concerned *Cedrus* species using biochemical markers (Panetsos *et al.* 1992; Scaltsoyiannes, 1999; Fady *et al.* 2000, Fallour *et al.* 2001 and Lefèvre *et al.* 2004) and molecular ones: RAPD, chloroplast microsatellites “cpSSR” and AFLP (Fady *et al.* 2003); RAPD (Renau-Morata *et al.* 2005), chloroplast microsatellites “cpSSR” (Terrab *et al.* 2006), AFLP (Bou Dagher-Kharrat *et al.* 2007), chloroplast DNA “cpDNA”; and mitochondrial DNA “mtDNA” (Qiao *et al.* 2007) and RFLP (Terrab *et al.* 2006). Most of such studies compared populations of a species or species of the genus.

Our present study is complementary to previous genetic studies on *Cedrus atlantica*. It relied on chloroplast and nuclear microsatellites. It's aimed at evaluating the level of genetic diversity among subpopulations of trees belonging to generations (as indicated by class of tree circumference), the level diversity transmitted through pollen and seed dispersals and the spatial distribution of individuals with consideration of their genotypes.

### 2-Material and methods

#### 2-1- Field sampling procedure

Within the southern slope of the so-called Tala-guilef forest (see fig.1), we identified a sample of 105 to 108 *Cedrus atlantica* individuals distributed along a transect of 60 x150m starting at the limit between the north and south facing slope (1530m a.s.l). The north facing slope is more mesic than the south facing one; it has a more complex *Cedrus atlantica* age structure as indicated by classes of dimensions (probably as a result of more frequent regeneration waves). And its vegetation includes species of typically mesic sites such as *Ilex aquifolium* and *Acer obtusatum ssp opalus*.

The southern slope has a less complex structure than the northern slope. Its vegetation is dominated by *Cedrus atlantica* with some individuals of *Quercus ilex* and *Cytisus triflorus* at the lower part of the transect especially in its low density portions.

The stand consists in a mosaic of *Cedrus atlantica* individuals of different classes of circumference (see fig.2) and probably of age classes. Mean circumference averaged 292cm (range per tree: 54 -717cm). Distance between adult individuals ranges from 50cm to 10-20m.

In addition to adult trees, there are some patchy cohorts of young individuals (i.e. with circumference around 13cm and less) settled in the cleared portions of the stand (see fig.3).

Not all individuals of the stand were collected. Indeed, sampling procedure did not include died trees; those with the first branches not reachable for needle collection even after climbing and using a tree pruner of 3m in length, and those with circumference under 50 cm.

Trees retained for sampling were identified by paint and their spatial localization, within the transect, roughly recorded. Spatial localization of individuals was computed using two geographic coordinates X and Y in order to calculate geographic distance between individuals.

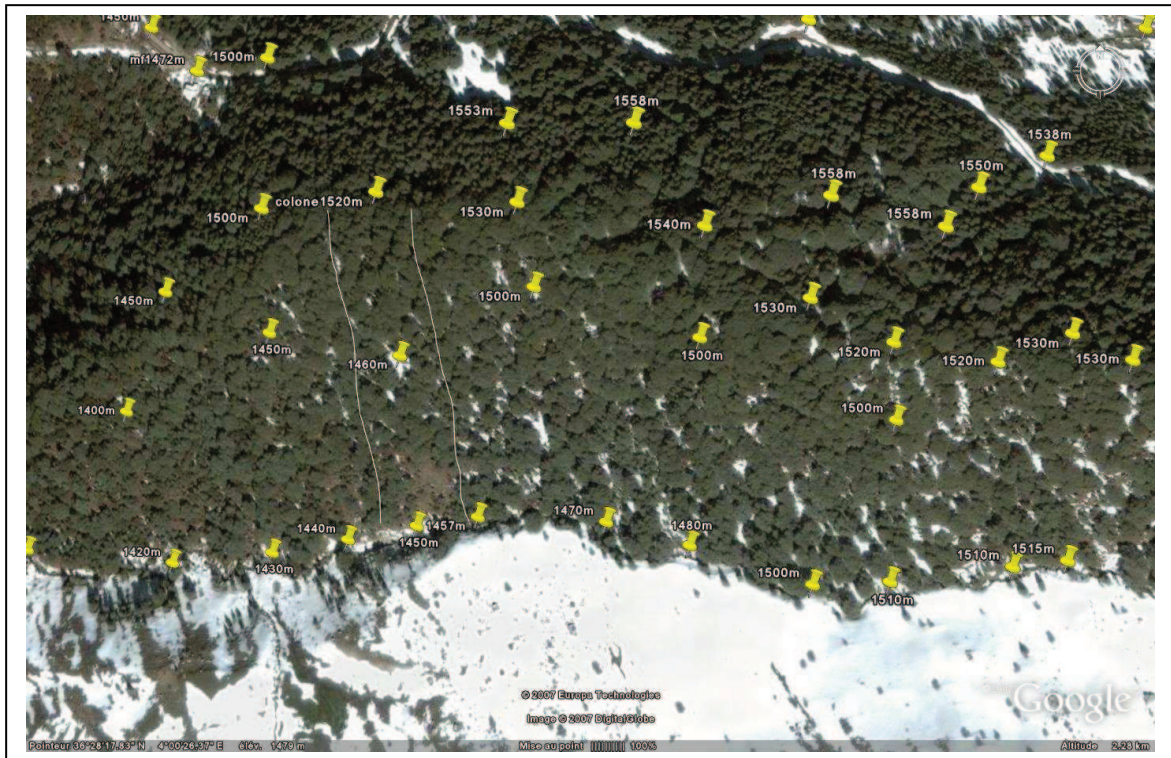


Fig. 1: Localisation of the sampled transect within the Tala-guilef forest (Photo google earth).

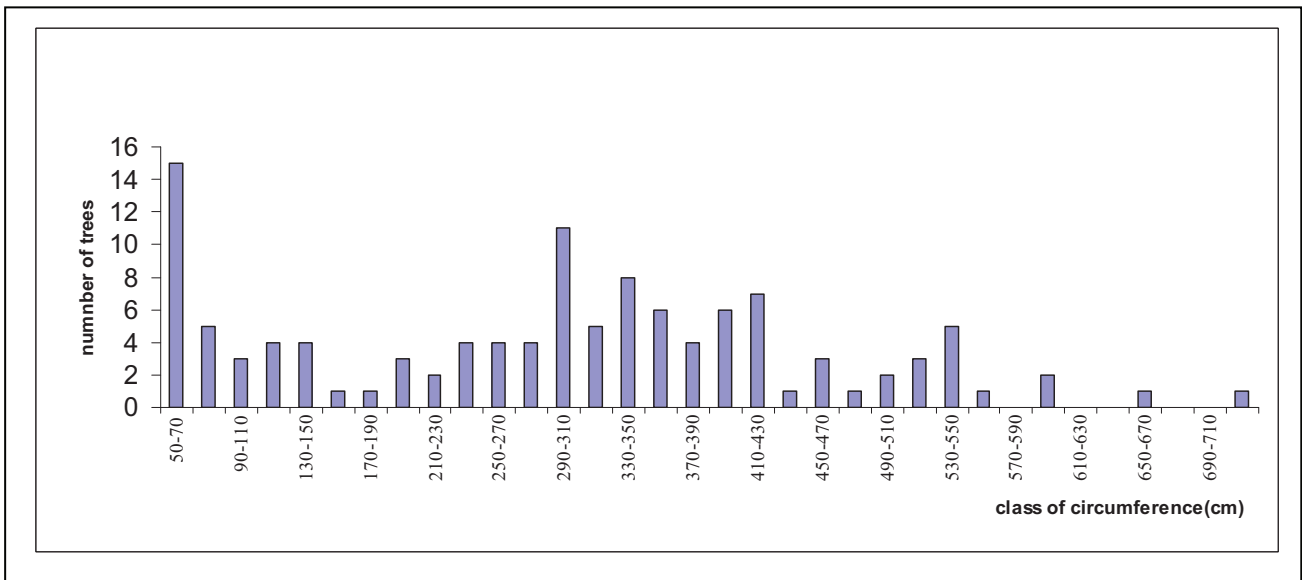


Fig.2: Distribution of sampled trees for circumference.



Fig. 3: A partial view of the sampled stand showing adults trees and regeneration patches.

Only few needles per tree were needed for molecular analyses but to delay needle desiccation during material transfer we cut a shoot of 40 to 50 cm from each tree. Needle collection was made in the fall of November 2006. This biological material was brought to laboratory and stored at -18°C until DNA extraction.

## 2-2- Laboratory procedure

### 2-2-1- DNA extraction

DNA extraction was performed on a 50mg of frozen material per tree, quantity corresponding to 2 to 5 needles depending on their size.

DNA extraction followed the DNAeasy ©96Plant Kit of QUIAGEN© protocol for frozen material (see annexe VI).

### 2-2-2- PCR reaction

Two categories of microsatellites markers were used in this study: nuclear and chloroplast ones.

The nuclear microsatellites consisted in four primers: catXIITcC6, catXITcD12, catXITgD4 and catXITcE11 developed by Chaib *et al.* 2006 on *Cedrus* species.

The chloroplast microsatellites consisted in three primers: Pt15169, Pt63718, and Pt71936 developed by Vendramin *et al.* 1996 on *Pinus thurrenbergii*.

In order to allow a simultaneous amplification of material PCR multiplex were constituted as following: a PCR multiplex was constituted for the three chloroplast primers, and two PCR multiplex were constituted for the nuclear pairs of primers: one for catXIITcC6 and catXITgD4 and the other for catXITcD12 and catXITcE11.

PCR amplifications were performed using an MJ Research PTC-100 thermocycler with the following program: 15 min at 95°C, followed by 35 cycles of 30'' at 94°C, 1'30'' at 57°C; 1'30'' at 72°C) followed by a single cycle of 30' at 60°C.

### 2-2-3- Sequencing and gel revelation

Sequencing was performed on a polyacrylamid gel run on an automatic sequencer Li-Cor Long Readir 4200 allowing gel reading at 700 and 800nm. An individual of the species previously genotyped by the same markers as well as a size marker were loaded with the samples.

Data provided by sequencing was collected on the genetic software SAGA<sup>GT</sup>.

### 2-2-4- Calculation of genetic parameters

Some individuals did not amplify for a given primer. In the case of chloroplast microsatellites we calculated genetic parameters only on individuals which showed amplification for the three primers in order to accurately assign haplotypes for each individual. Therefore, individuals which amplified for less than three primers were discarded. The total number of individuals concerned by genetic analyzes is 105.

In the case of nuclear microsatellites, we only discarded individuals which did not amplify for all primers, while we kept those which amplified partially. The total number of individuals is then 107.

Before performing genetic analyzes we partitioned the sample of trees into 5 classes of circumference considered as 5 subpopulations, the number of individuals per subpopulation being >15(see table 1 below).

Table1: Distribution of individuals for circumference

Class of circumference	Number of individuals for cpSSR	Number of individuals for nSSR
≤100	16	19
]100 -250]	20	20
]250 350]	28	28
]350-450]	24	24
>450	17	16
Total	105	107

Genetic parameters were calculated on the GenAEx.6 software (Peakall and Smouse 2006).

Mean genetic parameters were expressed at population and subpopulation levels for both markers (cpSSR and nSSR). Consideration of subpopulations allowed comparison of diversity levels on older vs younger trees.

Consideration of both cpSSR and nSSR markers on a same sample allowed comparison of diversity brought by pollen and seeds dispersal.

For chloroplast microsatellites we calculated, the average number of alleles per loci, the effective number of alleles per loci (**Ne**), total number of alleles across loci, allelic frequency by loci, the expected heterozygosity, haploid diversity by loci and across loci.

Alleles at all loci were jointly considered in order to determine haplotypes of individuals and to calculate haplotype diversity.

For nuclear microsatellites, we calculated allelic frequencies, average number of alleles per locus, effective number of alleles, expected and observed heterozygosity, fixation index (Fis) and tested for departure from Hardy-Weinberg equilibrium.

For both markers, we calculated genetic (GD) and geographic distances (GGD) and tested for significance of spatial structure using Mantel test.

The percentage of molecular variance between and within subpopulations of trees was obtained using AMOVA test.

## 2-Results

### 2-1- Chloroplast simple sequence repeat (cpSSR) gene diversity

#### a- Parameters of genetic diversity

The three pairs of primers (Pt63718, Pt15169, and Pt71936) amplified consistently. We found 4 alleles for the locus Pt15169 and 5 alleles for each of the locus Pt63718 and Pt71936, totalizing 14 alleles and providing an average number of alleles per locus “**Na**” of 4.667 and an effective number of alleles “**Ne**” of 3.411.

Haplotype diversity **h** reached values of 0.671; 0.693 and 0.746 respectively for the locus Pt63718, Pt15169, and Pt71936. The mean haplotype diversity **H** for the population across all loci averaged 0.703 (see table 2).

Table 2: Values of genetic parameters for chloroplast microsatellites.

Locus	N	Na	Ne	h
Pt15169	105	4	3,259	0,693
Pt63718	105	5	3,038	0.671
Pt71936	105	5	3,936	0.746
Mean values across all loci		<b>4,667</b>	<b>3,411</b>	<b>H = 0.703</b>

**Notes:** N = number of individuals, **Na** = number of alleles, **Ne** = effective number of alleles, **h** = haploid diversity, **H** = mean haploid diversity.

#### b- Haplotype diversity

Across the 105 individuals which amplified consistently for the primers we observed a total of 41 haplotypes of which 19 specific one. Individuals with a specific haplotype may therefore be identified.

We found a mean haplotype diversity of 0.918 with a range per subpopulation between 0.905 and 0.927, indicating a similar level of diversity across subpopulations of different classes of circumference.

Table 3: Values of haplotype diversity across subpopulations of trees.

Pop	N	Na	h
pop1	16	13	0,914
pop2	20	13	0,905
pop3	28	17	0,923
pop4	24	15	0,920
pop5	17	15	0,927

### 2-2-Nuclear simple sequence repeats (nSSR) gene diversity

The four pairs of primers (catXIITcC6, catXITcD12, catXITgD4 and catXITcE11) amplified consistently. At the population level, we recorded a total of 32 alleles across all loci with an average number of alleles “**Na**” of 13.5.

Alleles were distributed as following: 22, 21, 6 and 5 respectively for locus catXIITcC6, catXITcD12, catXITgD4 and catXITcE11 respectively. The effective number of alleles “**Ne**” was equal to 7.038; 10.463; 2.264 and 2.240 respectively for loci catXIITcC6, catXITcD12, catXITgD4 and catXITcE11. Value of **Ne** across all loci averaged 5.501.

The greatest polymorphism was detected in loci catXIITcC6 and catXITcD12, while the least polymorphism was detected in the two remaining loci catXITgD4 and catXITcE11.

The most frequent allele corresponded to 290 bp for the locus catXIITcC6; to 259bp (closely followed by 283bp) for the locus catXITcD12; to 186bp for the locus catXITgD4 and to 196bp for the locus catXITcE11. The percentage of polymorphic loci (**%P**) reached 100%.

Observed heterozygosity “**Ho**” reached values of 0.868; 0.851; 0.543 and 0.462 respectively for catXIITcC6, catXITcD12, catXITgD4 and catXITcE11. The expected heterozygosity “**He**” reached 0.858, 0.904, 0.558 and 0.544 for the same loci respectively. The mean heterozygosity “**He**” across all loci (i.e. at the population level) averaged 0.719.

Values of fixation index **Fis** were positive for loci catXITcD12 (0.050), catXITgD4 (0.033) and catXITcE11 (0.175), and negative for catXIITcC6 (-0.012). Significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium was detected for loci catXITgD4 indicating a non random mating at this loci.

Table 4: Values of genetic parameters for nuclear microsatellites

Locus	N	Na	Ne	I	Ho	He	F	HWE
catXIITcC6	106	22	7.038	2.395	0.868	0.858	-0,012	0.080ns
catXITcD12	101	21	10.463	2.584	0.851	0.904	0,059	0.854ns
catXITgD4	105	6	2.264	1,039	0.543	0.558	0,028	0.001**
catXITcE11	106	5	2.240	0,948	0.462	0.554	0,165	0.519ns
Mean values across all loci		<b>13.5</b>	<b>5.501</b>	<b>1.742</b>		<b>0.719</b>	<b>0.060</b>	

Notes: **N** = number of individuals, **Na** = number of alleles, **Ne** = effective number of alleles, **I** = Information index, **Ho** = Observed Heterozygosity, **He** = Expected Heterozygosity, **F** = Fixation Index. **HWE** = Probability of departure from HWE equilibrium, **ns** = not significant, **\*\* P** <0.01.

The table below indicate comparable levels of diversity across population (values ranging from 0,685 to 0,710). This is in agreement with data provided by chloroplast microsatellites.

Table 5: Mean allelic patterns across subpopulations of trees for nuclear microsatellites.

Population	pop1	pop2	pop3	pop4	pop5
<b>Na</b>	8,000	8,500	10,750	9,000	8,250
<b>Ne</b>	4,206	4,466	5,949	4,775	4,722
<b>He</b>	0,705	0,685	0,710	0,697	0,705

### 2-3- Genetic vs geographic distance between individuals

Mantel test indicated that genetic and geographic distances between individuals are not significantly correlated. This implies that individuals are distributed in space independently of their genotypes. Individuals spatially close are not necessarily close genetically.

### 2-4- Inter-populations genetic structure

The AMOVA applied to both chloroplast and nuclear microsatellites markers indicated that most of variation resides within subpopulations of trees. Indeed, for both markers, 99% of molecular variance resides within subpopulations of trees, indicating more genetic variation among individuals within a class of circumference rather than between classes.

### 3-Discussion

Our sample of trees included a total of 105 to 107 individuals. The oldest tree sampled has a circumference of 717cm and the youngest one a circumference of 54 cm. Results indicate a high level of genetic diversity both with chloroplast and nuclear microsatellites. We found 100% of polymorphic loci and an average number of 4.66 alleles with cpSSR and 13.5 with nSSR.

Chloroplast microsatellites revealed a total of 41 haplotypes of which 19 specific ones. Individuals with specific haplotypes may therefore be genetically identified.

Value of haplotype diversity ( $H_e = 0.918$ ) obtained in the present study at a level of a short transect within a *Cedrus atlantica* forest, is nearly as high as that reported by Terrab *et al.* (2006) on *Cedrus atlantica* in Morocco on a larger area of investigation ( $H_e = 0.95$ ).

Accordingly, Terrab *et al.* (2008) using AFLP markers on Moroccan and some Algerian *Cedrus atlantica* populations detected high levels of within-population genetic diversity despite the small sample number of trees sampled per population (e.g. 24 to 27 trees sampled in the 3 Algerian populations).

The high within-population genetic diversity observed on *Cedrus atlantica* is in agreement with authors findings. Forest trees are generally highly genetically diverse and characterized by high levels of genetic diversity within populations and comparatively little genetic diversity between them (Loveless and Hamrick, 1984; Merzeau *et al.* 1994; Leonardi and Menozzi 1996; Takahashi *et al.* 2000; Mariette *et al.* 2002 in Jump and Panuelas, 2007).

The present data did not detect significant correlation between geographic and genetic distance of individuals, suggesting no spatial genetic structure within the sampled stand which means a random distribution of genotypes: an individual of a given genotype is not surrounded by genetically related individuals within a short distance. For example, individuals found to be very close spatially (i.e. distant by less than 1m) are not necessarily close genetically. This in agreement with author's findings on conifer species reported in Huertz *et al.* (2003) indicating that wide-ranging dispersal of both pollen and seed of such species prevent from genetic structure establishment.

High gene flow within populations and the longevity of individual trees may result in many forest tree species exhibiting low levels of spatial genetic structure "SGS" (Leonardi & Menozzi 1996; Streiff *et al.* 1998 in Jump and Panuelas, 2007). Jump and Panuelas (2007) reviewed findings on wind-pollinated forest tree species such as the common ash (*Fraxinus excelsior*); the oaks (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) and the beeches (*Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*) indicating that significant SGS is rarely detectable beyond approximately 30-40 m. But according to these authors, detection of "SGS" in *Fagus sylvatica* is heavily dependant on both the choice of markers and the strategy used to sample the population. According to Walter and Epperson (2004), the choice of markers may influence estimates of spatial genetic structure.

On *Picea sicthensis*, Gapare and Aitken (2005) linked the absence of spatial genetic structure in the core populations of this species to the high density of reproductive trees, leading to highly overlapping seed shadows.

Genetic diversity across subpopulations of trees ranged from 0,685 to 0,710 for nSSR and from 0.905 for 0.927 for cpSSR indicating comparable levels of gene flow via seed and pollen dispersal. The investigated *Cedrus atlantica* forest corresponds to a mature stand comprising both very old trees of more than 450cm in circumference and very young ones of less than 100cm in circumference where gene flow through pollen and seed dispersal does not seem to be limited suggesting a population at equilibrium. The investigated stand is a part of the core *Cedrus* range in that forest.

The results discussed here are those of a first interpretation of the genetic data analysis, once complemented by additional genetic calculations on genetic softwares complementary to the one presently used (i.e. Genalex06), they might be helpful decision support tools in management and conservation of *Cedrus atlantica* stands of similar structural and environmental conditions.

Investigating within-population structure can provide information needed to select natural populations or individuals within them for conservation or as candidates for breeding programs. Family structure should also be taken into account in order to maximize diversity in a conservation sample of fixed size, and to avoid making erroneous estimates of population diversity (Epperson 1989 in Gapare and Aitken, 2005). Information on genetic processes in natural populations derived from

knowledge of within-population genetic structure can inform the spatial scale for optimal sampling of genotypes for *ex situ* gene conservation (Gapare and Aitken, 2005). It may also provide an insight into the consequences of some forest management practices such as logging (Oddou-Muratorio *et al.* 2006 on *Sorbus torminalis*, Walter and Epperson, 2004, Marquardt and Epperson, 2004 on *Pinus strobus*).

#### References:

1. **Chaib, J.; Danan, B.; Jouaud, B.; Hagen, S.; Lefèvre, F. and Fady, B. 2006.** Identification and characterization of nuclear microsatellites in Mediterranean cedars (*Cedrus* sp). *Molecular Ecology Notes* 6, 840-842.
2. **Bou Dagher-Kharrat, M. ; Mariette S. ; Lefèvre F. ; Fady B. ; Grenier- de March G. ; Plomion C. and Savoure A. 2007.** Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics & Genomes* 3: 275-285.
3. **Dutech, C.; Sork, V. L.; Irwin, A. J.; Smouse, P. E. and Davis, F. W. 2005.** Gene flow and fine-scale genetic structure in a wind-pollinated tree species, *Quercus lobata* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 92(2): 252–261.
4. **Epperson, B. K. and Chung, M.G. 2001.** Spatial genetic structure of allozyme polymorphisms within populations of *Pinus strobus* (Pinaceae). *Amer. J. Bot.* 88(6): 1006–1010.
5. **Fady, B., Bariteau M., Fallour, D., Giroud, E. and Lefèvre, F. 2000.** Isozyme gene markers and taxonomy of Mediterranean *Cedrus* species. *In* Proceedings of the final conference of the European union joint Research project fair CT 95 – 0097 Mytilene: 21- 26.
6. **Fady, B.; Lefèvre F.; Reynaud M., Vendramin, G.G.; Bou Dagher-Kharrat, M.; Anzidei, M.; Pastorelli, R.; Savouré, A. and 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.
7. **Fallour, D.; Fady, B. and Lefèvre, F. 2001.** Evidence of segregation patterns within a *Cedrus* population. *The Journal of Heredity.* 92(3): 260 – 266.
8. **Gapare, W. J. and Aitken, S. N. 2005.** Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis*(Bong.) Carr.]. *Molecular Ecology* 14, 2659–2667.
9. **Jones, T. H.; Vaillancourt, R. E. and Potts, B. M. 2007.** Detection and visualization of spatial genetic structure in continuous *Eucalyptus globulus* forest. *Molecular Ecology* 16, 697–707.
10. **Jump, A. S. and Peñuelas, J. 2007.** Extensive spatial genetic structure revealed by AFLP but not SSR molecular markers in the wind-pollinated tree, *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology* 16, 925-936.
11. **Marquardt, P.E. and Epperson, B.K. 2004.** Spatial and population genetic structure of microsatellites in white pine. *Molecular Ecology* (2004) 13, 3305–3315.
12. **Mitton, J.B.; Sturgeon, K.B. and Davis, M.L. 1980.** Genetic differentiation in ponderosa pine along a steep elevational transect. *Silvae Genetica* 29, (3 – 4): 100 – 103.
13. **Ledig, F. T.; Hodgskiss, P. D.; and Johnson D. R. 2005.** Genic diversity, genetic structure, and mating system of Brewer spruce (PINACEAE), a relict of the arcto-tertiary forest. *American Journal of Botany* 92(12): 1975–1986.
14. **Lefèvre, F.; Fady, B; Fallour-Rubio, D.; Ghosn, D. and Bariteau, M. 2004.** Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. *Heredity* 93, 542–550.
15. **Oddou-Muratorio, S. Demesure-Musch, B. and Pelissier, R. and Gouyon, P.H. 2004.** Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. *Molecular Ecology* 13, 3689-3702.
16. **Oddou-Muratorio, S. ; Klein, E. K. ; Demesure-Musch, B. and Austerlitz, F. 2006.** Real-time patterns of pollen flow in the wild-service tree, *Sorbus torminalis* (Rosaceae). III. Mating patterns and the ecological maternal neighbourhood. *American Journal of Botany* 93(11): 1650–1659.
17. **Peakall, R. and Smouse, P. E. 2006.** GENALEX6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288–295.

18. Qiao, C. A.; Ran, J.-H. ; Li, Y. and Wang, X.-Q. 2007. Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany* 100: 573-580.
19. Renau-Morata, B.; Nebauer, S.G.; Sales, E., Allainguillaume, J.; Caligari, P. and Segura, J. 2005. Genetic diversity and structure of natural and managed populations of *Cedrus atlantica* (Pinaceae) assessed using random amplified polymorphic DNA. *American Journal of Botany* 92(5): 875 – 884.
20. Scaltsoyiannes, A. 1999. Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genetica*, 48, 2: 61 – 68.
21. Panetsos, K.P.; Christou, A. and Scaltsoyiannes, A. 1992. First analysis on allozyme variation in Cedar species (*Cedrus* sp.) *Silvae Genetica* 41, 6: pp. : 339-342.
22. Shea, K.L. and Furnier, G.R. 2002. Genetic variation and population structure in central and isolated populations of balsam fir *Abies balsamea* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 89(5): 783-791.
23. Takahashi, M.; Tomaru, N.; Ubukata, M. and Koono, K. 2002. Genetic structure in the northernmost marginal population of Japanese Beech (*Fagus crenata* BLUME): Influence of the founding event on genetic structure. *Silvae Genetica* 51, (5 - 6): 219 - 225.
24. Terrab, A.; Paun, O.; Talavera, S.; Tremetsberger, K.; Arista, M. and Stuessy, T. F. 2006. Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan cedar (*Cedrus atlantica*; Pinaceae) determined with cpSSR markers. *American Journal of Botany*. 93 (9): 1274 - 1280.
25. Terrab, A.; Hampe, A.; Lepais, O. Talavera, S.; Vela, E.; and Stuessy, T.F. 2008. Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. *American Journal of Botany* 95(10): 1262–1269.
26. Vendramin, G.G.; Lelli, L.; Rossi, P. and Morgante, M. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Molecular Ecology*, 5(4), 595-598.
27. Walter, R. and Epperson, B.K. 2004. Microsatellite analysis of spatial structure among seedlings in populations of *Pinus strobus* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 91(4): 549–557.

# Conclusion

## Conclusion et perspectives

### a- Récapitulatifs des principaux résultats obtenus

#### - Phénologie de la floraison mâle et femelle

S'agissant du déroulement global des différentes phases nous avons relevé une concordance avec les descriptions faites par Toth (1978) sur le cèdre en France. En revanche, en fonction de l'année, les phases successives peuvent être relativement avancées ou retardées.

La durée de disponibilité du pollen dans les chatons s'encarte dans le délai plus large de réceptivité morphologique des inflorescences femelles au pollen. Ainsi, l'arbre ne pratiquerait pas la dichogamie susceptible de lui éviter les risques d'autogamie.

Il existe à l'échelle d'une parcelle de l'ordre de plusieurs centaines de mètres carrés, une période de disponibilité maximale du pollen appelée « pic de pollinisation » d'où sont exclus les arbres les plus précoces et les retardataires. Toutefois, la majorité des arbres a tendance à adopter un comportement intermédiaire. C'est ce pic de pollinisation qui est susceptible de générer un nuage pollinique diversifié et qui aura pour corollaire une bonne qualité de la graine.

Si au niveau du déroulement de la floraison, l'arbre n'éviterait pas les risques d'autogamie, en revanche, il compenserait cette défaillance en décalant d'une année à l'autre sa contribution, qui tantôt est en faveur de la fonction mâle tantôt en faveur de la fonction femelle. Ainsi, la répartition des chatons sur le houppier est très variable selon les arbres, comportant des extrêmes où l'arbre ne produit une année donnée aucun chaton et une production occupant l'ensemble du houppier, avec des intermédiaires représentés par des chatons sur la moitié supérieure ou inférieure du houppier, ou une branche d'orientation donnée.

Un examen plus approfondi du déroulement de la floraison femelle et mâle en automne 2008 a révélé l'existence, au sein d'un même arbre, d'un décalage d'une semaine entre inflorescences femelles au niveau des branches inférieures accessibles à l'observation depuis le sol. Ce décalage pourrait être interprété comme une stratégie pour l'arbre de multiplier ses possibilités de synchronisation avec les donneurs potentiels de pollen.

Le suivi de l'accroissement en longueur des chatons mâles sur une période de 45 jours sur un lot de 10 arbres, a révélé la réalisation de l'accroissement de façon synchrone chez tous les arbres, avec une concordance du classement de ces derniers au début et à la fin du processus d'accroissement des chatons. Toutefois, les arbres ont alloué des longueurs finales différentes à leurs chatons. La fin de l'élongation a précédé d'environ une semaine le début de libération du pollen. Ce délai peut être considéré comme le temps mis par les chatons pour acquérir une maturité physiologique à la suite de leur maturité morphologique.

#### - Importance des contributions mâles et femelles

Le comptage pluri - annuel de la production de cônes femelles et de chatons mâles, a donné lieu à une analyse de l'effet « station » ; « arbre » et « année » sur l'importance des ces contributions qui a révélé un effet « année » et « arbre » significatifs. L'effet année se soldant par l'existence d'un phénomène d'alternance pour les deux fonctions. L'effet arbre s'est traduit par des variations inter - arbres significatives. Malgré la monoïcie de l'espèce, nous avons retrouvé chez certains sujets une dioïcie fonctionnelle avec une production préférentiellement mâle ou femelle. Par ailleurs, les productions mâles et femelles ne sont pas antagonistes à l'échelle d'un même arbre (i.e. la capacité germinative du pollen n'est pas antagoniste de la capacité germinative de la graine). Ainsi, un arbre peut aussi bien produire du pollen de bonne qualité (ayant une bonne capacité germinative) que des graines en nombre élevé et ayant une bonne capacité de germination.

#### - Niveau de variation intra-population de la morphologie de la graine

Ce volet a révélé à l'échelle de stations occupant l'horizon inférieur et supérieur de l'espèce au niveau de cette forêt, horizons distants de près de 3km linéaires, l'existence d'une mosaïque de variation pour les caractères mesurés. Ainsi, aussi bien les arbres ayant colonisé la pelouse située en bordure du « manteau » forestier à 1720m d'altitude que ceux ayant colonisé l'espace libre au niveau de l'horizon inférieur vers 1300 - 1420m peuvent être rangés dans un même groupe pour les valeurs de tels caractères. L'analyse en composantes principales a permis une ségrégation des individus pour les caractères en question indépendamment de leur répartition spatiale : Ainsi, des gammes élevées,

moyennes et faibles de valeurs par arbre des caractères sont retrouvées au sein de chaque station. Ce résultat tend à montrer le maintien d'une mosaïque de variation en différents points de la cédraie. Une composante importante conditionnant la capacité de dispersion de la graine à une certaine distance de l'arbre mère et représentée ici par le ratio « poids de la graine sur la surface de l'aile » ne s'est pas révélée propre à une station donnée par rapport à une autre. Ainsi, parmi les arbres de la marge inférieure, nous avons répertorié des individus ayant des valeurs faibles, comme des individus ayant des valeurs moyennes ou fortes de ce caractère.

D'un point de vue niveau d'écart inter - arbres des caractères, les écarts pour le poids du cône sont plus importants que pour sa longueur, de même, les écarts inter-arbres pour le poids des graines sont plus élevés que pour la largeur des graines.

D'un autre côté, les caractères sont liés entre eux par une relation allométrique avec des corrélations positives et significatives quelque soit le niveau auquel elles sont envisagées (à l'échelle de la graine, du cône ou de l'arbre). Les dimensions des graines et des ailes sont proportionnelles à celle du cône qui les contient, excepté la forme de l'aile appréciée par le ratio « longueur/largeur de l'aile, qui s'est révélée indépendante de la dimension du cône.

#### **- Efficience de la production de graines à l'échelle du cône (« seed efficiency »)**

Ce volet a quantifié le nombre total de graines par cône, et la proportion de « graines » vaines de différentes catégories. Les facteurs pris en compte sont la station, l'arbre et l'année, dans certains cas.

Les résultats indiquent que la perte la plus importante de bonnes graines est due à l'existence de graines vaines dites aplaties (qui occasionnent jusqu'à 80% de pertes certaines années de mauvaise production grainière et 20% en année de bonne production grainière), tandis que la perte de graines due aux graines de dimension normale mais vides est relativement négligeable de l'ordre 10-15%. Les pertes dues à l'insecte séminiphage « *Megastigmus pinsapinis* » sont pour leur part les plus négligeables. Quant à l'existence d'une proportion d'appendices lignifiés avec des ailes de dimensions plus au moins petites retrouvés aux extrémités du cône, nous pensons qu'elle serait le résultat d'une contrainte d'espace à l'intérieur du cône. Les écailles des extrémités seraient dévolues à la protection du cône plutôt qu'à la production grainière.

En l'absence d'études anatomiques portant sur la dissection des cônes au cours de leur développement, appuyées par des pollinisations contrôlées, nous n'avons pu qu'émettre des hypothèses quant à la cause de la formation des graines vaines de type aplati et celles de taille normale mais vides. Les hypothèses se sont appuyées sur des travaux similaires sur de nombreuses espèces de conifères.

Nos résultats indiquent que le fait que des arbres se soient installés en dehors de la cédraie ne limite pas leur efficience de la production de graines. En revanche, nous pensons que le microrelief engendré par la topographie et les différentes orientations pourrait être à l'origine d'une faible efficience de la production de graines dans certains cas. Nous pensons qu'il existerait au sein de la cédraie des directions privilégiées de nuages polliniques dont ne profiteraient pas pleinement certains individus au niveau de certaines microstations.

#### **- Structure génétique spatiale**

Les résultats de l'analyse génétique à l'aide de microsatellites nucléaires et chloroplastiques indiquent une diversité intra- population élevée. Le pourcentage de loci polymorphes est de 100% pour les deux marqueurs.

Pour les microsatellites chloroplastiques, 41 haplotypes ont été retrouvés à l'échelle des 105 arbres analysés au sein du transect parmi lesquels 19 haplotypes spécifiques à des individus particuliers qui peuvent ainsi être identifiés génétiquement. Le reste des haplotypes est réparti entre groupes d'individus d'effectifs variables.

Dans le périmètre prospecté, les niveaux de diversité véhiculés par le flux de pollen et de graines sont élevés. De plus, il y a un niveau de diversité comparable entre classes de circonférences, ce qui suggère une population à l'équilibre.

L'ensemble des résultats aussi bien ceux traitant de l'organisation reproductive du cèdre que de sa structure génétique intra-population concordent et indiquent le maintien d'une diversité élevée à l'intérieur de la cédraie. Cette diversité est celle d'une population à large effectif et en situation d'équilibre écologique avec le milieu, sachant que le cèdre de l'Atlas en Algérie existe aussi dans les franges méridionales des massifs des Aurès soumises, pour leur part, à d'autres conditions écologiques que celles des cédraies de l'Atlas tellien dont fait partie celle ayant fait l'objet de notre étude.

Ce travail vient combler un certain nombre de lacunes sur l'organisation reproductive de l'espèce à travers un ensemble de volets complémentaires les uns des autres. Les résultats de ce travail nous renseignent d'avantage sur le fonctionnement et la dynamique reproductive de l'espèce et sur le niveau de variation intra-population de certains paramètres de la reproduction qui ont un rôle déterminant dans la régénération de l'espèce et le maintien de sa diversité.

Sur le plan génétique, notre étude intra-population sur des individus échantillonnés au sein d'un transect est le premier travail mené sur la structure génétique intra-population de l'espèce dans son aire d'origine alors qu'une étude génétique sur l'effet fondateur du cèdre de l'Atlas a été menée en France et que de nombreux travaux portant sur la diversité inter - populations ont été envisagés à l'échelle de l'espèce et du genre.

Un des autres intérêts de ce travail réside dans le fait que les différents volets abordés ont pu être quantifiés statistiquement puisque s'adressant à des arbres bien identifiés au lieu d'une simple description globale sans distinction d'individus. Ainsi, un même arbre a été l'objet d'un ensemble de mesures et ce sur plusieurs sessions reproductives ce qui a permis d'un côté, d'établir des corrélations entre paramètres et d'un autre côté, d'analyser l'effet de l'année sur de tels paramètres. Il faut toutefois signaler que des contraintes d'accès nous ont amenés bien des fois à travailler sur un nouveau lot d'individus ce qui dans un sens nous a fait perdre une partie de l'information à caractère pluri-annuel.

Plusieurs des volets abordés ont fait l'objet d'évaluations pluriannuelles ce qui offre l'avantage de tester la relative stabilité des phénomènes observés et des mesures obtenues.

#### **b- Recommandations et perspectives**

En perspective, nous suggérons de compléter les travaux actuels en les transposant à des cédraies appartenant à d'autres milieux écologiques notamment, les cédraies de l'Atlas saharien. L'étude de la structure génétique au niveau d'une cédraie méridionale de l'Atlas saharien permettra de savoir si les aires protégées actuelles captent toute la variation existante au sein des cédraies ou s'il faut au contraire englober d'autres cédraies dans les périmètres protégés.

Nous suggérons aussi l'approfondissement, au sein de la même cédraie, de certains volets en rapport avec le succès reproductif de l'espèce par un suivi régulier du développement des cônes sur le terrain, complété par des pollinisations contrôlées et des observations anatomiques du contenu des cônes disséqués. Un suivi de la densité des semis et de leur taux de survie autour des arbres reconnus bons reproducteurs, permettra de mieux cerner la dynamique de régénération du cèdre sujette à une certaine pression anthropozoogène mais aussi aux aléas climatiques.

La possibilité de disposer de capteurs de température et d'humidité et d'appareils indiquant la direction des vents et leurs intensités permettra de mieux cerner l'influence de ces facteurs climatiques sur le processus de reproduction notamment la régulation des rythmes de démarrage des différentes phénophases végétatives et reproductives ; sur le phénomène d'alternance des productions mâles et femelles et la vitesse de l'air et la suspension du pollen dans l'air sachant que l'humidité atmosphérique peut limiter cette suspension et réduire de ce fait l'efficacité d'une bonne production pollinique et d'une bonne synchronisation inter-arbres donneurs et receveurs potentiels du pollen. Le parasitisme des chatons est un facteur biotique à prendre en compte dans l'évaluation de l'efficacité de la fonction de reproduction mâle.

L'existence d'une dioicie de fonction devrait être prise en compte lors du prélèvement du matériel biologique pour le reboisement, ou la restauration de périmètres de la cédraie, où contrairement au procédé classique consistant à identifier les seuls sujets phénotypiquement bons semenciers, il faudrait aussi trouver des individus susceptibles d'assurer une bonne production pollinique et qui ne soient pas isolés phénologiquement des autres.

Enfin, nous pensons qu'il serait intéressant, à condition de disposer de données climatiques à l'échelle locale (i.e. dans le périmètre de la cédraie), de réunir l'ensemble des données relatives à l'organisation reproductive d'arbres identifiés en vue de modéliser les phénomènes observés. Par exemple, l'efficacité de la fonction mâle d'un arbre met en jeu l'importance de sa production et sa variation inter-annuelle, son degré de synchronisation avec des arbres receveurs potentiels du pollen, la capacité de son pollen à féconder les ovules, l'influence des facteurs météorologiques (pluies/sécheresse ou présence/absence du vent) sur la suspension du pollen dans l'air ; l'importance et la fréquence d'infestation des chatons par les insectes qui a pour corollaire la réduction de sa qualité ; etc.

Pour ce qui est de la gestion des cèdres installés sur des périmètres de type privé, comme c'est le cas, au village des Ait-ouabanes, des cèdres qui descendent à l'état d'individus isolés jusque vers 1000m en exposition nord et dont les villageois souhaitent la coupe, nous pensons que les gestionnaires du Parc National du Djurdjura peuvent accéder à leur souhait car leur coupe ne diminuerait pas le niveau de variation global de la grande masse de la cédraie.

# Bibliographie

## Références citées en introduction générale

1. **Bariteau, M. et Ferrandes, P.** 1990. L'amélioration des cèdres en France. *In* actes du Symposium International sur le cèdre. Antalya, Turquie. p. 366 - 379.
2. **Derridj, A.** 1990. Etude des populations de *Cedrus atlantica* M. en Algérie. Thèse Doc. U.P.S. Toulouse. 288 p.
3. **Gorchov, D. L.** 1988: Effects of pollen and resources on seed number and other fitness components in *Amelanchier arborea* (Rosaceae: Maloideae). *Amer. J. Bot.* 1275- 1285.
4. **Illoul, M. ; Derridj, A. et Moualek, O.** 2004. Production grainière et germination des graines de différentes provenances algériennes du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.). *Naturalia Maroccana*. Volume 2 (1-2), pp: 269-277.
5. **Linhart, Y.B. ; Mitton, J.B. ; Sturgeon, K.B. and Davis, M.L.** 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Hereditas*, 46 (3): 407- 426.
6. **Lloyd, D.G.** 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of a serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New phytol.* 86: 69 - 79.
7. **Lovett Doust, L.; Lovett Doust, J ; and Turi, K.** 1986. Fecundity and relationships in Jack-in the pulpit, *Ariseama triphyllum* (Araceae). *Amer. J. Bot.* 73 (4): 489 - 494.
8. Mione, Th. and Anderson. G. J. 1992. Pollen ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthrum*. *American Journal of Botany* 79(3): 279-287.
9. **McCarthy, B.C. and Quinn, J.A.** 1989. Within and among tree variation in flower and fruit production in two species of *Carya* (Juglandaceae). *Amer J. Bot.* Vol. (76) 7: 1015-1024.
10. **McGraw, J.B.** 1989: Effects of age on life histories and population growth of *Rhododendron maximum* shoots. *Amer. J. Bot.* (76) 1: 113-123.
11. **Mione, Th. and Anderson. G. J.** 1992. Pollen ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthrum*. *American Journal of Botany* 79(3): 279-287.
12. **Schlinschting, C.D. and Devlin, B.** 1992. Pollen and ovule affect seed production of *Lobelia cardinalis* (Lobeliaceae). *Amer. J. Bot.* 79 (8): 891- 898.
13. **Toth, J.** 1980. Le cèdre dans quelques pays du pourtour méditerranéen et dans deux autres pays à grande importance forestière. *Forêt Médit.* II (1), CTGREF, Aix en Provence.
14. **Toth, P.** 1978. Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.) dans le sud de la France. Thèse Doc. Ing. Fac. Sci. et Tch. Marseille St Jérôme. 136p.

**Annexe IIa:** Températures moyennes mensuelles enregistrées aux Aitouabanes sur 20 ans (1990-2009) et extrapolées pour Tala-guilef à différentes altitudes.

Stations	Températures	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	moyenne annuelle
Ait-Ouabane (995 m)	M	7,6	9,3	12,9	15,2	21,1	27,3	30,7	29,8	24,1	17,8	12,0	8,2	18,0
	m	4,4	5,3	8,2	10,1	14,8	20,5	23,9	23,7	19,0	14,6	8,8	5,2	13,2
	M+m/2	6,0	7,3	10,5	12,6	18,0	23,9	27,3	26,8	21,5	16,7	10,4	6,2	15,6
Tala-guilef 1300 m	M	5,5	7,2	10,8	13,1	19,0	25,2	28,6	27,6	22,0	15,7	9,9	6,1	15,9
	m	3,1	4,0	7,0	8,9	13,6	19,3	22,7	22,5	17,8	13,4	7,6	4,0	12,0
	M+m/2	4,3	5,6	8,9	11,0	16,3	22,2	25,6	25,1	19,9	14,5	8,7	5,0	13,9
Tala-guilef 1650 m	M	3,0	4,7	10,8	10,6	16,6	22,8	26,1	25,2	19,5	13,3	7,4	3,7	13,6
	m	1,8	2,7	5,6	7,5	12,2	17,9	21,3	21,1	16,4	12,0	6,2	2,6	10,6
	M+m/2	2,4	3,7	8,2	9,1	14,4	20,3	23,7	23,2	18,0	12,6	6,8	3,1	12,1
Tala-guilef 1900m	M	1,3	3,0	6,6	8,9	14,8	21,0	24,4	23,4	17,8	11,5	5,7	1,9	11,7
	m	0,8	1,7	4,6	6,5	11,2	16,9	20,3	20,1	15,4	11,0	5,2	1,6	9,6
	M+m/2	1,0	2,3	5,6	7,7	13,0	18,9	22,3	21,8	16,6	11,3	5,4	1,7	10,6

M : moyenne mensuelle des températures maximales

m : moyenne mensuelle des températures minimales

(M+m)/2 : Températures moyennes mensuelles

**Annexe IIb:** Valeurs des précipitations mensuelles extrapolées à Tala-guilef à partir des Ait-ouabanes sur 20 ans (1990-2009).

Station	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout	Sept	Oct	Nov	Déc	Total (mm)
Ait-Ouabane (995 m)	163,7	92,2	95,5	134,8	97,6	17,5	8,7	21,5	67,5	92,1	145,7	190,9	1128,3
Tala-guilef 1300 m	198,1	111,6	115,6	163,1	118,1	21,2	10,5	26,0	81,7	111,4	176,3	231,0	1372,3
Tala-guilef 1650 m	239,0	134,6	139,4	196,8	142,5	25,6	12,7	31,4	98,6	134,5	212,7	278,7	1652,3
Tala-guilef 1900m	268,5	151,2	156,6	221,1	160,1	28,7	14,3	35,3	110,7	151,0	238,9	313,1	1852,3

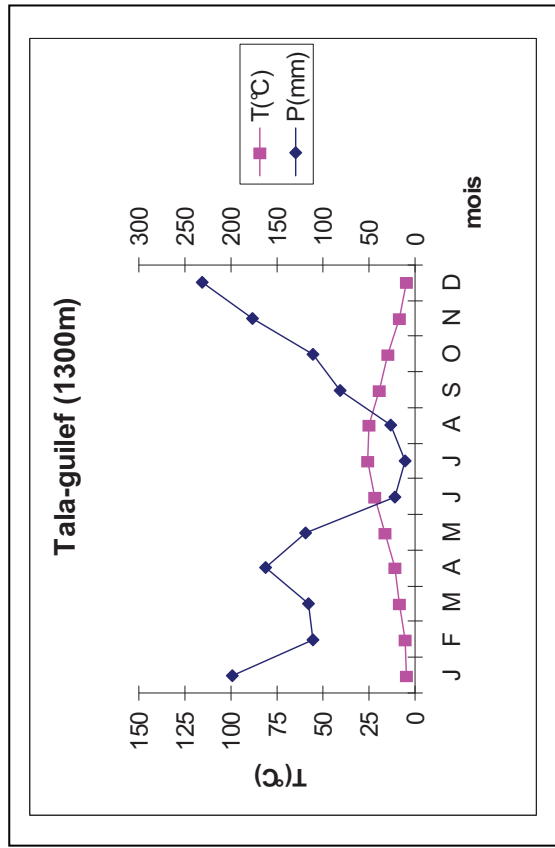
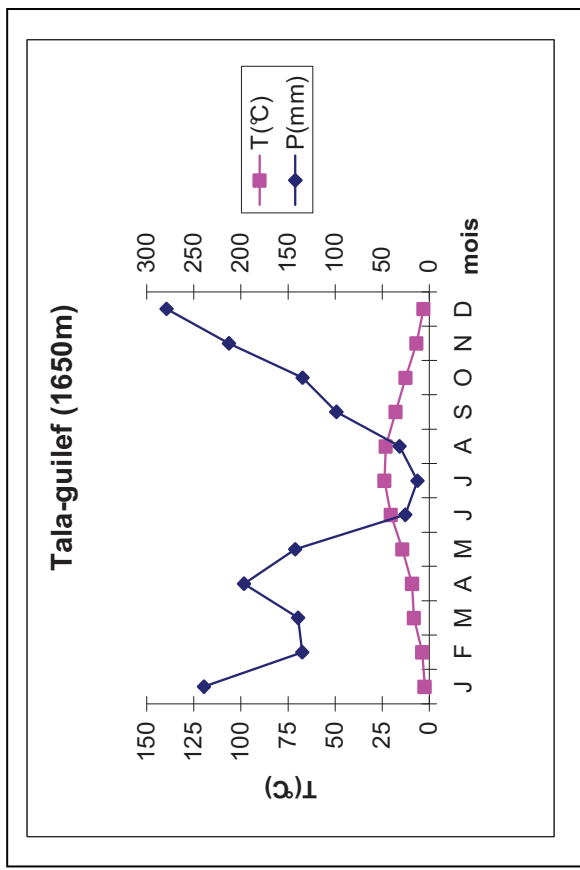
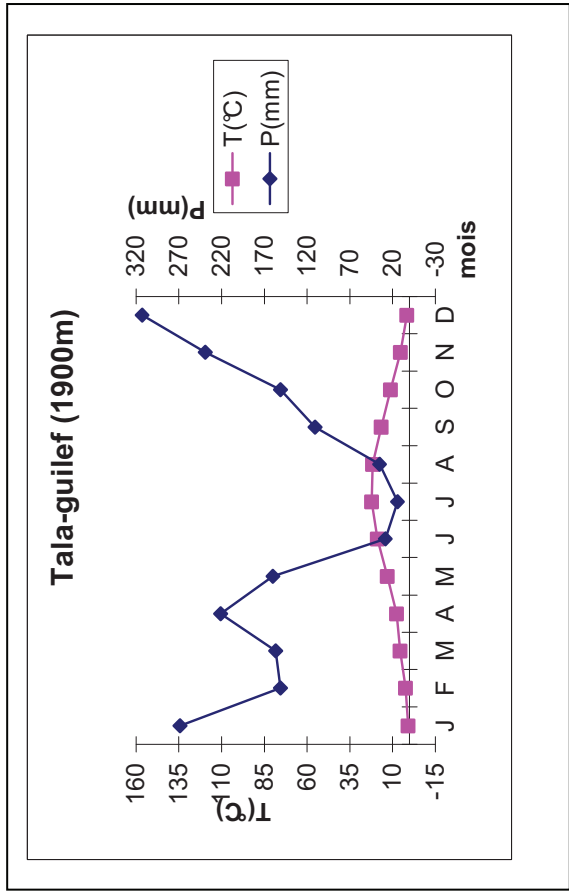
**Annexe 11c:** Régime saisonnier des précipitations à Tala-guilef sur la base des extrapolations à partir des Ait-ouabanes (période 1990-2009).

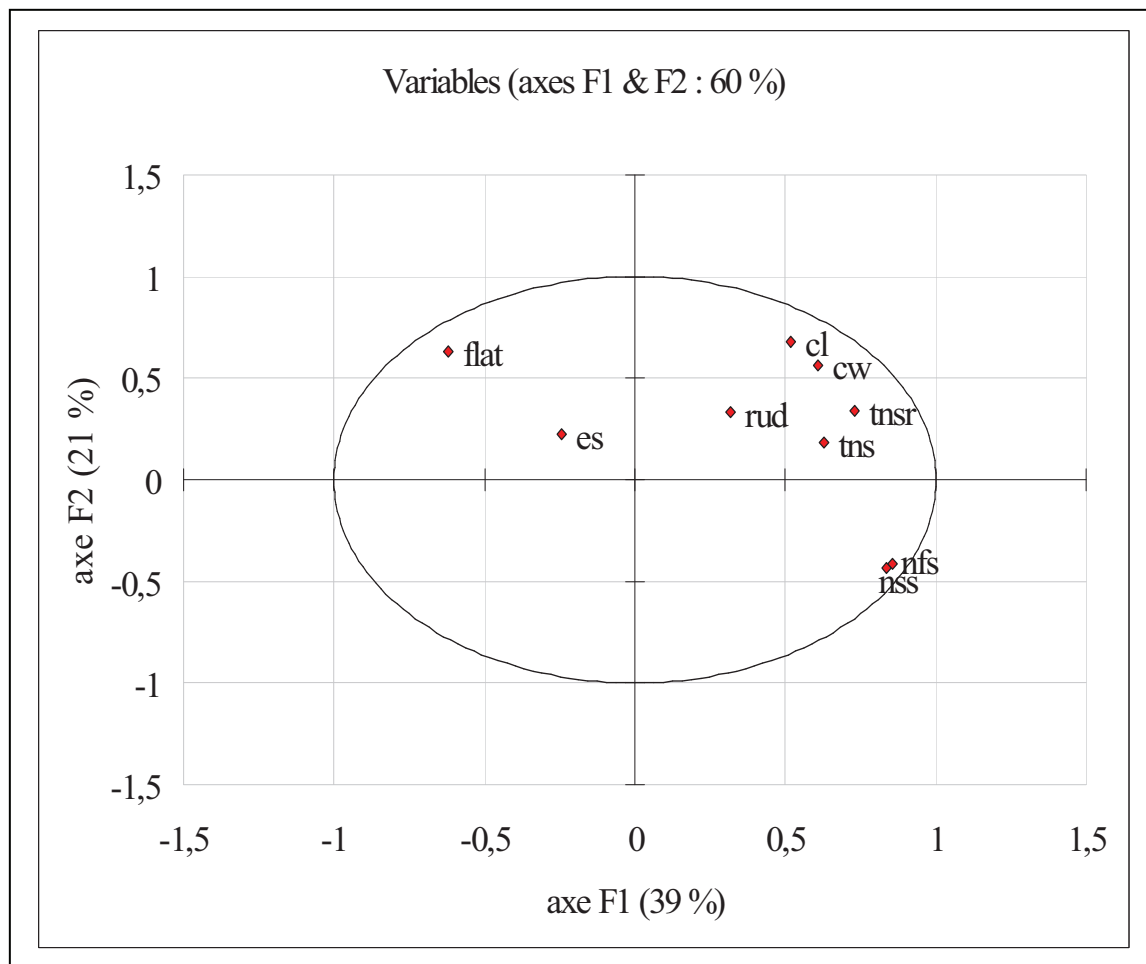
station	Hiver (D+J+F)	Printemps (M+A+M)	Automne (S+O+N)	Été (J+J+A)	Type
1300 m	180,2	132,3	123,1	19,2	HPAE
1650 m	217,4	159,6	148,6	23,2	HPAE
1900 m	244,3	179,3	166,9	26,1	HPAE

**Annexe 11d:** Valeurs du quotient pluviothermique et bioclimat correspondant pour Tala-guilef à différentes altitudes.

Station	P (mm)	M(°C)	m(°C)	Q <sub>2</sub>	Etage bioclimatique	source
Tala-guilef 1650m	1600	28,1	0,5	198,5	Perhumide frais	Derridj (1990)
Tala-guilef 1920m	1763	26,3	-0,6	225,3	Perhumide froid	
Tala-guilef 1300 m	1372,3	28,6	3,1	184,6	Perhumide tempéré	Nos calculs
Tala-guilef 1650m	1652,3	26,1	1,8	233,2	Perhumide-frais	
Tala-guilef 1900m	1852,3	24,4	0,8	269,2	Perhumide-frais	

**Annexe II e:** Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausse pour Tala-guilef (valeurs extrapolées à partir des Ait-ouabanes sur 20ans.





**Annexe IVa:** Projection of variables on the correlation circle (plan 1x2).

	cw	cl	rud	flat	nss	tns	tnsr	nfs	es
cw	1								
cl	<b>0,75</b>	1							
rud	0,18	0,17	1						
flat	-0,08	0,01	-0,15	1					
nss	<b>0,32</b>	0,18	0,05	<b>-0,78</b>	1				
tns	<b>0,39</b>	<b>0,42</b>	<b>0,72</b>	-0,23	<b>0,39</b>	1			
tnsr	<b>0,40</b>	<b>0,39</b>	-0,19	0,03	<b>0,53</b>	<b>0,48</b>	1		
nfs	<b>0,31</b>	0,12	0,07	<b>-0,72</b>	<b>0,91</b>	<b>0,38</b>	<b>0,48</b>	1	
es	0,08	0,00	-0,02	<b>0,29</b>	-0,05	<b>-0,32</b>	-0,09	-0,18	1

n= 68 trees

**Annexe IVb :** correlation matrix for seed numbers and cone size on mean values per tree (collection of 2008).



**Annexe Va:** Percent of variance explained by tree and cone-within tree for seed and wing traits in two years.

Trait	sample of 2006	sample of 2008
<b>Seed weight</b>		
tree	62.21	43.30
Cone within tree	18.70	17.95
<b>Seed length</b>		
tree	60.72	50.81
Cone within tree	17.19	13.73
<b>Seed width</b>		
tree	39.39	34.61
Cone within tree	18.05	14.64
<b>Seed thickness</b>		
tree	38.74	31.35
Cone within tree	11.10	15.11
<b>Seed volume</b>		
tree	55.20	49.40
Cone within tree	18.52	19.14
<b>Ratio “seed length to seed width”</b>		
tree	38.93	23.81
Cone within tree	04.80	08.64
<b>Wing length</b>		
tree	70.59	64.76
Cone within tree	12.83	19.32
<b>Wing width</b>		
tree	47.56	51.91
Cone within tree	19.44	14.96
<b>Wing area</b>		
tree	64.00	60.43
Cone within tree	18.43	19.41
<b>Ratio “wing length to wing width”</b>		
tree	65.00	46.34
Cone within tree	05.52	10.77
<b>Ratio “wing length to seed length”</b>		
tree	72.50	57.71
Cone within tree	08.16	15.92
<b>Ratio “seed weight to wing area”</b>		
tree	65.17	45.84
Cone within tree	8.50	11.30

**Annexe Vb:** Analysis of variance on stand effect in 2008

trait	Source of variation	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	P
swg	stand	2	62526	31263	98.393	0.000
	Residuals	2016	640560	318		
sle	stand	2	12.41	6.21	5.3267	0.004928
	Residuals	2025	2359.64	1.17		
swd	stand	2	10.55	5.27	14.828	0.000
	Residuals	2025	720.36	0.36		
sth	stand	2	4.471	2.235	15.519	0.000
	Residuals	2025	291.688	0.144		
sshp	stand	2	0.904	0.452	5.8291	0.00299
	Residuals	2025	157.043	0.078		
vol	stand	2	46138	23069	11.829	0.000
	Residuals	2025	3949248	1950		
wle	stand	2	91.5	45.7	6.038	0.00243
	Residuals	2006	15198.6	7.6		
wwd	stand	2	109.2	54.6	11.109	0.000
	Residuals	2006	9859.3	4.9		
wshp	stand	2	0.993	0.496	22.966	0.000
	Residuals	2006	43.354	0.022		
area	stand	2	572	286	0.0431 ns	0.9578
	Residuals	2006	13315697	6638		
wld	stand	2	0.5142	0.2571	79.043	0.000
	Residuals	2002	6.5115	0.0033		
wle/sle	stand	2	0.685	0.343	9.298	0.000
	Residuals	2006	73.907	0.037		

**Annexe Vc: Cosinus square of individuals on the 6 first axes**

<b>trees</b>	<b>F1</b>	<b>F2</b>	<b>F3</b>	<b>F4</b>	<b>F5</b>	<b>F6</b>	<b>Sum</b>
10al	0,70	0,03	0,06	0,07	0,03	0,07	0,96
11al	0,05	0,03	0,07	0,15	0,54	0,04	0,87
11bmf	0,83	0,07	0,04	0,01	0,01	0,03	0,98
<u>11r</u>	0,38	0,32	0,03	0,00	0,19	0,05	0,98
12bmf	0,01	0,34	0,00	0,45	0,00	0,03	0,83
13p	0,64	0,11	0,15	0,01	0,00	0,04	0,95
13r	0,49	0,09	0,02	0,10	0,01	0,26	0,97
14r	0,73	0,14	0,03	0,01	0,01	0,00	0,92
16al	0,52	0,00	0,29	0,08	0,00	0,06	0,96
20c	0,77	0,08	0,05	0,00	0,05	0,02	0,97
22c	0,66	0,00	0,19	0,07	0,04	0,01	0,97
24r	0,79	0,11	0,01	0,00	0,03	0,04	0,99
26c	0,01	0,61	0,17	0,02	0,11	0,00	0,92
28c	0,44	0,09	0,13	0,00	0,13	0,18	0,98
2al	0,75	0,00	0,12	0,04	0,01	0,07	0,99
2mf	0,76	0,02	0,05	0,07	0,06	0,03	1,00
30c	0,63	0,02	0,02	0,30	0,00	0,02	0,99
31c	0,02	0,39	0,03	0,04	0,05	0,36	0,89
32c	0,02	0,30	0,31	0,04	0,14	0,18	0,99
33abis	0,10	0,75	0,01	0,04	0,02	0,05	0,97
33al	0,08	0,09	0,44	0,29	0,00	0,01	0,91
33c	0,04	0,21	0,08	0,00	0,65	0,01	1,00
34c	0,09	0,64	0,17	0,01	0,04	0,02	0,99
35al	0,45	0,01	0,09	0,04	0,32	0,00	0,92
39al	0,94	0,02	0,01	0,00	0,01	0,01	0,99
3mf	0,66	0,01	0,03	0,25	0,01	0,02	0,97
40al	0,70	0,00	0,04	0,01	0,16	0,03	0,95
<u>41/42ab</u>	0,86	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	0,98
41/42al	0,46	0,12	0,03	0,00	0,23	0,16	0,99
47al	0,54	0,01	0,00	0,20	0,01	0,14	0,90
51/52al	0,01	0,21	0,62	0,02	0,01	0,09	0,96
53al	0,79	0,18	0,00	0,00	0,01	0,00	0,99
54al	0,38	0,54	0,03	0,00	0,00	0,02	0,98
55al	0,60	0,00	0,00	0,25	0,08	0,04	0,98
56al	0,06	0,01	0,04	0,32	0,02	0,53	0,99
57r	0,76	0,15	0,02	0,03	0,02	0,00	0,99
59al	0,77	0,20	0,01	0,02	0,00	0,00	1,00
6bmf	0,07	0,00	0,16	0,35	0,22	0,12	0,91
6bpmf	0,31	0,01	0,48	0,00	0,02	0,17	0,99
8al	0,03	0,38	0,49	0,01	0,03	0,04	0,99
9al	0,39	0,05	0,04	0,13	0,04	0,10	0,76
9bmf	0,59	0,01	0,11	0,11	0,17	0,00	1,00
9r	0,39	0,27	0,20	0,08	0,04	0,00	0,98
Ap	0,05	0,90	0,04	0,00	0,00	0,01	1,00
Bp	0,00	0,63	0,05	0,04	0,05	0,16	0,94
Cp	0,39	0,00	0,24	0,00	0,28	0,07	0,98
Cr	0,26	0,06	0,09	0,42	0,13	0,00	0,96

**Annexe Vc (suite)**

<b>trees</b>	<b>F1</b>	<b>F2</b>	<b>F3</b>	<b>F4</b>	<b>F5</b>	<b>F6</b>	<b>Sum</b>
Dp	0,13	0,32	0,11	0,14	0,01	0,24	0,95
Ep	0,30	0,61	0,07	0,01	0,00	0,01	1,00
Gpr	0,08	0,80	0,01	0,03	0,03	0,00	0,95
Gr	0,01	0,79	0,00	0,14	0,03	0,02	0,99
Hpr	0,39	0,05	0,29	0,16	0,03	0,07	0,99
Hr	0,58	0,07	0,13	0,09	0,09	0,02	0,98
Jr	0,83	0,07	0,00	0,00	0,04	0,04	0,98
Lal	0,10	0,25	0,37	0,05	0,05	0,04	0,87
Lr	0,03	0,67	0,12	0,11	0,01	0,05	0,99
Nal	0,84	0,05	0,05	0,01	0,03	0,01	0,99
Nr	0,40	0,55	0,00	0,00	0,04	0,00	0,99
pan	0,47	0,02	0,09	0,23	0,06	0,12	0,99
Pr	0,83	0,03	0,02	0,07	0,03	0,01	0,99
qal	0,61	0,24	0,03	0,05	0,01	0,01	0,94
Qr	0,04	0,14	0,43	0,06	0,00	0,13	0,81
Ral	0,12	0,58	0,02	0,18	0,03	0,06	0,98
val	0,12	0,20	0,18	0,39	0,05	0,01	0,95
wal	0,00	0,00	0,65	0,10	0,05	0,01	0,83
Xr	0,06	0,23	0,04	0,05	0,42	0,19	1,00
Yr	0,62	0,02	0,23	0,05	0,02	0,04	0,99
7bmf	0,03	0,81	0,07	0,00	0,00	0,02	0,93

## Annexe VI : Protocole d'extraction d'ADN sur des feuilles congelées

**Protocole d'extraction de L'ADN à partir de matériel végétal avec le kit d'extraction DNeasy® 96 Plant Kit de QIAGEN®)**

Préparer le tampon AP1 avant le broyage :

45 ml de tampon AP1

112.5 µl d'RNase A.

112.5 µl de réactif DN. Pipetez doucement et avec une pipette P1000 car le réactif est très épais

Chauffer le mélange à 80°C et vérifier que les tampons AP3/E et AW soient bien complétés avec de l'éthanol.

### **BROYAGE : (travailler dans la glace)**

1. Mettre 50 mg de matériel végétal (aiguilles, tégument, embryon, endosperme) dans chacun des microtubes.
2. Ajouter 1 bille de tungstène dans chacun des microtubes et les fermer avec des bouchons en barrette.
3. Plonger la boîte dans l'azote liquide 30 secondes (noter son orientation).
4. Tapoter la boîte sur la paille pour faire descendre les billes.
5. Agiter 1 min 30 à 30 pulsations par seconde (broyeur Resch MM300®).
6. Plonger la boîte dans l'azote liquide 30 secondes.
7. Tapoter la boîte sur la paille pour faire descendre les billes.
8. Mettre les boîtes dans l'autre sens, puis agiter 1 min 30 à 30 pulsations par seconde.
9. Observer le résultat du broyage. s'il n'est pas satisfaisant recommencer les étapes de broyage.

### **EXTRACTION :**

1. **Quand le tampon est chaud et immédiatement après le broyage**
2. Mettre 400 µl du tampon AP1 dans chaque microtube, puis agiter vigoureusement 15 secondes.
3. Centrifuger 10 secondes à 1500 g (permet de récupérer les gouttes sur la paroi des tubes).
4. Ajouter 130 µl de tampon AP2 dans chaque microtube et fermer avec de nouveaux bouchons, puis agiter vigoureusement 15 secondes.
5. Centrifuger 10 secondes à 1500 g (stop les précipitations), puis incuber les boîtes 10 min à -20°C.
6. Centrifuger 5 min à 5600 g (obtention d'un culot, d'un surnageant et possibilité de particules en suspension).
7. Prendre 400 µl du surnageant (sans particules) et les mettre dans de nouveaux microtubes.
8. Ajouter 1,5 volume de tampon AP3/E (soit 600 µl dont une quantité d'éthanol prévue). Fermer les microtubes avec de nouveaux bouchons, puis agiter vigoureusement 15 secondes.
9. Centrifuger 10 secondes à 1500 g pour récupérer les gouttes.
10. Déposer 1 ml (maximum) de chaque échantillon dans la plaque (tubes + membrane), accompagnée de son support, puis fermer avec une bande adhésive.
11. Centrifuger 4 min à 5600 g, et vérifier que tout le tampon de lyse soit passé à travers la membrane (sinon, centrifuger de nouveau 4 min).
12. Ajouter 800 µl de tampon AW et une quantité d'éthanol prévue dans chaque tubes, puis fermer avec une nouvelle bande adhésive.
13. Centrifuger 15 min à 5600 g pour éliminer l'éthanol (qui peut interférer dans l'élution).
14. Placer la plaque sur un nouveau support, faire attention à garder toujours la même orientation de la nouvelle boîte puis ajouter 100 µl de tampon AE pour les aiguilles ou 50 µl pour le matériel végétal issu d'une graine. Fermer avec une nouvelle bande adhésive, puis incuber 15 min à Température ambiante.
15. Centrifuger 2 min à 5600 g et répéter l'opération à partir de l'étape 14 en ajoutant 50 µl de tampon AE.

**CONSERVATION :** Quelques jours à 4 °C, ou plusieurs mois à -20 °C.

**DOSAGE :** L'ADN extrait est dosé selon une technique d'incorporation d'un intercalant nucléotidique de l'ADN (Bromure d'éthidium - BET) qui est fluorescent aux ultra violets.

Une gamme de concentrations d'ADN témoin est déposée avec les échantillons d'ADN sur un gel agarose à 1 %. La migration s'effectue par électrophorèse dans une solution tampon (TAE 1X) à 90 V pendant 30 minutes. La révélation dans un bain de BET dure 15 minutes, le gel est ensuite photographié. Une comparaison de l'intensité d'ADN de la gamme témoin avec celle des échantillons permet d'estimer leur concentration. Une série de dilution de l'ADN extrait permet d'obtenir une concentration de 10 ng/µl nécessaire pour l'amplification des loci microsatellites selon le protocole de l'annexe 5.