



Biogéographie et auto-synécologie des populations méconnues de genévrier commun (*Juniperus communis* L.) aux limites méditerranéennes de son aire de répartition dans le bassin de la haute Moulouya (Maroc)

Mustapha RHANEM

Unité de Botanique et Écologie montagnarde,
Faculté des Sciences, Département de Biologie
BP 11201, ZITOUNE, MEKNES
MAROC
mrhanem@gmail.com

Résumé : Parmi toutes les aires de répartition des espèces du genre *Juniperus* L., celle de *J. communis* L. est à la fois la plus vaste et la plus variée. Son aire naturelle s'étend en effet entre 30° - 70° de latitude nord environ. Ce caractère cosmopolite est la conséquence de son ancienneté et de sa grande plasticité vis-à-vis du climat. Celui-ci varie en effet beaucoup du nord au sud et d'est en ouest au sein d'une telle aire, et avec lui l'abondance et la densité du genévrier. Il en résulte bien sûr, du point de vue chorologique, des surfaces d'occupation du sol d'inégales importances, chacune caractérisée par des attributs écologiques et biologiques propres. Or, si l'aire de distribution actuelle du genévrier commun recouvre tous les biomes tempérés et boréaux de l'hémisphère nord, son centre de gravité se trouve en Europe. De là, cet élément à distribution arctico-alpine peut, en certaines parties de son aire, descendre loin en latitude en s'égrenant et même pénétrer plus ou moins profondément le domaine méditerranéen sous forme d'isolats. Ainsi se trouve-t-il au Maroc en extrême limite méridionale, là où les conditions stationnelles prennent toute leur importance. Il n'occupe alors qu'une place discrète, dans la végétation de haute montagne essentiellement, où il peut être localement l'un des éléments dominants et marquer physionomiquement cet étage, en particulier sur certains versants montagneux qui encadrent la haute plaine de la Moulouya. Comptant parmi les raretés de la flore marocaine, ce conifère méconnu et le moins étudié acquiert ici un port en coussin, souvent très touffu et absolument impénétrable, tant par la densité de l'ensemble de sa ramure que par ses feuilles aciculaires. Cependant, bien que de très faible extension par les superficies comme par les effectifs concernés, ces ultimes populations n'en présentent pas moins, en l'état actuel des connaissances, un intérêt de premier plan pour la biogéographie et l'écologie.

Mots-clés : *Juniperus communis*, région méditerranéenne, zones refuges, Maroc, haute montagne.

Abstract : Of all the species distributions within the genus *Juniperus* L., that of *J. communis* L. is at once both the largest and most varied. Its natural latitudinal distribution extends effectively from approximately 30° N to 70° N. This widespread distribution is a consequence of the species' age and great plasticity with respect to climate. Across the distribution, climatic conditions vary greatly from north to south and from east to west, and with it the abundance and density of the species. The result, in terms of chorology, is its occupation of diverse zones characterised by distinctive ecological and biological properties. However, while the current distribution of common juniper extends across all the temperate and boreal biomes of the Northern Hemisphere, the core of the distribution is in Europe. This arctic-alpine element can, in certain parts of its range, descend to lower latitudes and even penetrate the Mediterranean domain in the form of isolated populations. In this way, it is found in Morocco at its extreme southern borderline where local conditions become critical. The species occupies a fairly inconspicuous position, essentially in the high montane vegetation, where locally it can be one of the dominant elements and a physiognomic marker of the vegetation level, particularly on some mountain slopes that frame the high plain of the Moulouya. Considered one of the floristic rarities of Morocco, the conifer poorly known and little studied acquires here a cushion form, being often very bushy and absolutely impenetrable, due both to the overall density of its branches and to its needle leaves. However, despite a minor extension, both in terms of surface area and abundance, these marginal populations are, in their current state of knowledge, of primary biogeographical and ecological interest.

Keywords : *Juniperus communis*, Mediterranean region, refugia area, Morocco, high mountain.

Introduction

Si la flore et la végétation de la haute montagne marocaine sont, dans leur ensemble, maintenant bien connues depuis le remarquable travail phytosociologique que Quézel (1957) leur a consacré, il n'en est pas de même de celles de certaines parties supérieures asylvatiques des hauts massifs montagneux encadrant la plaine de la Moulouya, pour lesquelles nous ne possédons que de rares données fragmentaires. Et pourtant, quelques espèces témoins d'une flore orophile ancienne y coexistent, y sont bien représentées et y jouent un rôle important : arctico-alpines relictuelles (ce contingent reste minime en raison de la faible ampleur des glaciations quaternaires), eurasiatiques, médio-européennes et mésogéennes.

Dans ces milieux alticoles, la topographie particulièrement contrastée sur de faibles distances et les conditions microclimatiques induites sont sources de nombreuses exceptions et de mélanges floristiques parfois déconcertants. Mais le caractère essentiel de ce groupe d'espèces aux origines diverses réside dans le rôle privilégié joué par *Juniperus communis* L. Il nous paraît particulièrement significatif d'un point de vue biogéographique, et cela d'autant plus qu'il est le seul d'entre eux qui présente une singulière variabilité morphologique par ses caractères végétatifs en adoptant toujours un port prostré en coussin, souvent très touffu et absolument impénétrable, tant par la densité de l'ensemble de sa ramure que par ses feuilles aciculaires. Il

est aussi pratiquement le seul arbuste doté d'un fort pouvoir de multiplication végétative encore présent en enclaves sur les pentes raides de l'étage de haute montagne, alors que ses tiges et ses racines montrent une grande résistance aussi bien à la chute de pierres qu'à la mobilité des éboulis. Un simple regard aux conditions générales dans lesquelles ont été réalisées nos observations (étage oroméditerranéen où l'enneigement est plus long et les froids nocturnes hivernaux particulièrement vifs) suffit pour s'en persuader.

Si l'aire d'extension actuelle de *J. communis* recouvre tous les biomes tempérés et boréaux de l'hémisphère nord, son centre de gravité se trouve en Europe. De là, cet élément arctico-alpin peut, en certaines parties de son aire, descendre loin en latitude en s'égrenant et même pénétrer plus ou moins profondément le domaine méditerranéen sous forme d'isolats. Ainsi se trouve-t-il au Maroc en extrême limite méridionale, là où les conditions stationnelles prennent toute leur importance. Il n'occupe alors qu'une place discrète, dans la végétation de haute montagne essentiellement, où il peut être localement l'un des éléments dominants et marquer physionomiquement d'une manière certaine cet étage supraforestier.

Des quatre genévriers de la flore marocaine, le genévrier commun est certainement le moins connu, du fait de sa rareté. Les motifs de cette méconnaissance sont pour une grande partie liés à sa très grande rareté. Mais, même dans les régions où il est moins rare, nous avons eu de nombreuses fois l'occasion de nous rendre compte qu'il était méconnu. Toujours disséminées çà et là, ses touffes se trouvent dans des secteurs très accidentés. Aussi échappent-elles bien souvent aux regards, d'autant plus qu'elles se présentent sous la forme de petites nattes de verdure semblables à celles que peuvent également former dans ces milieux, *Erinacea anthyllis* Link et *Bupleurum spinosum* L. ou encore *Cytisus balansae* (Boiss.) Ball. Masquées par l'extension des précédentes espèces, les plages excentrées du genévrier passent ainsi souvent inaperçues dans ces formations à xérophytes épineux ; seul un œil exercé peut, de loin, les distinguer des trois autres buissons hémisphériques à l'état végétatif. C'est d'ailleurs probablement cette discrétion qui lui a valu de rester jusqu'au début du ^{xxi}e siècle l'une des essences méconnues et les moins étudiées au Maroc, pays où les recherches sur la flore de haute montagne demeurent très limitées, ce milieu extrême s'avérant contraignant et physiquement exigeant. Mais la raison profonde de cette mésestime est une certaine ignorance des possibilités de ce résineux.

En même temps, parce qu'il est l'un des quatre genévriers les plus rares du Maroc, le genévrier commun n'a pas beaucoup attiré l'attention des chercheurs. Mais aussi, et peut-être surtout, par le fait d'avoir longtemps, et encore trop souvent aujourd'hui, sous-estimé son rôle dans les milieux très hostiles. Il n'en est pas moins vrai que c'est également l'un des rares résineux qui ne présentent pas de peuplements où ils sont prépondérants. En effet, ce conifère se présente toujours à l'état disséminé (individus isolés ou par colonies) dans divers peuplements ; en conséquence, il ne constitue jamais de formations proprement dites que l'on puisse caractériser par un cortège floristique et des grandeurs moyennes habituellement utilisées en foresterie. En outre, le genévrier commun se rencontre le plus fréquemment sur des pentes fortes de très hautes altitudes contribuant à renforcer le cachet de terrains pauvres et incultes. Son aire naturelle restreinte et la discrétion de sa répartition sporadique à l'intérieur même de cette aire ne lui laissent donc qu'une importance pratique très faible. Nombreux sont d'ailleurs les autochtones, bergers et/ou éleveurs ou même certains forestiers, qui méprisent, par ignorance, les formations arbustives rampantes à genévrier commun, presque impénétrables aux caprins et ovins ; probablement les habitants de ces régions le considèrent-ils même comme une banalité à laquelle on finit par ne plus guère prêter d'attention. En tout état de cause, ces faits mettent en avant l'intérêt tant biogéographique qu'écologique de ses populations résiduelles.

En effet, bien que ne constituant jamais l'élément dominant de groupements végétaux et n'offrant le plus souvent qu'un aspect en mosaïque, le genévrier commun est particulièrement perceptible par la densité de ces colonies qui contraste avec la dispersion de la végétation environnante et donne un cachet floristique particulier, de valeur surtout biogéographique, en intervenant de façon remarquable dans les structures de végétation. En outre, il est, parmi les cas de pénétration d'espèces boréo-montagnardes, le plus important que nous rencontrons au Maroc et constitue un exemple très intéressant de populations relictuelles ayant subsisté grâce à des conditions écologiques stationnelles particulières à caractère très marginal pour le pays. La présence du genévrier, avec son caractère physionomique toujours éminemment singulier, constitue l'un des intérêts majeurs du terrain d'étude sur le plan phytogéographique, le jeu de compensation entre latitude et altitude n'étant nulle part ailleurs plus net. C'est dans ce contexte de limite d'aire de répartition que se déroule notre étude sur le genévrier commun.

En dépit de ce haut degré d'individualité, cette essence était encore récemment l'une des moins étudiées dans notre pays où sa distribution précise et son écologie ont été très peu abordées et qui, de surcroît, n'a, à notre connaissance, jamais fait l'objet d'articles très détaillés ni d'aucune étude d'ensemble ou d'essai comparatif qui puisse déboucher sur une présentation intégrée et donner une idée assez complète de son écologie et de sa distribution. En effet, hormis nos travaux, les publications le concernant sont quasi inexistantes où il n'est d'ailleurs que très peu cité, sans jamais y prendre une grande place. Le recours aux flores et autres inventaires floristiques et rares études ponctuelles concernant des zones plus ou moins étendues qui y font allusion se révèle également assez décevant.

C'est en grande partie pour ces diverses raisons qu'une vaste prospection a été réalisée. Celle-ci s'est inscrite dans le cadre de l'étude des espèces patrimoniales des paysages de haute montagne visant à réunir les informations les plus complètes et les plus détaillées possibles pour évaluer leur risque d'extinction, surveiller l'évolution de leur situation, hiérarchiser les espèces en fonction de leur risque de disparition, sensibiliser sur l'urgence et l'importance des menaces qui pèsent sur la biodiversité, et fournir des bases cohérentes pour orienter les politiques publiques et identifier les priorités de conservation. Mais, compte tenu du manque de moyens, il ne faut pas en attendre des résultats très précis ni très approfondis en dépit des informations tout à fait pertinentes qu'elle a permis d'obtenir. Toutefois, les connaissances actuelles dans ce domaine étant excessivement réduites, elle permet de fournir des données nouvelles sur l'autoécologie du genévrier commun et sur sa place dans la végétation naturelle du Maroc (aspects synécologiques et phytogéographiques), ainsi que sur les principales particularités biologiques responsables de cette espèce, mais aussi de déceler les lacunes à combler.

Notons seulement ici, en terminant, que la présente contribution ne constitue pas l'aboutissement d'une longue étude de terrain mais, au contraire, une invitation pour les scientifiques à poursuivre méthodiquement le travail exploratoire déjà accompli ; il pourra aussi être le point de départ d'une multitude de travaux de recherches beaucoup plus fins, concernant des points particuliers relatifs aussi bien aux caractéristiques du milieu qu'aux caractéristiques écophysiologiques du genévrier commun, et de dégager les enseignements utiles en vue d'asseoir une gestion appropriée.

I. Objectifs et plan général de la recherche

Jusqu'à récemment, les seules informations à son sujet, très fragmentaires d'ailleurs, sont éparpillées dans les deux seuls travaux d'Emberger (1938) et de Quézel *et al.* (1992). Le premier en donne la répartition générale dans le pays et ses situations altitudinales tandis que les seconds précisent et dressent le cadre phytosociologique au sein duquel se place le taxon sur la foi d'un seul relevé effectué sur le chaînon du Bou-Iblane. Depuis, cette essence n'a fait l'objet d'aucune recherche approfondie et peu d'éléments nouveaux ont été apportés par les innombrables publications ultérieures dans lesquelles on retrouve toujours les mêmes vagues informations initialement fournies par Emberger. Il est d'ores et déjà évident que sa répartition doit être précisée. Il reste en effet délicat, avec les apports, hélas très sommaires ou très fragmentaires, de ces quelques références, de se faire une idée convenable de la distribution du taxon.

Dès lors, il nous a paru capital, devant les données souvent anciennes, imprécises, voire parfois contradictoires en ce qui concerne l'extension de ce genévrier au Maroc, de faire une mise au point sur ce problème important tant sur le plan chorologique que du point de vue biogéographique et de porter une grande attention à la réalisation de la carte de répartition globale de ce taxon, du moins dans la dition envisagée (Figure 1), en essayant de la dresser de façon nette. Bien entendu, ces informations ne représentent aucun absolu et les ensembles constitués ici ne présentent pas de limites franches. Les différentes cartes générales proposées à ce titre pourront certainement être améliorées ; la distribution du genévrier commun dans les trois massifs montagneux présentement étudiés (Figure 1) est, dans le détail, plus intriquée que ne laisse présager la cartographie retenue. Face à la difficulté d'accessibilité aux populations de genévrier et l'ampleur que représente un travail fin à cette échelle, les approximations sur leurs limites d'extension sont relativement nombreuses et un regard critique doit être maintenu. Notre souhait est donc, même si l'exercice s'avère délicat, d'établir une vision d'ensemble assez précise de sa répartition géographique et d'en montrer les cohérences. Il importerait également de pouvoir disposer de plus d'informations sur la densité, la taille et le nombre de ses colonies, données encore difficilement cartographiables. Notons enfin, sans vouloir entrer dans le détail, que leur classification phytosociologique devra certainement être complétée dans un sens tenant davantage compte des récentes découvertes (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015).

Nos propres observations faites tout au long de ces dernières années nous permettent aujourd'hui d'établir de façon la plus exacte possible la localisation de ses stations par la précision des limites et l'emplacement des noyaux principaux et des stations satellites, d'étudier chacune d'entre elles et de les comparer en accordant non seulement une importance prépondérante à l'aspect floristico-géomorphologique, mais aussi au topo-climat.

De ce point de vue, la cartographie détaillée des différentes populations de genévrier commun dans l'ensemble des trois chaînons, mise en parallèle avec les dépôts de pentes riches en gélifrats, est donc susceptible de fournir de précieux renseignements. D'ores et déjà, on peut indiquer que les accumulations d'éboulis sont très abondantes sur toute l'étendue de l'ubac d'Amkaidou, moins fréquentes au Maasker où elles sont abondantes surtout à sa partie orientale, plus rares encore au Tichchoukt. Ceux-ci sont d'excellents marqueurs dont l'étude dynamique permettra vraisemblablement une meilleure compréhension de l'évolution des populations du genévrier commun, surtout au niveau de l'étage oroméditerranéen où il présente son maximum de développement tant sur le plan des effectifs que celui de la surface couverte.

À cet effet, durant cette période, nous nous sommes intéressés à l'analyse des caractéristiques stationnelles et des éléments floristiques les plus marquants dans le paysage végétal accompagnant les populations de genévrier commun que nous avons pu rencontrer. Il s'agit pour l'essentiel de végétaux ligneux qui, en se regroupant, offrent une gamme riche et complexe de combinaisons spécialisées occupant le plus souvent, comme il été dit précédemment, des pentes fortes couvertes de gros éboulis plus ou moins mouvants. Il doit rester entendu que notre propos ne vise aucunement à l'analyse exhaustive des reliefs et modelés, non plus qu'à leur mise en place. Nous pensons faire œuvre utile en rapportant celles de nos observations qui concernent les relations qu'ils entretiennent avec les populations à *J. communis*.

Dans ce travail, après avoir situé le genévrier commun successivement au plan systématique et diagnostique et résumés les principales contraintes et processus qui caractérisent les milieux supraforestiers afin de contextualiser la problématique. Les populations étudiées sont d'abord limitées géographiquement et caractérisées climatiquement. Nous rappellerons ensuite brièvement la méthodologie de base utilisée dans ce type de recherche et exposerons les modifications que nous avons dû lui apporter. Nous nous intéresserons ensuite à montrer dans quelle mesure la prise en considération des paramètres d'ordre biogéographique peut représenter une clé pour aider à décrypter l'écologie du genévrier. Pour tenter de mieux cerner cette question, il est nécessaire de placer le Maroc à l'échelle de son aire de distribution globale, en particulier dans l'ensemble de l'enveloppe médio-européenne, que nous connaissons naturellement beaucoup mieux. S'appuyant, dans un second temps, sur des observations nombreuses, ce qui rend mieux compte de la réalité du terrain, nous essayerons de dégager finement sa variabilité stationnelle et de préciser les modalités de son organisation et de sa distribution en fonction de ses préférences écologiques (autoécologie). L'autre aspect original concerne l'étude des relations qu'entretiennent ces populations avec les chaméphytes épineux en coussin, mais aussi avec des éléments caducifoliés et laurifoliés qui sont, comme le genévrier, des arbustes bas (synécologie).

La présente étude se propose enfin de procéder d'une part à la délimitation des groupements végétaux auxquels participe le genévrier commun, dont le déterminisme est précisé et, d'autre part, à une comparaison de la distribution altitudinale de ces groupements végétaux climatiques de l'ensemble des trois massifs considérés en prenant en compte leur diversité édapho-topoclimatique et géomorphologiques. Cette structuration hiérarchisée, parmi bien d'autres faits, est ici abordée pour la première fois au Maroc.

II. Le point des connaissances sur la taxonomie de *Juniperus communis*

A - Le genévrier commun au sein du genre *Juniperus* au Maroc

La grande majorité des espèces du genre *Juniperus* (famille des Cupressaceae, s/g *Sabina*) est localisée dans les zones tempérées et froides de l'hémisphère nord ; en revanche seul *J. procera* Hochst. se développe sur les montagnes du rift en Afrique de l'Est, dans l'hémisphère sud. En l'état actuel des connaissances, ce genre compte, si l'on inclut les sous-espèces, et variétés, 117 taxons (Adams, 2014), dont quinze sont particuliers au bassin circumméditerranéen et deux seulement y sont endémiques.

La flore marocaine ne comprend que quatre espèces spontanées du genre *Juniperus*. Ce sont *J. oxycedrus* L., *J. phoenicea* L., *J. communis* L. et *J. thurifera* L. Parmi ces taxons, seul le genévrier commun *sensu lato*, en limite sud de son aire de répartition naturelle, est, au Maroc, très localisé et participe à peu de processus dynamiques dans les rares biotopes qui l'hébergent. Par

contre, les trois autres espèces sont beaucoup plus communes chez nous où elles constituent des peuplements de plus ou moins grande importance en se concentrant essentiellement dans la moitié nord non saharienne du pays. Mais, ces trois genévriers sont également assez souvent mélangés et subordonnés à d'autres essences. Aussi connaît-on mal les surfaces qu'ils occupent. Enfin, leur intérêt forestier est relativement secondaire, mais leur valeur climacique et écologique est incontestable, même s'ils brûlent facilement, comme tous les résineux.

Les genévriers sont des Gymnospermes. Mais alors qu'en règle générale les graines des Gymnospermes sont portées à l'aisselle d'écaillés ligneuses rassemblées en une sorte d'épi, le cône (d'où le nom de Conifères donné aux espèces du groupe principal), chez les genévriers les écaillés, en nombre beaucoup plus réduit, sont charnues et soudées entre elles, au point d'envelopper la graine dans une galbule sensiblement ronde ayant l'aspect d'une baie que l'on trouve chez les Angiospermes. La graine des genévriers n'est d'ailleurs pas ailée comme elle l'est chez la plupart des Conifères. Restant fermée à maturité, sa dissémination ne se fait pas par le vent mais de la même façon que pour les fruits bacciformes, par les oiseaux et par certains mammifères qui l'ingurgitent, digèrent la partie charnue et restituent la graine.

Les genévriers ne sont pas cultivés car leur croissance est lente et ils ne présentent donc généralement pas un grand intérêt de production et sont ainsi quelque peu négligés par le sylviculteur en dépit de leur utilité pour les populations riveraines. C'est pourquoi ils sont aujourd'hui encore qualifiés d'essences « secondaires », leur bois ainsi que leur écorce et leur feuille n'en sont pas moins appréciés ; comme c'est le cas de la majorité des Conifères, ils fabriquent de la résine. Celle-ci est si caractéristique des Conifères qu'ils lui doivent leur nom commun de résineux, lesquels constituent les arbres les plus grands, les plus gros et les plus vieux du Maroc. De plus, leur architecture simple avec un tronc exceptionnellement droit leur permet d'occuper efficacement l'espace disponible. Ils sont à ces divers titres dignes d'intérêt.

Au vu de ces constatations, il est légitime de concevoir que les genévriers n'ont pas le prestige des essences précieuses considérées comme plus nobles telles que le cèdre de l'Atlas. Ce dernier a en effet toujours occupé au Maroc une place privilégiée, tant à cause de ses qualités technologiques, et par suite de ses usages variés qui concernent principalement l'ébénisterie, la parfumerie, la décoration, les sièges, les articles de sport et les manches d'outils (de ce fait ils atteignent parfois des prix élevés), que de la valeur quasi sentimentale qui lui est attribuée (M'hirit & Benzyane, 2006 ; M'hirit & Blerot, 1999). Toutefois, bien qu'il soit surtout utilisable comme bois d'œuvre, il peut l'être aussi comme bois de chauffage. De plus, l'élégance de son port l'a fait apprécier pour l'ornement en dehors de son aire naturelle. Signalons enfin que l'on peut distiller son bois pour en faire un goudron employé à soigner des affections cutanées du bétail. En raison probablement de sa grande taille, de son extraordinaire longévité, au moins mille ans, de son port majestueux (conique lorsqu'il est jeune, il prend avec l'âge cette forme tabulaire si singulière qui le fait vite repérer de loin) et de la parfaite rectitude de son tronc élancé, presque totalement cylindrique, qui peut atteindre 40 et même 50 à 60 m de hauteur, le cèdre de l'Atlas a joui dans le passé et jouit encore d'une grande notoriété, de sorte qu'il est devenu l'arbre symbole du pays où son aire est très disloquée écologiquement aussi bien que géographiquement.

Cependant, à l'instar du cèdre de l'Atlas avec bien d'autres résineux, les genévriers ont également en commun le fait de produire de la résine et de donner un bois odorant que l'on distille pour en extraire un goudron. De distribution fort inégale, ces quatre genévriers sont présents par ailleurs de point de vue écologique depuis le littoral jusqu'aux parties supérieures des montagnes atlasiques constituant, pour certaines d'entre elles, la limite supérieure des arbres.

Il est d'ores et déjà intéressant de souligner que, dans les conditions écologiques actuelles, l'analyse phytoécologique apporte vis-à-vis des autres espèces de genévrier, au genévrier commun une indiscutable individualité en dépit de son extrême rareté. D'autre part, si *J. communis* est celui dont l'aire de répartition mondiale est la plus étendue, en revanche, en certaines parties de cette aire, il ne frôle ou même ne pénètre que très légèrement dans le sud du bassin méditerranéen, d'où sa rareté ce qui a pour corollaire une grande signification éco-biogéographique, en particulier au Maroc et en Algérie (Figure 2), tandis que les trois autres espèces, comme il en sera aussi question ci-après, sont plus spécialement liées à ces territoires en colonisant indiscutablement les régions climatiques et biogéographiques méditerranéennes, d'où le qualificatif de genévriers méditerranéens qui leur est attribué.

Il convient enfin de rappeler que ces genévriers, comme d'ailleurs les autres essences du pays, ont très tôt été exploités, ce qui n'a pas été sans répercussions sur leur bon état de leurs populations et leur pérennité. L'action récurrente d'une utilisation excessive (charge pastorale trop élevée, pâturage trop long, abattages et brûlages trop fréquents) a contribué activement à leur régression et ce qui en subsiste n'est plus représentatif des boisements primitifs. Ces espèces ne forment pas souvent des structures arborées bien individualisées, car ce sont avant tout des essences héliophiles qui supportent assez mal la concurrence et qui de surcroît poussent dans des conditions difficiles et parfois même extrêmes.

Aussi, était-il nécessaire de replacer le genévrier commun dans son contexte phytogéographique en le comparant aux trois autres genévriers. Dans ce qui suit, nous dresserons rapidement les caractères distinctifs des différentes espèces du genre *Juniperus* qui poussent spontanément dans notre pays avec leur répartition, leur signification phytogéographique générale, leurs exigences écologiques globales et les principales structures de végétation qu'elles individualisent. Les rapports que présentent ces espèces entre elles et avec les autres essences arborées seront succinctement précisés, pour en saisir à la fois, le haut degré d'individualisé et les caractères communs permettant de les mettre en parallèle avec celles du genévrier commun. Enfin, ce chapitre a aussi pour objet de décrire certaines tendances et leurs causes entre le nord et les parties méridionales du bassin méditerranéen.

B - Affinités et principaux caractères diagnostiques des taxons du genre *Juniperus* existant au Maroc

B.1 - *Juniperus phoenicea*

Le genévrier rouge est erronément appelé « genévrier de Phénicie » dans de nombreux documents. Il s'agit d'une erreur de traduction du terme latin *phoenicea* qui signifie « rouge » et non « de Phénicie ». Actuellement, sur la base de cirières morphologiques et génétiques (Adams, 2014), on distingue deux espèces dans le complexe *phoenicea* : *J. phoenicea* L. essentiellement sud-ouest européen et *J. turbinata* Guss. maghrébin et plus généralement circum-méditerranéen. Mais, dans un souci de simplification, il a paru préférable, dans le présent travail, de ne pas en tenir compte et d'appliquer le binôme *J. phoenicea* à la totalité des populations. Il convient toutefois d'observer que ses peuplements occupent deux niches écologiques assez différentes, essentiellement au nord eu au sud de la Méditerranée.

Au nord, il est faiblement représenté et acquiert un port arbustif souvent dans des situations humides ou subhumides, mais de crêtes ventées ou subrupicoles. À l'inverse, et au sud, il adopte plutôt un port arborescent au sein de peuplements où il

largement dominant et ces derniers sont à peu près exclusivement liés aux bioclimats aride et semi-aride.

Des quatre genévriers présents dans notre pays, le genévrier rouge est le plus xérophile et thermophile. Ce résineux à tronc court et aux ramifications latérales nombreuses, typiquement méditerranéen, a un port dressé et une cime largement ovale conique et dense, de 4 à 5 m de haut, atteignant rarement 8 m ; il porte de minuscules feuilles en écailles opposées obtuses, apprimées sur les rameaux qu'elles recouvrent et cachent complètement. Son aire, typiquement méditerranéenne, est relativement vaste mais dispersée. Bien qu'il soit très répandu tout autour de la Méditerranée, on connaît mal les surfaces qu'il occupe dans les différents pays. Il est présent en plaine comme en montagne avec une aire naturelle de répartition qui s'étend au sud du bassin méditerranéen depuis la Syrie jusqu'au littoral atlantique où il constitue des populations azonales sur dunes fixées (Quézel & Médail, 2003). Ailleurs, il forme des populations zonales, notamment sur le restant du pays. Il existe aussi à l'état spontané au sud de l'Europe. En Afrique du Nord, comme dans la péninsule Ibérique, il a sa place partout de la côte à la montagne. En revanche, ce n'est qu'en Afrique du Nord seulement, et surtout au Maroc, qu'il tient une grande place et qu'il forme des peuplements bien différenciés et abondants.

Bien qu'il ne soit pas régulièrement réparti sur l'ensemble du territoire national, il constitue néanmoins des écosystèmes arborés présteppiques importants cis- et transatlantiques qui caractérisent avant tout des bas étages depuis le littoral jusqu'aux moyennes montagnes vers 2 000 m d'altitude dans le Haut Atlas (Emberger, 1938). Cette large amplitude écologique permet à cette essence de côtoyer ou de concurrencer plusieurs autres espèces. Ainsi, aux niveaux altitudinaux supérieurs comme par exemple dans la cuvette de Tounfite dans le Haut Atlas de Midelt, le *g. rouge* entre en contact avec un autre genévrier climacique, le *g. thurifère* (Rhanem, 2013b) qui se trouve, lui, à sa limite inférieure. Cette dernière essence, strictement montagnarde et beaucoup moins vulnérable face aux gelées, se substitue progressivement au genévrier rouge et finit par le remplacer en altitude ; on retrouve encore ce type de chevauchement entre les limites de distribution de ces deux genévriers dans la vallée des Aït-Bouguemmez (Rhanem, 2008a) ; dans ce dernier cas, le genévrier rouge s'affirme pleinement en bas de versant, avant de s'effacer au-dessus de 2 000 m devant le genévrier thurifère qui le supplante et s'étend presque d'un seul tenant jusqu'à la limite supérieure des arbres. Par contre, à la limite inférieure de son territoire, notamment aux abords des régions steppiques, il arrive assez fréquemment que son aire empiète celle de l'alfa (*Stipa tenacissima* L. = *Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth), notamment dans la haute vallée de la Moulouya à l'est de la ville de Midelt, où il constitue localement au pied de l'Ayachi la limite arborée au contact des steppes (Rhanem, 2009 et 2010a). Entre ces deux limites, il constitue différents groupements auxquels participent d'autres essences. Dans leur ensemble, ces junipérides climaciques illustrent parfaitement la grande diversité de ses biotopes.

Il en ressort que, si les aires des deux espèces précitées sont dans l'ensemble bien distinctes, en certains points elles sont toutefois en contact. Mais, d'une façon très générale, *J. phoenicea* disparaît et *J. thurifera* apparaît lorsque la période avec gel excède sensiblement deux mois ; de plus *J. phoenicea* tolère une assez longue période chaude tandis que *J. thurifera* s'en accommode mal (Bagnouls & Sébastien, 1959). De plus, ce dernier reçoit généralement des pluies un peu plus conséquentes alors que dans les régions prédésertiques, le *g. rouge* se contente de tranches d'eau parfois insignifiantes ne dépassant guère 200 mm par an (par exemple à Gourrama, il ne recueille que 189 mm). Toutefois, dans de telles conditions climatiques, les junipérides à *J. phoenicea* sont beaucoup moins prospères.

La grande diversité des biotopes à *g. rouge* se reflète aussi sur le plan édaphique ; il montre une grande indifférence à la nature du substrat et n'est pas attaché à un type particulier, de sorte qu'il peut pousser sur les affleurements rocheux calcaires, dolomitiques et marneux, comme il peut aussi se développer sur les sables maritimes et les argiles.

B.2 - *Juniperus thurifera*

Bien qu'à l'heure actuelle on admette l'existence de deux sous-espèces au sein du de ce taxon, il nous a paru plus simple, afin de ne pas alourdir le texte, de ne considérer ici qu'une seule entité pour l'ensemble de l'aire. Notons aussi qu'aucun de ces quatre genévriers ne suscite autant d'intérêt et de passion ; la prolifération des travaux dont il fait l'objet en est un reflet et ils ne peuvent être résumés ici. Nous renvoyons le lecteur à notre mise au point sur cette essence qui en fait partiellement une synthèse (Rhanem, 2010c)

Quoi qu'il en soit, le genévrier thurifère (ou encore genévrier porte-encens en raison de l'odeur forte que ses petites feuilles dégagent) est un arbre magnifique souvent doté d'un puissant tronc d'aspect multicaulé et noueux dépassant parfois 6 m de circonférence à la base. De tels géants solitaires vraisemblablement multicentenaires sont toutefois très rares, on en a trouvé un spécimen d'une vigueur extraordinaire au fond d'une doline dans la région d'Aguelmam Sidi-Ali au Moyen Atlas. L'imposant houppier aux pieds espacés et aux branches ascendantes dans le jeune âge s'étale ensuite, ses feuilles en écailles chevauchantes sont remarquablement petites. Sa robustesse s'exprime à travers sa résistance aux mutilations et à une exploitation intensive.

De tous les genévriers, c'est celui dont l'aire totale de distribution est la plus limitée. De souche biogéographique également méditerranéenne, faisant partie de la flore oromésogéenne périglaciaire, ce taxon méditerranéo-montagnard est en effet strictement ouest-méditerranéen au double sens géographique et écologique de ce qualificatif. Il est répandu surtout au Maroc où il offre son développement maximal et en Espagne, tandis qu'il est plus localisé et assez rare en Algérie, et plus encore en France et en Corse. En Espagne, il est assez abondant, sans être commun, et ses peuplements sont importants. Par contre, en France, sa répartition est très discontinue, de sorte qu'il apparaît partout comme une relique tertiaire à stations assez disséminées et réfugiées en ambiance froide et extrêmement froide face au réchauffement et aux impacts anthropiques de l'Holocène ; elles ne représentent vraisemblablement que le reste de formations plus étendues aux périodes glaciaires. Au Maroc, où on peut déjà le rencontrer à partir de 1 800 m, cette essence vigoureuse, bien adaptée au climat très rude, ne devient commune qu'à partir de 2 000 m et elle peut monter jusqu'au-dessus de 3 300 m. De tous les conifères, il est sûrement l'arbre le plus représentatif de l'étage de haute montagne, formant pour cette zone un capital écologique et parfois socio-économique majeur ; c'est lui qui s'élève le plus haut et qui forme donc le plus souvent la limite supérieure des peuplements arborés. Ce sont souvent les derniers représentants de la flore arbustive dans l'étage de haute montagne et ils sont fréquemment indispensables à la vie des populations et de leurs troupeaux.

D'une grande vitalité, son accroissement est néanmoins très lent, surtout aux altitudes élevées où il peut vivre très vieux ; selon Lemoine-Sébastien (1965), il atteint probablement l'âge de cinq cents ans mais les avis restent partagés sur sa longévité : le millénaire pour les uns, davantage pour les autres ; de toute façon l'estimation de l'âge des thurifères est toujours difficile, sinon pratiquement impossible en l'absence de cernes nettement marqués sur du bois, sans doute en raison de ses très faibles accroissements annuels.

S'il est de grande rusticité, et l'une des essences qui résistent le mieux au froid, il a cependant une grande difficulté à régénérer, de sorte que, dans la majorité de ses peuplements, seuls existent des arbres adultes, et même très vieux.

Dans notre pays, ce taxon thermofuge se rencontre le plus souvent sur versants sud où il est presque seul de 2 000 à 2 500 m, mais aussi en situation mésophile, par exemple sur versant nord de la vallée d'Aït-Bouguemmez (Rhanem, 2008a, b, c et 2010c). Il présente toutefois une nette tendance orophile à préférence xérophile supportant à la fois le froid et le sec au cours de son cycle de vie, et des individus isolés atteignent 3 400 m. Mais il disparaît lorsque la période sèche dépasse six mois (Bagnouls & Sébastien, 1959). Il constitue des formations arborées claires, en mélange, selon les niveaux, avec le cèdre, le chêne vert, ou le genévrier rouge.

Sur le plan édaphique, il supporte l'argile mieux que bien d'autres résineux ou feuillus. Il est d'ailleurs très plastique et s'accommode de tous les types de substrats. Il colonise, en effet, des terrains très superficiels, secs et pauvres comme les calcaires compacts nus, mais fissurés (l'enracinement, puissant, à la fois pivotant et traçant, lui permet de subsister sur de tels substrats ingrats) comme il peut croître sur des sols profonds argileux.

Le thurifère est, comme le genévrier rouge, remarquable par l'allure que lui donne son feuillage puisque tous deux possèdent des feuilles cupressoides très caractéristiques à peu près semblables. Cependant, chez le thurifère, les petits rameaux, recouverts de feuilles également opposées et décussées, sont groupés en ensembles aplatis, ce qui lui donne une physionomie propre encore plus singulière. En outre, contrairement au genévrier rouge, il est essentiellement présent aux étages montagnards et oroméditerranéens. De plus, c'est de loin le genévrier le plus gros et le plus grand pouvant parfois atteindre 20 m de hauteur, mais aussi le plus rustique, capable de supporter des conditions climatiques extrêmes caractérisées par des hivers très froids et des étés très chauds et très secs. Mais, d'une manière générale, il se satisfait d'une ambiance semi-aride et ne tolère guère les excès d'humidité pluviométrique, ni même atmosphérique. De ce point de vue, il lui suffit de 400 à 500 mm de précipitations annuelles.

Il convient de remarquer que ces deux genévriers ont aussi en commun la particularité de se développer, l'un et l'autre, dans des milieux écologiquement très hostiles où ils ne sont concurrencés que très rarement par d'autres arbres. Ainsi, le genévrier rouge occupe les territoires les plus arides comme les hauts plateaux sahariens alors que le genévrier thurifère est assez souvent le dernier arbre en altitude. Étant les seuls arbres, et à plus forte raison sempervirents, ils subissent l'action récurrente du pâturage, en particulier le broutage sélectif des tiges feuillées. Celles-ci sont encore très largement utilisées en hiver pour alimenter les troupeaux domestiques, chèvres essentiellement. L'importance de l'abrutissement est également exacerbée durant les années de forte sécheresse. De fait, les conséquences pour le recrutement des individus adultes n'en seront que plus dommageables. En outre, leur bois est utilisé pour le chauffage et la cuisson. Des perchettes y sont par ailleurs coupées et assemblées en couches tressées que l'on utilise pour former l'armature des dalles terreuses imperméables des terrasses d'habitations. L'arbre résiste tant bien que mal, grâce surtout au développement de bourgeons adventifs dormants sur les branches basses. Il convient de rappeler à cet égard qu'aucun des quatre genévriers marocains ne possède l'aptitude à rejeter de souche lorsqu'il est coupé à blanc-étoc.

Son aire a fortement régressé sous l'effet de l'action anthropique ; la population locale reste en effet très attachée à cette essence. Elle fournit un bon bois dur, mais la forme tourmentée du tronc ne permet guère de l'utiliser que pour fabriquer de petits objets domestiques tels que charrues, outils divers, ustensiles ou des objets d'art. Ses perches les plus droites conviennent pour la construction alors que son feuillage, comme celui des autres genévriers, sert de fourrage d'appoint. Fort heureusement, on arrive encore à trouver de beaux peuplements comme on peut assister localement à une bonne régénération. On regrettera cependant qu'ils soient trop rares et qu'ils le deviennent de plus en plus.

Notons enfin qu'à l'instar du genévrier rouge les peuplements du g. thurifère présentent, de part et d'autre de la Méditerranée, des divergences très marquées et les caractères distinctifs les plus évidents sont à la fois physionomiques, écologiques et dynamiques. Sur le revers méridional du bassin, l'espèce est assez commune, en particulier au Maroc où elle présente une large extension notamment dans divers groupements climatiques aux climats rudes avec des cortèges floristiques bien différents. Elle accuse une préférence marquée pour le bioclimat semi-aride (précipitations annuelles comprises entre 300 et 600 mm) à forte tendance continentale, mais, comme nous venons de l'évoquer, elle pénètre assez largement au subhumide. Essence plutôt orophile, ses peuplements représentent des structures stables sans doute proches de la végétation potentielle. Elle constitue assez fréquemment la limite supérieure des formations arborées.

Par contre, sur la rive nord, le genévrier thurifère est plutôt un arbre souvent de petite taille qui se rencontre essentiellement dans les milieux secs et très chauds (espèce xérothermophile par excellence), par ailleurs très ensoleillés (espèce héliophile). De façon générale, on l'observe donc sur les pentes exposées au sud, au sud-ouest, de 300 à 1 800 m d'altitude. Nettement moins alticole, il est présent uniquement dans quelques localités qui paraissent relictuelles en stations favorables. Hormis en Espagne où il forme diverses communautés climatiques, il ne constitue que quelques peuplements très isolés et discrets sur le plan spatial. Mais, contrairement à l'ensemble précédent, il participe fréquemment sur des sols moyennement profonds à divers groupements qui s'intègrent dans les séries dynamiques où le thurifère sera peu à peu remplacé par d'autres essences forestières. C'est ainsi qu'il peut coloniser les espaces délaissés puisqu'on le retrouve sur d'anciens parcours pastoraux et donc sur des pelouses xérophiles ou sur d'anciennes terrasses cultivées ; ceci se traduit alors par la présence de plus jeunes individus dispersés çà et là et qui correspondent plutôt à des phases pionnières.

Sur le plan édaphique, il est souvent subrupicole et profite des fentes de rochers où de la matière organique et de la terre fine ont pu s'accumuler, surtout dans ses populations climatiques résiduelles puisqu'il recherche les falaises et rochers, calcaires ou siliceux, bien exposés au soleil et les pentes fortes rocailleuses, s'installant dans des stations laissées libres par les autres essences forestières (barres rocheuses, corniches, pentes très rocailleuses), ce qui lui permet d'échapper à la concurrence ligneuse. D'une manière générale, cet effet de « pot-de-fleur » contribue efficacement à l'individualisation de micro-biotopes relativement favorables à l'établissement et à la persistance des quatre genévriers à leurs limites écologiques.

Du point de vue dynamique, de forts contrastes existent aussi dans le comportement du thurifère entre les deux secteurs. Ainsi peut-on observer qu'il est menacé au cœur de certains de ses peuplements sud-méditerranéens ; l'exemple des peuplements marocains alticoles, qui ont payé un lourd tribut, constitue, de ce point de vue, une bonne illustration de ce phénomène puisqu'ils sont en régression drastique suite à une surexploitation intense et désorganisée par les autochtones, notamment pour la récolte du bois aux effets très dommageable pour les thurifères. Le surpâturage multiséculaire, encore aujourd'hui très largement omniprésent, a également profondément affecté les capacités de développement et de régénération des individus. En revanche, en bordure nord où il est en limite d'aire par rapport à l'aire marocaine, le thurifère présente des traits radicalement inverses avec notamment une extension assez rapide sur une grande partie de son aire. Cette progression est la conséquence de la déprise pastorale et agricole.

B.3 - *Juniperus oxycedrus*

C'est aussi un taxon méditerranéen, mais dont la distribution est très vaste, coïncidant à peu près avec l'aire isoclimatique méditerranéenne. Ici encore, on distingue, sous le terme de *J. oxycedrus*, un groupe de trois taxons dont l'aire est assez morcelée et dispersée, tout autour du bassin méditerranéen. En dépit de ces faits géographiques, ils sont souvent réunis en une seule espèce et chacun en représente une race ou une variété, d'autant plus qu'ils ne possèdent pas des caractères fidèles qui peuvent faire de chacun d'eux des formes bien individualisées. En définitive, il y a, semble-t-il, autant de conceptions possibles que de points de vue ; c'est ce qui explique que la limite de l'espèce est plus ou moins large ou restreinte suivant les auteurs. Or, comme dans ce chapitre nous traitons seulement les caractères généraux, nous préférons donc, pour des raisons de commodité, privilégier ici aussi cette dernière conception où l'espèce linnéenne *J. oxycedrus* prise dans le sens le plus large, comprenant tous les taxons.

Cependant, comparé aux deux genévriers précédents, le genévrier oxycède est, sur le plan morphologique, très différent par ses feuilles vert bleuté en aîlène, linéaires et plates, se terminant en pointe fine et écartées du rameau sur lequel elles s'insèrent. Ces feuilles piquantes dites junipéroïdes sont verticillées par trois, de 10 à 25 mm de long et de 1,5 mm de large. Quant à la face supérieure, elle se caractérise par la présence de deux bandelettes blanchâtres de stomates nettement distinctes. D'autre part, bien que le tronc de ce genévrier aciculifolié puisse également comporter, comme le thurifère, une multitude de tiges au-dessus de la souche (photo 1), sans qu'elle ait été nécessairement recépée, le genévrier oxycède ou cade est, par contre, le plus souvent un petit arbre de 2 à 6 m de haut et plus, atteignant exceptionnellement 10 m, et de 15 à 20 cm de diamètre, mais il peut atteindre 1 m. Selon le traitement que lui ont fait subir l'homme et son troupeau, le port peut être celui d'un buisson ou d'un arbuste droit (photo 2). Cependant, en l'absence de toute intervention, il peut atteindre la taille d'un arbre ; son tronc unique est alors droit et élancé, ramifié assez bas, mais jamais fastigié ; les nombreux rameaux grêles, imparfaitement étagés en couronnes, sont longs, arqués ou retombants à l'extrémité. Il se caractérise, en outre, par des feuilles plus souples de couleur vert foncé aiguës mais dont les pointes sont peu piquantes ; l'ensemble prend une forme pyramidale assez lâche. Mais, « cade » évoque aussi l'image d'un arbre trapu ; le tronc multicaule, simple et bien développé, est robuste ; le fût tortueux lui-même sans ramifications est surmonté de branches noueuses obliques, pas trop serrées, formant un houppier plus large dont le contour général est grossièrement ovoïde. Les feuilles aciculaires sont par ailleurs plus fermes avec des pointes très piquantes. Bien trop rarement ce nom évoque enfin l'aspect d'un coussin, présentant une cime symétrique, en cloche ou en couple, qui est beaucoup plus due à l'abroustissement qu'à l'altitude. En situation de surpâturage, surtout imputable aux caprins, ces individus prostrés et très épineux sont, en outre, caractérisés par des rameaux plus raides et plus serrés, alors que la longueur des feuilles diminue. Les effets induits ont consisté en une nette réduction du taux de croissance, une production exceptionnellement importante de feuilles ayant une petite taille par rapport aux arbres restés indemnes, ce qui rend compte de son feuillage encore plus dense et plus épineux, d'où un appareil aérien compact encore plus difficilement pénétrable. Cependant le vent a certainement une part de responsabilité car il souffle avec violence en haute altitude comme cela se produit par exemple sur les replats dégagés de certains écotones supraforestiers en Amkaidou. Ces morphotypes ramassés pulviniformes et épineux, à l'instar de ceux formés par le genévrier commun comme nous le verrons plus loin, constituent souvent une protection pour la régénération naturelle d'autres essences comme le cèdre de l'Atlas qui y pousse à l'abri de la dent de la chèvre, et engendrent un effet nurserie. Le cèdre est en effet soustrait aux pressions fortes d'abroustissement mais aussi soumis à des conditions microclimatiques et édaphiques plus favorables que celles régnant dans les zones ouvertes adjacentes.

L'aire du cade correspond assez bien à celle du genévrier rouge : fréquent comme lui dans le biome méditerranéen au sens strict, qu'il déborde de manière discontinue à sa limite d'aire septentrionale, n'occupant alors que des stations difficiles où il échappe à la concurrence d'autres essences. C'est ainsi qu'à la faveur d'escarpements rocheux ensoleillés il peut s'élever, par pieds isolés hauts de 1 à 3 m, à une altitude qui peut atteindre 1 200 m. Comme le g. rouge aussi, il est résistant à la chaleur et à la sécheresse, mais relativement moins sensible au froid. En outre, son aire est plus étendue vers l'est puisque que son extension orientale atteint le Kurdistan, alors qu'il est moins bien représenté en Afrique du Nord. On le rencontre également dans une grande partie du sud de l'Europe où il interfère à sa limite septentrionale avec l'aire du genévrier commun. À cette latitude, il est éliminé par l'intensité accrue du froid hivernal au profit de ce dernier.

Au Maroc, même si la ressource en genévrier oxycède est assez commune dans toutes les régions du pays, sauf au Sahara, elle est, par contre, plus éparpillée que celle des g. rouge ou thurifère. Cette essence se développe selon un mode diffus et apparaît rarement en peuplements purs ; elle se trouve le plus souvent mélangée à d'autres essences. C'est ce qui explique peut-être l'attitude des forestiers et, dans une moindre mesure, celle des écologues qui ne lui ont jamais reconnu une grande valeur en dépit de la place importante qu'il occupe dans le façonnement des paysages forestiers.

Dans ce vaste territoire qu'occupe cet arbre, il est aussi remarquable par sa frugalité. Il peut végéter pratiquement sur tous les types de substrats quasiment dépourvus de sol et se trouve en toutes expositions. C'est une essence très souple à l'égard du climat ; il résiste bien au froid et à la sécheresse, ce qui lui permet d'occuper tous les niveaux d'altitude depuis le littoral jusqu'à la limite supérieure de la forêt et de l'arbre (3 000 m et plus). Il est assez commun et disséminé dans toutes les montagnes du Maroc, mais presque toujours en mélange avec d'autres arbres, dont il n'est qu'une essence subordonnée. Ainsi, il s'infiltré dans certains écosystèmes forestiers (comme les chênaies à *Quercus ilex* et les cédraies) et dans les formations à xérophytes épineux, notamment dans le Haut Atlas où il peut, par endroits, pénétrer dans l'étage supraforestier, vers 3 150 m. Il en existe rarement des peuplements purs et seulement sur de petites superficies sous la forme de lambeaux primaires clairsemés (Peyre, 1983) ou d'accrus. Ceux-ci, souvent synonymes de dégradation paysagère et patrimoniale, arrivent à jouer un rôle localement prépondérant et, si le genévrier oxycède est dominant, c'est surtout en raison de la disparition des essences principales qu'il accompagne en général. Ces formations secondaires spontanées très clairsemées, qui constituent un stade transitoire entre des terrains fortement anthropisés (comme d'anciens spots culturaux) et les peuplements forestiers climatiques, représentent une composante en expansion du paysage post-cultural actuel principalement sur les pentes faiblement inclinées en moyenne montagne. Il en est ainsi aux abords piémontais de la retombée méridionale du Moyen Atlas central (Rhanem, 2011 et 2012a).

Si le cade est le plus souvent une essence pionnière fréquente dans tous les types de milieux, en revanche son bois est de très faible valeur sans usages de qualité, au mieux il fournit des poutres, il n'est pas utilisé pour le boisement ni pour l'ornement. Mis à part le bois de feu et quelques autres emplois domestiques, la distillation du bois âgé et des racines donne l'huile de cade qui est utilisée par les industries pharmaceutique et cosmétique à des fins de médecine et savonnerie (lutte contre le psoriasis, l'eczéma, Bébé Cadum®...) ; enfin ses galbules sont fortement diurétiques, stimulantes et vermifuges.

Finalement, là aussi, ces constatations plaident en faveur de l'existence, comme dans le cas des deux genévriers précédents, de deux situations nettement différentes de part et d'autre de la Méditerranée. Ainsi, à la lumière du bilan proposé, un des caractères majeurs des peuplements sud-méditerranéens vis-à-vis de leurs homologues de la rive nord réside dans leur plus large extension altitudinale et leur taille plus grande avec des formes généralement arborescentes.



Photo 1. Aspect multicaule d'un genévrier oxycède au bas versant (2 200 m) de l'ubac de Bou-Nacer.



Photo 2. Différents ports de genévrier oxycède plus ou moins mutilé par l'abrouissement.

B.4 - *Juniperus communis* : taxon arctico-alpin méconnu au Maroc, nouveau pour le Haut Atlas de Midelt

B.4.1 Dénominations

Le genévrier commun relève d'une situation inverse de celles des trois autres genévriers puisque les plus forts contrastes n'existent qu'entre les populations du secteur septentrional et celles de l'entité méditerranéenne, située beaucoup plus au sud, mais les différences de comportement sont toujours liées aux caractères propres à chaque région climatique.

En effet, de ces quatre espèces linnéennes spontanées, seul le genévrier commun présente une large extension essentiellement dans les régions septentrionales où il trouve son optimum écologique. De plus, cette espèce est beaucoup plus exigeante et de loin la plus hygrophile. Sa mise en place est également ancienne et comporte plusieurs taxons infraspécifiques géographiquement disjoints, généralement considérés comme des variétés. Cette complexité taxinomique s'accompagne d'une grande variabilité biochimique et génétique, comme l'ont montré divers travaux (Adams, 2014). Du point de vue taxinomique, l'interprétation des divers ensembles de *J. communis* a été fort variable selon les auteurs. Aussi, pour des raisons de clarté d'exposition, l'espèce linnéenne *J. communis* est prise ici dans le sens le plus large groupant des morphotypes assez divers quant à la rectitude du tronc.

Ainsi par exemple en Europe, le port est très variable, allant de celui d'un buisson touffu, étalé et irrégulier, avec toutefois la présence d'une tige affirmée mais à plusieurs branches dès la base, à celui d'un arbuste droit aux ramifications denses et serrées qui se dressent presque parallèlement les unes par rapport aux autres prenant l'allure d'un houppier étroit, à contour régulier. En revanche, dans la région méditerranéenne, en particulier au Maroc, le genévrier commun est une essence strictement de très petite taille, très souvent couché à même le sol avec de fortes branches longues et ramifiées. Aussi, cette micromorphe hémisphérique est-elle habituellement considérée comme une sous-espèce géographique nommée « *hemisphaerica* » (Presl) Nyman. En fait, ainsi que l'ont indiqué Adams *et al.* (2015), cette variante semble plutôt être un taxon intermédiaire entre les variétés d'Europe et d'Asie centrale.

Cette posture prostrée se retrouve dans les idiomes locaux, qui la désignent par des dénominations berbères populaires bien caractéristiques, qui sont en fait la traduction de cette particularité morphologique. Dans la dition considérée ici, le genévrier commun est ainsi signalé par deux noms vulgaires synonymes qui sont foncièrement de nature physionomique, les deux termes faisant en effet référence à son aspect couché sur le sol. Dans le chaînon d'Amkaidou, l'appellation berbère *fsar* ou encore *ifsr-n-taqqa* trouve son origine dans son apparence externe simulant un oxycèdre prostré. L'espèce ainsi distinguée par les autochtones rappelle, par l'ensemble de ses caractères, le genévrier oxycèdre, hormis le fait qu'elle est étalée à la surface du sol puisque le mot *fsar* signifie *couché*, alors que celui de *taqqa* désigne le genévrier oxycèdre proprement dit. Au Maasker, le genévrier commun est plutôt connu sous le nom berbère de *tachdift* en référence à la forme de ses nappes qui évoquent celle d'un tapis étendu à la surface du sol (photo 3), ce qui le distingue encore plus des trois autres genévriers. Par ce caractère - des ports en coussinet souvent couchés et descendants et l'allure xérophile du feuillage - ses populations se rapprochent bien des xérophytes épineux de haute altitude. Cependant, ce taxon, qui mérite son nom commun de genévrier rampant par lequel il est souvent désigné, donne aux paysages montagnards alticoles du Maroc une physionomie bien particulière. Étant très attractives et rares, ces plages d'aspect verdâtre parsèment de leurs touffes irrégulières les paysages monotones de ces massifs de haute montagne et leur donnent un caractère original élevé et une grande beauté. Avec de remarquables disjonctions, sans doute sous l'effet de climats locaux, par suite des phénomènes de compensation entre les précipitations au sens large du terme et la teneur en eau du substrat où interviennent la topographie et l'exposition, leur valeur patrimoniale et paysagère est considérable.



Photo 3. *J. communis* s'étalant généralement à la surface du sol sous la forme d'un paillason dont les touffes n'excèdent pas 30 à 40 cm de hauteur. (M. RHANEM, ci-contre, en compagnie d'AHMED, un berger autochtone, 03/08/2016).

B.4.2 Description botanique

Morphologiquement proche du genévrier oxycèdre, bien connu et avec lequel on l'a d'ailleurs souvent confondu comme on vient de voir, le genévrier commun possède comme lui des feuilles rigides, linéaires, pointues et piquantes. Tout comme le cade, ces feuilles junipéroïdes sont verticillées par trois, mais elles sont moins longues de 5 à 15 mm et larges jusqu'à 2 mm. Il en diffère surtout par l'existence d'une seule bandelette médiane sur la face supérieure (photos 4 et 5), tandis que ses galbules sont plus petites, alors que sa forme prostrée représente une caractéristique intrinsèque. Enfin, il s'en distingue, outre les caractères morphologiques évoqués ci-dessus, par la forme spéciale de son port que l'on peut reconnaître facilement ; du point de vue écologique en revanche, il n'a pas les mêmes exigences (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015) que celles de l'oxycèdre renseignées quant à elles par quelques dizaines de publications. Son aire est sans réel contact avec tout autre genévrier, sauf peut-être avec le genévrier thurifère. Le genévrier commun est en effet l'un des rares résineux de l'étage oroméditerranéen, à aptitudes de haute montagne affirmées et très particulières ; en sorte qu'il lui arrive en de rares endroits d'interférer à sa limite inférieure avec la frange supérieure de l'aire du genévrier thurifère. Ces deux genévriers ont au Maroc une vocation essentiellement montagnarde, elles passent d'ailleurs pour avoir des tempéraments proches ; pourtant, ces deux essences, sans s'exclure totalement, offrent au Maroc des répartitions et des exigences écologiques bien différentes.



Photo 4. Galbule bacciforme bleu foncé, stade ultime de maturité, de genévrier commun vers 2 600 m d'altitude (haut ubac du Maasker). Noter l'existence d'une seule bandelette blanchâtre sur la face supérieure de la feuille.



Photo 5. Pied femelle de genévrier commun portant de nombreuses galbules à différents stades de maturité dont la couleur varie ici du vert clair au violet (bas ubac du Tichchoukt à 2 200 m d'altitude)

Il s'avère remarquablement résistant à un froid sans doute rigoureux mais humide et coupé de périodes froides comme cela se produit d'ordinaire au nord. Il apparaît aussi, de ce point de vue, capable de supporter de basses températures dans certains milieux propices au gel, comme les croupes ventées. Mais, contrairement au genévrier thurifère, il est sensible à la sécheresse. Le genévrier commun est en effet très exigeant en eau et n'a aucune difficulté à supporter un long enneigement et une forte océanité, en même temps ses tiges rampantes ne souffrent pas de la reptation de la neige et même le favorisent.

Il est, parmi tous nos genévriers, celui qui offre cependant le caractère rustique le plus marqué. Il est à cet égard en outre le mieux armé pour résister à l'ensevelissement et peut supporter un recouvrement important de la base du tronc par des éboulis ou des matériaux gravo-terreux, lors d'une crue ou d'un glissement de surface par exemple. Il résiste à l'arrachement en développant des racines adventives ainsi qu'un enracinement souterrain puissant et diffus à forte extension, ce qui lui assure un ancrage suffisant.

Au Maroc, la répartition de cette essence est nettement distincte de celle de toute autre espèce du même genre. Comme il a été dit, elle est essentiellement centrée sur les hauts massifs montagneux bordant la plaine de la Moulouya, puisqu'en dehors de cette région on ne le rencontre que très rarement sur le Rif, les populations principales se situant dans le Haut Atlas de Midelt où cette essence arbustive ne croît que ponctuellement.

Enfin, on peut conclure, à première vue, à un intérêt limité au Maroc des genévriers commun et oxycèdre, l'un parce qu'il est localisé et rare, l'autre au contraire parce très abondant dans de nombreux peuplements différents, mais ne constituant que rarement de groupements purs. Par contre, les genévriers rouge et thurifère forment d'importants peuplements.

III. Cadre naturel et limites de l'aire d'étude

Le genévrier commun et les groupements qu'il co-organise représentent donc pour le Maroc une des originalités de la végétation du Haut Atlas. Aussi la découverte toute récente de ses deux foyers de dispersion les plus développés sur les chaînons d'Amkaidou (inclus dans le massif de l'Ayachi) et du Maasker (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015) dans le Haut Atlas de Midelt en bordure sud de la haute plaine de la Moulouya (Figure 1) revêt-elle une grande importance. Cet arbuste magnifique y constitue symboliquement à l'état sporadique l'une des raretés les plus remarquables. Cette partie du Haut Atlas oriental semble d'ailleurs être le centre de gravité de son aire marocaine actuelle de répartition.

Cette aire, telle qu'elle est connue jusqu'à ce jour dans cette région, comprend deux branches nettement asymétriques qui se répartissent d'une part principalement entre les flancs nord des massifs Amkaidou et Maasker (où l'on trouve les plus vastes populations avec une répartition bicentrique), et celui de Tichchoukt d'autre part, où il est extrêmement peu représenté. Deux autres localisations satellites, que l'échelle de la carte représentée sur la figure précitée ne permet pas de préciser, font le lien entre les deux premiers chaînons ; l'une recouvre l'ensellement de la retombée orientale du Maasker, l'autre occupe à l'extrémité ouest de la terminaison occidentale de l'Amkaidou, un ensellement de même nature, mais plus contracté où *J. communis* est plus abondant. Seules traitées dans ce travail, ces trois hautes montagnes qui encadrent du côté occidental le bassin supérieur de la Moulouya présentent toutes un axe calcaire au relief karstique remarquable, cerné d'une couronne d'avant-monts marno-calcaires schisteux. Chacune d'entre elles permet pourtant d'exposer un aspect original.

Mis à part ces localités, le Haut Atlas de Midelt ne recèle que peu de géomorphosites favorables au développement du genévrier commun. Celui-ci aurait été cependant signalé d'une manière vague dans les parties sommitales des massifs montagneux Bou-Iblane et Bou-Nacer dans le Moyen Atlas oriental, ces sites sont indiqués ici à titre indicatif tout en haut à droite de la figure 1. Notons d'ores et déjà que sur ce dernier massif, contrairement aux autres, la différence climatique entre adret et ubac est beaucoup moins accusée que le gradient ouest-est en raison probablement des influences méditerranéennes qui remontent dans le couloir de la Moulouya et qui viennent frapper de plein fouet le versant sud et qui le contournent d'ailleurs pour arroser aussi, certes à un degré moindre, son versant nord. Par ailleurs, ne rencontrant aucun obstacle majeur sur sa trajectoire, ce flux d'humidité amené surtout en hiver à l'occasion de dépressions méditerranéennes, relativement peu fréquentes par rapport à celles venant de l'océan Atlantique, se poursuit beaucoup plus loin vers le sud-est jusqu'aux chaînons d'Amkaidou et du Maasker. Les ubacs perçoivent une bien plus grande quantité de précipitations qui interviennent en saison froide et se traduisent donc par un enneigement considérable. Plus au sud en revanche, elles sont relativement faibles même en altitude en raison de l'effet d'écran que jouent ces derniers. Le changement de régime pluviométrique est donc dû à l'appauvrissement des influences océaniques, en contrepartie de l'augmentation des apports humides provenant de la Méditerranée.

Un autre fait physiographique important doit encore être souligné parce qu'il a des conséquences climatiques et phytogéographiques notables : c'est le relèvement des axes montagneux haut- et moyen-atlasiques d'ouest en est. Il convient de ce point de vue de remarquer que, curieusement, le genévrier commun semble manquer dans le massif du Bou-Nacer, alors qu'il est présent en Amakaidou et Maasker, pourtant très semblables géologiquement, géomorphologiquement et altitudinalement. Le versant nord du Bou-Nacer présente en particulier de grands amphithéâtres (également des stations raides sur éboulis calcaires vers 2 700 m), qui sembleraient convenir au genévrier commun, mais il n'y est pas représenté ; il est remplacé par *Artemisia flahaultii* Emb. & Maire (photos 6 et 7). Ce taxon, très rare (Fennane & Ibn Tattou, 1998), présente, comme lui, à la fois une forme rampante similaire et quasiment le même comportement écologique. La faible fréquence de fortes condensations d'humidité atmosphérique s'oppose probablement à l'existence du genévrier, les stations refuges étant situées dans des secteurs aux climats un peu plus humides.

Notons encore à cet égard que lors d'une récente exploration du massif de Bou-Nacer, nous avons pu retrouver, vers 3000 m d'altitude, les genévriers rupicoles qu'avaient signalés Emberger (1938) sur son versant sud. En même temps, lors de nos déplacements dans le massif en question, nous avons en outre découvert un nouveau refuge majeur (à des altitudes moins élevées) abritant une remarquable population de genévrier commun ainsi que d'autres stations satellites qui feront ultérieurement l'objet d'investigations plus poussées. Sa répartition est donc de ce point de vue loin d'être fixée définitivement, et la position exacte de maintes populations satellites demande à être précisée.



Photo 6. Morphotype rampant d'*Artemisia flahaultii* (assay en dialecte berbère) occupant localement des éboulis mobiles vers 2 700 m (haut-ubac de Bou-Nacer).



Photo 7. Amphithéâtre central de l'ubac de Laanacer (massif de Bou-Nacer) abritant de grandes étendues d'*Artemisia flahaultii*. Cet habitat ressemble à bien des égards à celui qui héberge *J. communis* au sein de l'étage de haute montagne de l'ubac d'Amkaidou.

Le genévrier commun dans les seuls hauts massifs montagneux sus-mentionnés, comme l'atteste la figure 1, et leur développement notable, avec une plus ou moins grande vitalité, dans les portions les plus élevées de ces chaînons sont toutefois des contingences dont l'intérêt ne saurait être sous-estimé. Il convient encore de souligner à cet égard que le genévrier commun ne dépasse le couloir de la Moulouya que sur un point au-dessus de Chefchaouen. En fait, si les cinq chaînons ainsi définis correspondent à autant de centres d'endémisme et d'individualisation de flore, de valeurs d'ailleurs très diverses, il n'en reste pas moins que cette région est une véritable zone de contact privilégiée de différents domaines où se sont affrontés les courants floristiques les plus divers, de sorte que leur fond floristique est composé d'un mélange complexe d'espèces aux origines biogéographiques variées et plus ou moins anciennes (Quézel, 1957).

Le territoire plus particulièrement concerné où s'observent précisément les populations de genévrier commun est délimité sur la figure 1. Il englobe du nord au sud :

- la partie nord-occidentale du chaînon du Tichchoukt (2749 m),
- la totalité du versant nord de l'Amkaidou (3411 m),
- la partie orientale de l'ubac du mont Maasker (3277 m).

Sur l'ensemble des trois chaînons retenus dominant les substrats calcaires, calcaro-marneux et marneux essentiellement. Nous laissons volontairement à l'écart ici les massifs Bou-Iblane et Bou-Nacer qui sont en cours d'étude. Nous les présentons ensemble, car ils possèdent beaucoup d'affinités floristiques et sont situés de part et d'autre de la haute plaine de la Moulouya le long de laquelle ils se relaient d'est en ouest.

Tectoniquement plus soulevés, les deux chaînons Amkaidou et Maasker, proches l'un de l'autre dans le Haut Atlas, culminent à près de 700 et 500 m respectivement au-dessus de celui de Tichchoukt dans le Moyen Atlas, ce qui entraîne une plus grande extension de l'étage oroméditerranéen. Ce caractère semble primer tous les autres. Ces trois hautes montagnes sont parmi les secteurs les plus humides de la région.

Le substratum géologique est partout constitué de calcaires du Lias qui affleurent en abondance dans les hauts massifs montagneux en bordure de la plaine. Ce sont ces calcaires qui forment l'ossature culminale ; d'ailleurs ils contrastent vivement avec les marno-calcaires schisteux qui les accompagnent assez fréquemment au niveau de ces parties des chaînes, du moins pour ce qui est du Haut Atlas.

Sur le plan géomorphologique, les parties sommitales essentiellement des massifs d'Amkaidou et de Maasker présentent des niches de nivation modelées dans des couches calcaires très redressées ; elles échancrent les versants en contrebas de la ligne faitière et se limitent uniquement à la tranche altitudinale 2 700 – 2 900 m. Le fond et les flancs très pentus de ces dépressions juxta-sommitales bien particulières, vraisemblablement héritées de la fin de la période glaciaire, sont tapissés d'éboulis périglaciaires qui restent mobiles. Ces formes jouent encore aujourd'hui le rôle de piège à neige pendant l'hiver et le printemps, permettant l'accumulation de congères plus ou moins épaisses, dont la fonte s'étale jusqu'à la fin du printemps. Les crêtes, les éperons rocheux et les escarpements sont attaqués par la gélifraction produisant ces champs de pierres à gélifractions quand la pente est faible et les éboulis les plus divers si la pente est raide. L'autre fait remarquable dans ces deux derniers chaînons est la présence constante d'éboulis qui occupent la plupart des surfaces à forte déclivité.

Notons aussi que le respect rigoureux de l'échelle, étant donné les faibles surfaces occupées par certaines populations si intéressantes, eût interdit de les figurer, mais l'intérêt phytogéographique, primant ici le souci de l'exactitude des proportions, recommandait de les représenter visiblement, mais d'en simplifier l'expression. Là où beaucoup de petits îlots sont noyés dans d'autres essences, le nombre de signes figurés sur la carte est simplement indicatif de sa présence et des limites de son aire géographique.

Disons aussi immédiatement que la distribution du genévrier commun est assez nettement reliée à la structure orographique puisque l'emplacement de ses différentes populations s'identifie à l'étage de haute montagne ou juste à proximité de cette suite de cinq reliefs (y compris Bou-Iblane et Bou-Nacer) les plus élevés de la portion centre-occidentale de la vallée de la Moulouya en bordure de laquelle ils se relaient d'est en ouest et du sud au nord (Figure 1). Si les uns et les autres se dressent de part et d'autre de cette grande dépression aride largement ouverte sur la Méditerranée, la position du Tichchoukt, géographiquement le plus isolé, s'impose d'emblée à l'esprit de par son intérêt en tant que jalon entre le Moyen Atlas et le Haut Atlas orientaux. Cette disposition par rapport aux quatre autres massifs et leur orographie, schématisée par les reliefs en rose, ainsi que la localisation du genévrier commun (représenté par le symbole **J. c.**) apparaissent sur la figure 1.

La concentration de la quasi-totalité des populations marocaines du

genévrier commun dans les seuls hauts massifs montagneux sus-mentionnés, comme l'atteste la figure 1, et leur développement notable, avec une plus ou moins grande vitalité, dans les portions les plus élevées de ces chaînons sont toutefois des contingences dont l'intérêt ne saurait être sous-estimé. Il convient encore de souligner à cet égard que le genévrier commun ne dépasse le couloir de la Moulouya que sur un point au-dessus de Chefchaouen. En fait, si les cinq chaînons ainsi définis correspondent à autant de centres d'endémisme et d'individualisation de flore, de valeurs d'ailleurs très diverses, il n'en reste pas moins que cette région est une véritable zone de contact privilégiée de différents domaines où se sont affrontés les courants floristiques les plus divers, de sorte que leur fond floristique est composé d'un mélange complexe d'espèces aux origines biogéographiques variées et plus ou moins anciennes (Quézel, 1957).

Le territoire plus particulièrement concerné où s'observent précisément les populations de genévrier commun est délimité sur la figure 1. Il englobe du nord au sud :

- la partie nord-occidentale du chaînon du Tichchoukt (2749 m),
- la totalité du versant nord de l'Amkaidou (3411 m),
- la partie orientale de l'ubac du mont Maasker (3277 m).

Sur l'ensemble des trois chaînons retenus dominant les substrats calcaires, calcaro-marneux et marneux essentiellement. Nous laissons volontairement à l'écart ici les massifs Bou-Iblane et Bou-Nacer qui sont en cours d'étude. Nous les présentons ensemble, car ils possèdent beaucoup d'affinités floristiques et sont situés de part et d'autre de la haute plaine de la Moulouya le long de laquelle ils se relaient d'est en ouest.

Tectoniquement plus soulevés, les deux chaînons Amkaidou et Maasker, proches l'un de l'autre dans le Haut Atlas, culminent à près de 700 et 500 m respectivement au-dessus de celui de Tichchoukt dans le Moyen Atlas, ce qui entraîne une plus grande extension de l'étage oroméditerranéen. Ce caractère semble primer tous les autres. Ces trois hautes montagnes sont parmi les secteurs les plus humides de la région.

Le substratum géologique est partout constitué de calcaires du Lias qui affleurent en abondance dans les hauts massifs montagneux en bordure de la plaine. Ce sont ces calcaires qui forment l'ossature culminale ; d'ailleurs ils contrastent vivement avec les marno-calcaires schisteux qui les accompagnent assez fréquemment au niveau de ces parties des chaînes, du moins pour ce qui est du Haut Atlas.

Sur le plan géomorphologique, les parties sommitales essentiellement des massifs d'Amkaidou et de Maasker présentent des niches de nivation modelées dans des couches calcaires très redressées ; elles échancrent les versants en contrebas de la ligne faitière et se limitent uniquement à la tranche altitudinale 2 700 – 2 900 m. Le fond et les flancs très pentus de ces dépressions juxta-sommitales bien particulières, vraisemblablement héritées de la fin de la période glaciaire, sont tapissés d'éboulis périglaciaires qui restent mobiles. Ces formes jouent encore aujourd'hui le rôle de piège à neige pendant l'hiver et le printemps, permettant l'accumulation de congères plus ou moins épaisses, dont la fonte s'étale jusqu'à la fin du printemps. Les crêtes, les éperons rocheux et les escarpements sont attaqués par la gélifraction produisant ces champs de pierres à gélifractions quand la pente est faible et les éboulis les plus divers si la pente est raide. L'autre fait remarquable dans ces deux derniers chaînons est la présence constante d'éboulis qui occupent la plupart des surfaces à forte déclivité.

Notons aussi que le respect rigoureux de l'échelle, étant donné les faibles surfaces occupées par certaines populations si intéressantes, eût interdit de les figurer, mais l'intérêt phytogéographique, primant ici le souci de l'exactitude des proportions, recommandait de les représenter visiblement, mais d'en simplifier l'expression. Là où beaucoup de petits îlots sont noyés dans d'autres essences, le nombre de signes figurés sur la carte est simplement indicatif de sa présence et des limites de son aire géographique.

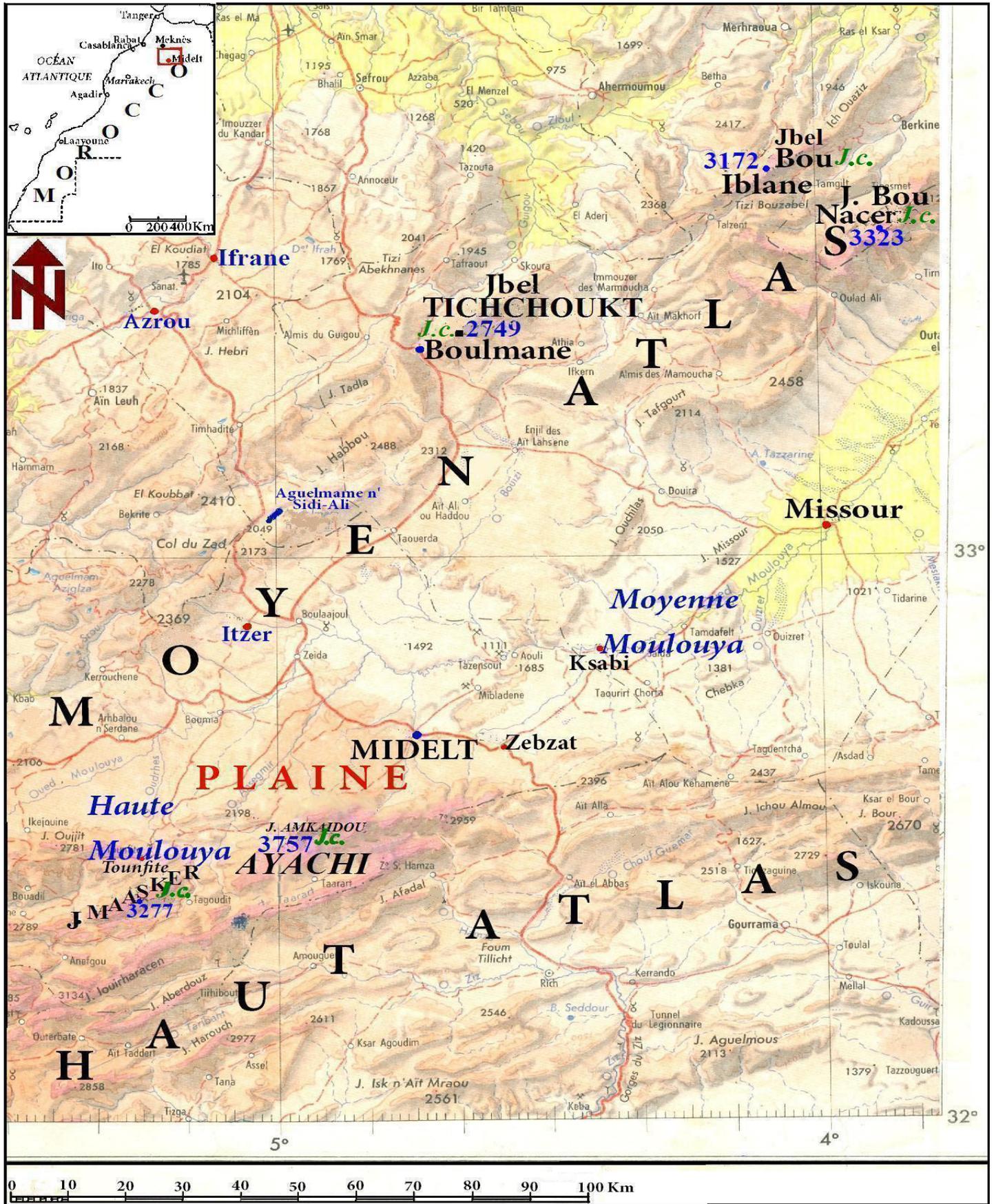


Figure 1. Localisation d'ensemble du territoire étudié à l'échelle du Maroc (dont le contour a été stylisé ici par un rectangle rouge dans le petit cadre en haut à gauche de la figure) ; le grand cadre représente, quant à lui, la situation approximative des localités reconnues et des limites aréales atlasiques de *J. communis*, noté *J. c.* aux confins de la plaine de la Moulouya et elle est ici indiquée en surcharge de la carte hypsométrique. Franchise cette large dépression, il devient plus fragmentaire dans le Moyen Atlas mais réapparaît néanmoins dans le Rif. Fond topographique extrait de la *Carte internationale du monde* 1/1000 000 RABAT NI - 29/30.

Il convient aussi de remarquer que les versants moulouyens des chaînons considérés présentent également dans leur végétation forestière une relative homogénéité qui tient à l'unité de la région de la haute plaine de la Moulouya. Cet étage forestier est intercalé entre une limite supérieure thermique, vers 2 500 m, et une limite inférieure due à l'aridité des basses altitudes, vers 1 700 – 1 800 m (Rhanem, 2009, 2010a, 2011 et 2012), chacun d'entre eux forme par ailleurs un ensemble biogéographique d'une grande unité.

Il y a lieu, sans tarder, de signaler à titre indicatif et comparatif que la végétation infraforestière de cette vaste étendue est fondamentalement différente de celle de l'étage supraforestier des chaînons étudiés. Coïncidant sensiblement avec la courbe de niveau 1 700 m, la limite inférieure d'extension des arbres matérialisée par quelques rares sujets très épars suit une ligne passant approximativement par la limite inférieure des piémonts, mais est souvent repoussée à des altitudes supérieures par suite de défrichements répétitifs. D'autre part, si le milieu infraforestier se singularise par l'abondance et la dominance de l'alfa qui, avec ses grandes feuilles filiformes, confère incontestablement un caractère graminéen particulièrement xérique aux groupements steppiques de la plaine (Rhanem, 2009 et 2013b), en revanche le milieu supraforestier se distingue par la prédominance d'un cortège aux caractéristiques entièrement distinctes du précédent, sans aucune espèce commune, marqué par l'abondance de chaméphytes et de nanophanérophites épineux appartenant à différentes familles et genres, aux aspects de buissons bas ou de coussins hémisphériques vulnérants aux feuilles très réduites, ce qui leur a valu d'être désigné également sous le nom de « xérophytes épineux » qui contribuent à leur physionomie si caractéristique de l'étage oroméditerranéen. Plus connues sous le nom latin de *plantae pulvinatae*, terme qui englobe en fait plusieurs types architecturaux organisés autour des modèles hémisphérique et de coussin plat, elles figurent parmi les formes de croissance les mieux adaptées à la fois à la sécheresse estivale et au froid hivernal (Quézel, 1965 ; Aubert *et al.*, 2014). Leurs groupements en haute montagne marocaine sont à rattacher du point de vue phytosociologique à l'ordre des *Erinacetalia* (Quézel, 1957).

Cette présence significative en haute montagne d'espèces pulviniformes ne doit toutefois pas occulter celle tout autant marquée d'espèces ayant développé d'autres adaptations à cette zone, comme le genévrier commun au port le plus souvent prostré et rampant. C'est d'ailleurs dans ce contexte que cet arbuste trouve son optimum. Néanmoins, il peut aussi être disséminé dans les peuplements forestiers et descendre, sous la forme de petites taches isolées sur des surfaces très restreintes, jusqu'à 2 200 m. De fait, les secteurs étudiés correspondent majoritairement à la frange altitudinale qui débute sensiblement vers ce seuil de 2 500 m et s'étend jusqu'aux sommets.

IV. Esquisse des composantes physiologiques, géomorphologiques et bioclimatiques de l'étage de haute montagne dans les trois chaînons

A - Traits spécifiques de l'organisation spatiale des milieux naturels supraforestiers

Dans cette étude, comprenant deux niveaux de perception des groupements co-organisés par le genévrier commun, il n'était pas possible de ne pas conférer à l'étage oroméditerranéen une position privilégiée d'autant plus qu'il représente un intérêt théorique exceptionnel par le jeu sur son territoire des facteurs extrêmes et parce qu'il occupe, dans les reliefs montagneux envisagés, une portion importante du territoire.

D'après l'étymologie, la base de l'étage supraforestier (c'est-à-dire la limite oroméditerranéen/montagnard méditerranéen) est censée coïncider avec la limite supérieure de la forêt. En fait, ce critère est difficile à appliquer sur le terrain. D'abord parce que la topographie, très irrégulière, entraîne une répartition sporadique des arbres, quand ce n'est pas une atomisation de leur répartition. Et aussi parce que ce mode d'évaluation accorde un poids égal à des arbres biologiquement et génétiquement différents. C'est le cas par exemple pour *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière (cèdre de l'Atlas) et *Juniperus thurifera* L. (genévrier thurifère) qui présentent une organisation spatiale et un degré de recouvrement dissemblables. Les deux types constituent dans la dition considérée la quasi-totalité de la végétation arborée de haute altitude.

Les limites de l'étage supraforestier, telles qu'elles sont classiquement admises, correspondent au schéma qui a été défini en ce sens dans notre récent travail (Rhanem, 2014), que nous ne pourrions développer qu'assez succinctement ici. Deux constatations cependant s'imposent pour souligner une nouvelle fois le rôle de la végétation et des processus géomorphologiques. D'abord, les chaméphytes épineux d'altitude, si caractéristiques de l'étage oroméditerranéen de nos hautes montagnes, y jouent un rôle physiologique de premier ordre dans sa délimitation. Ensuite, l'abondance des calcaires diaclasés et leur faible résistance à l'action du gel expliquent la présence d'un épais manteau de débris cryoclastiques. La part des éléments fins y est plus importante en profondeur qu'en surface, où il existe presque toujours un dallage de gélifracsts grossiers. Ces deux formes marquent donc un seuil biogéomorphologique. Et, bien que géographiquement bien distinctes et relativement éloignées les unes des autres, cette homogénéité apparente les hautes montagnes du Maroc. Les convergences dues à des similitudes écologiques parviennent en effet à masquer la mosaïque complexe et sophistiquée de micro-habitats alternés, de structures verticale et horizontale quasi uniforme, constituant des sites d'hébergement d'une flore tout aussi remarquable et diversifiée.

En dépit d'une multitude de cas particuliers, à l'échelle locale ou à celle des chaînons externes ou internes, à climats océanique ou continental, la variation la plus remarquable est l'abaissement de la température avec l'altitude. Ce facteur est le plus souvent mis en cause pour expliquer le retard de croissance des arbres en fonction de l'altitude et la réduction de leur fertilité, les graines étant moins nombreuses mais aussi moins viables par insuffisance de maturation. Ceci est matérialisé par l'existence d'une limite supérieure de la forêt ou *timberline* qui en est la manifestation la plus évidente sur le terrain. Ce niveau, facile à délimiter à première vue où la géomorphologie joue un rôle prédominant, en particulier le modelé périglaciaire, est caractérisé physiologiquement par la dominance de buissons bas hémisphériques et la quasi-absence de formations arborées (des arbres peuvent encore sporadiquement être présents). Il constitue un précieux niveau-repère puisque les peuplements arborés font place ici à des formations de ligneux bas.

Ces vocables désignent bien l'un et l'autre une bande qui surmonte la limite supérieure des arbres et cela quelles que soient sa composition ou sa physionomie. Au-dessous, la végétation relève exclusivement, sauf quelques enclaves, du type forestier. En raison de la forte déclivité du versant, ces niveaux sont plus ou moins télescopés, de sorte que le passage de l'un à l'autre est très brutal avec une amplitude altitudinale d'une centaine de mètres. Cette zone de transition, qui se confond avec l'écotone supraforestier, est assez bien individualisée, elle est soulignée d'une manière générale par une frange essentiellement constituée d'une mosaïque entre les derniers arbres et les groupements oroméditerranéens inférieurs dominés par les coussins à xérophytes épineux.

Il ne peut être question d'aborder ici, même sommairement, la notion d'écotone supraforestier que l'on supposera connue, en rappelant seulement que son amplitude altitudinale, sa composition et la structure de ses groupements et leur écologie

ne sont pas les mêmes et en renvoyant à des exposés détaillés antérieurs (Rhanem, 2010c et 2014) où le lecteur pourra aisément retrouver ces concepts et leurs descriptions à l'aide des références, aussi précises que possible, qui sont indiquées chaque fois. Rappelons simplement qu'il s'agit des ultimes niveaux arborés en altitude, au sens qui vient d'être défini, c'est-à-dire de l'ensemble des horizons de l'étage oroméditerranéen, auxquels s'ajoute inévitablement une frange du montagnard méditerranéen supérieur en raison de la structure en mosaïque de l'écotone supraforestier (Rhanem, 2013a et 2014), et que l'indicateur biogéographique habituellement retenu pour définir cette frange est la dissociation du manteau plus ou moins continu des forêts d'altitude. Notons toutefois que, sur les versants très pentus, sa limite supérieure peut, en première approximation, paraître tranchée ; mais, si l'on y regarde de très près, on s'aperçoit que la dislocation est seulement moins prononcée que dans le cas où les pentes sont moins fortes. C'est une perception subjective, qui peut avoir autant d'expressions que de points de vue de l'observateur.

Dans le cas qui nous intéresse ici, on notera que sa structure est en effet de type mosaïque présentant une juxtaposition de plages de genévrier commun, là où il existe, et constamment de xérophytes épineux en coussinet laissant entre elles la place à des cotonéasters, des cèdres très âgés et quelques rares pieds de genévrier thurifère. Au-dessus de cet écotone supraforestier, en revanche, il ne subsiste plus que des ligneux bas dont le cotonéaster nummulaire et le genévrier commun qui en sont la meilleure illustration. Concernant ce dernier arbuste, il forme le plus souvent des plages isolées, parfois très espacées les unes des autres au sein de grandes étendues des xérophytes épineux en coussinet déjà évoqués ci-dessus.

Par ailleurs, sur l'ensemble des trois massifs retenus, d'autres observations importantes s'imposent. Un examen rapide permet de distinguer d'abord toute une zone sommitale suprasylvatique habituellement désignée au Maroc « haute montagne » qui ne s'individualise bien que dans les chaînons d'Amkaidou et du Maasker. Elle se trouve coïncider avec les parties où le facteur enneigement presque partout élevé joue un rôle de premier plan et qui nous paraît constituer l'un des traits les plus saillants. L'étage de haute montagne constitue ainsi un ensemble très original, très comparable d'un chaînon à l'autre, et caractérisé notamment par un grand développement très marquant dans toute l'étendue verticale de l'étage des chaméphytes épineux en coussinet dont les espèces constitutrices sont essentiellement *Alyssum spinosum* L., *Arenaria pungens* Lag., *Astragalus ibrahimianus* Maire, *Bupleurum spinosum* L., *Cytisus balansae* (Boiss.) Ball, *Erinacea anthyllis* Link et *Vella mairei* Humbert.

B - Autres caractères particuliers et données écologiques succinctes

Cette végétation de haute montagne est naturellement différente d'un secteur à l'autre ; mais presque partout il s'agit d'un étage asylvatique dont les climax sont du type steppique à base de xérophytes épineux en coussin et où l'instabilité des substrats due à la solifluction et à l'éboulisation entraîne la dissociation des groupements. Ce tapis végétal discontinu formé par l'ensemble de ces bandes présente une réelle homogénéité, du moins de leurs traits généraux, et occupe l'essentiel du terrain avec des différences minimales.

En fait, des facteurs écologiques très variés, tant microclimatiques que micro-géomorphologiques, découpent le tapis végétal de cet étage en une mosaïque complexe ; mais le facteur prédominant est la durée de la couverture nivale, conditionnant celle de la saison végétative et pouvant varier du simple au double entre deux groupements contigus, de sorte que c'est l'épaisseur du manteau neigeux et sa durée qui semblent primordiales pour la végétation et en particulier celle des versants nord et plus spécialement leurs milieux supraforestiers où les populations de *J. communis* sont nettement individualisées et distinguées. Celles-ci sont strictement limitées à des géomorphosites concaves à pentes très déclives et aux conditions écologiques quasi semblables en Amkaidou et au Maasker.

Le manteau neigeux est, lors de son maximum, presque partout épais, de l'ordre du mètre ou davantage (Rhanem, 2014). Parmi les autres constatations, retenons la suivante, très synthétique : trois tranches d'altitude nous semblent déterminantes pour le manteau neigeux. Au-dessus de 2 500 m environ, là où le genévrier a son optimum écologique, la quasi-totalité des précipitations tombent sous forme de neige pendant cinq-six mois, dès novembre, et en particulier lors du maximum secondaire printanier de précipitations, ce qui permet au manteau de durer jusqu'à mai vers 2 900 m et de jouer un rôle de tampon au niveau des températures minimales lors de la saison hivernale. Ses populations apparaissent préférentiellement dans ces stations des plus favorables, protégées et enneigées pendant l'hiver et bien pourvues en eau pendant la saison de croissance. En revanche, l'enneigement est plus irrégulier aux altitudes moyennes (entre 2 200 et 2 500 m) où le genévrier commun s'individualise plus difficilement et devient par conséquent beaucoup plus épisodique ; cette frange se distingue facilement de la précédente par l'apparition d'arbres. Enfin, il est encore plus aléatoire en dessous, niveau qui se caractérise par la disparition du genévrier.

Ainsi délimitées spatialement, ces stations alticoles très spécialisées subissent des influences océaniques particulièrement plus fréquentes et importantes. Elles représentent les sites les plus humides de leurs ubacs. Leur importance est en liaison avec le caractère externe de ces deux chaînons et elles forment alors des isolats écologiques au sein des nappes de chaméphytes épineux en coussins bien développés si caractéristiques de l'étage de haute montagne atlasique.

Les conditions imposées par les conditions de vie extrêmes de ce milieu, particulièrement contraignantes et sélectives vis-à-vis de la végétation (le faible nombre d'espèces traduit d'ailleurs le caractère très sélectif du milieu), sont telles que les végétaux (ligneux ou non) qui y subsistent doivent surtout être en mesure :

- de supporter des minimums hivernaux, très bas, et les gelées en décollant, tant au niveau du sol, qui ne dégèle pas jusqu'au début du printemps, qu'au niveau de l'air, montrant des conditions thermiques locales beaucoup plus basses dans les thalwegs (écoulement d'air froid) que celles qui sont habituellement attribuées à la simple élévation altitudinale ;
- de subir l'action violente du vent et de la dessiccation, agents vraisemblablement responsables des morphoses particulières observées dans l'étage de haute montagne. La croissance est souvent limitée à la hauteur correspondant à l'enneigement protecteur ;
- d'endurer de longues périodes d'enneigement qui sont décalées sur le printemps, entraînant un retard important dans le développement des espèces végétales, ainsi qu'un raccourcissement général du cycle végétatif ;
- de résister d'une part au poids et la reptation de la neige sur les pentes fortes à raides qui entraîne très souvent une déformation des axes des végétaux ligneux (l'épaisseur du manteau neigeux exerçant une pression mécanique équivalente à quelques tonnes par mètre carré au niveau du sol) et, d'autre part, à la reptation du substrat, susceptible de perturber des espèces au système racinaire fragile. Le glissement progressif de la neige compactée sur la pente par gravité, combiné au précédent, peut entraîner le décapage et le sectionnement des organes aériens des végétaux. C'est l'action de ces facteurs qui détermine d'ailleurs un pattern particulier de répartition des arbres, en particulier la formation de plages

où les individus se protègent réciproquement comme c'est le cas de la disposition en rangées (couramment dénommées *ribbon forest*) des exemplaires de *Cotoneaster nummularia* récemment décrite dans le Maasker (Rhanem, 2015). De tels phénomènes morphologiques sont à rapprocher de ceux observés ailleurs et en particulier dans les régions subarctiques (Arno & Hammerly, 1985) ;

- de s'accommoder d'un sol pauvre en éléments nutritifs, ces derniers étant entraînés le long des pentes.

Chacun de ces stress est plus ou moins intense selon les conditions climatiques de l'année considérée. Tous ces faits sont classiques et ne sont rappelés ici que pour insister à nouveau sur l'environnement hostile des paysages supraforestiers du pourtour moulouyen au sein duquel le genévrier commun se trouve en situation écologique optimale.

En se référant à ces observations et en les recoupant entre elles, il semble que, parmi tous les facteurs mentionnés plus haut, l'humidité tant atmosphérique qu'édaphique soit l'un des facteurs les plus déterminants, de sorte qu'elle constitue le facteur limitant du développement du genévrier commun dans la gamme de stations étudiées, en particulier les conditions d'approvisionnement en eau. Or cet approvisionnement dépend notamment de la profondeur de son enracinement, donnée très difficile à déterminer, ainsi que de la succession de plusieurs autres contraintes d'ordre climatique au cours d'une même année, succession qui caractérise en particulier les climats de haute montagne, et tout particulièrement méditerranéens. L'exposé, même succinct, de la multiplicité des facteurs écologiques en cause sortirait du cadre ce travail. On peut seulement ici tenter un regroupement des faits en fonction de leurs significations morpho- et bioclimatique.

V - Préliminaires climatiques

Le territoire étudié, de par sa superficie très importante, offre une grande variabilité des conditions climatiques qu'il n'est pas possible de détailler ici. En fait, ce qui importe le plus dans ce travail de synthèse, c'est de dégager les traits écologiques d'ensemble qui donnent leurs originalités aux trois chaînons d'Amkaidou, Maasker et Tichchoukt., et qui permettent de dresser une vue générale de l'ambiance climatique dans laquelle se développent les populations du genévrier commun étudiées.

La structuration climatique proposée ici est élaborée à partir d'analyses des données extraites de nos travaux publiés sur ce sujet (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015) et permettant d'appréhender le plus possible, à partir de ces mêmes éléments diagnostiques, les conditions climatiques qui règnent à ce niveau. Nous avons en outre fait appel aux résultats les plus pertinents obtenus dans une série d'études menées depuis 2009, complétées de l'examen approfondi de quelques exemples particulièrement évocateurs dans la région du Haut Atlas de Midelt (Rhanem, 2009, 2010a, b, 2011, 2012a, b, 2013b).

De tous les grands massifs externes du Haut Atlas limitrophes de la plaine de la Moulouya, l'Amkaidou et le Maasker paraissent être ceux dont la flore est la plus riche, sous réserve d'un inventaire exhaustif qui reste encore à établir, à la fois par le nombre des espèces et par la variété de leur origine. Ils représentent les plus septentrionaux des chaînons et occupent par conséquent une situation biogéographique privilégiée. Cette position d'avant-garde a aussi une grande importance sur le plan climatique puisqu'ils servent de transition entre les massifs situés plus au sud, aux caractères méridionaux accusés et la large vallée de la Moulouya, aux tendances continentales et nettement moins arrosée que la zone située par exemple en avant du Moyen Atlas, mieux exposée aux vents humides porteurs de pluie. Cette pauvreté des précipitations est due à la position de la région en arrière de l'écran formé par cette dernière chaîne (Rhanem, 2011, 2012a, b et 2013b). Il s'agit toutefois de la vallée enclavée la moins déficitaire pour les précipitations où la sécheresse est, en particulier, beaucoup moins accentuée que dans les vallées plus encaissées situées plus au sud. Déchargés de la majeure partie de leur vapeur d'eau, les vents dominants qui proviennent du N-NO et apportent la masse principale des pluies n'arrivent plus à arroser ces dernières zones. Parallèlement, ainsi que nous l'avons montré (Rhanem, 2015), l'on assiste par ailleurs à un changement de régime pluviométrique.

Par contre, vis-à-vis des reliefs d'Amkaidou et du Maasker immédiatement avoisinants, l'on observe un relèvement progressif des totaux pluviométriques d'est en ouest et à mesure que l'altitude augmente. En effet, bien que situés plus au sud derrière le rempart des hauts reliefs du Moyen Atlas, ceux du Haut Atlas de Midelt sont, contrairement à ce que l'on pourrait penser, dans une situation climatique aussi favorable que celle de la périphérie du Moyen Atlas : les vents humides arrivent à franchir, depuis l'ouest, le col de Tanout-ou-Filal dont l'effet d'écran est moins accusé et arrivent donc à déborder sur la haute Moulouya. Ces flux humides se déchargent et se disloquent d'autant plus vite que la vallée est plus élargie. Il en résulte un fléchissement pluviométrique notable. En revanche, ils gardent leur taux de saturation élevé en abondant, d'ouest en est, les pentes septentrionales des reliefs imposants du Haut Atlas de Midelt, ramenant les totaux pluviométriques sur les chaînons du Maasker et d'Amkaidou, qui occupent une position périphérique bien avantageuse, à des niveaux plus élevés. De la sorte, s'établissent à nouveau d'importants foyers d'humidité sur les ubacs de ces deux chaînons, en particulier au niveau de leur étage de haute montagne. Et c'est là justement qu'il nous a été donné de voir les plus belles colonies de genévrier commun dont la position se confond la plus souvent à de plus ou moins grandes concavités topographiques fortement et longuement enneigées ; la fraîcheur de ces stations est quasi permanente tout au long de l'année.

Les précipitations dépendent de l'altitude, mais vu l'orientation et le positionnement géographique des reliefs montagneux par rapport aux apports pluviogènes, le gradient présente de notables variations, verticalement et horizontalement, et également dans le temps. Il s'agit d'un climat montagnard soumit, selon l'encaissement, à des influences surtout océaniques pour les ubacs des trois chaînons (Amkaidou, Maasker et Tichchoukt) s'exprimant avec force aux moyennes et hautes altitudes, s'atténuant vers le sud et l'est ainsi qu'en basse altitude, au contact de haute plaine de la Moulouya. Il en découle une dissymétrie considérable entre l'ouest, très arrosé, soumis au climat océanique, recevant sur certains reliefs plus de 1 m de précipitations par an, et l'est steppique plus continental et ne percevant que des moyennes annuelles de l'ordre de 200 à 300 mm (Rhanem, 2009, 2010a, 2011, 2012a, b et 2013b).

Par contre, les vents humides d'origine méditerranéenne ne jouent ici qu'un rôle limité. Il en découle un facteur de différenciation qui est là plutôt déterminé par deux gradients liés aussi bien aux variations thermiques qu'à celles des précipitations ; le premier se fait du nord-ouest au sud-est, alors que le second s'établit d'est en ouest.

Ces données pluviométriques sont corroborées par la carte des précipitations annuelles du Maroc établie par Gaussen *et al.* (1958) à l'échelle 1/2 000 000 et élaborée avec quelque précision jusqu'au niveau du versant dans les reliefs montagneux. Aussi, a-t-on adopté pour ce travail les propositions de ces auteurs, en particulier celles qui ont servi de base théorique et méthodologique au tracé des isohyètes ainsi que les subdivisions retenues caractérisant à la fois les différents secteurs des monts étudiés.

Les secteurs ainsi délimités suivant l'approche de ces auteurs par la superposition aux courbes de niveaux, en tenant compte

aussi de l'exposition au soleil, montrent des augmentations des totaux pluviométriques variables en fonction de l'altitude qui se manifestent, à des degrés divers mais d'une manière prépondérante d'une part dans tout le pays, d'autre part plus localement sur leurs versants.

Remarquons enfin que, même corrigées et complétées par l'apport des données chiffrées et d'observations empiriques, ces limites ne sont pas fondamentalement modifiées au point de bouleverser les subdivisions et les coupures climatiques qu'elles ont permis d'établir.

C'est ainsi qu'en haute montagne ces types climatiques sont diversifiés à l'extrême par les gradients altitudinaux d'une part et les effets de la topographie d'autre part. Mais, dans ce qui suit, nous ne présenterons qu'un aperçu rapide de quelques spécificités remarquables de la très grande diversité des conditions stationnelles à l'étage de haute montagne auquel est inféodé tout particulièrement le genévrier commun qui nous occupe. Il sera plus spécialement fait allusion au chaînon du Maasker où se cantonnent ses plus belles stations marocaines. Toutefois, on pourra se reporter, pour plus de détails, aux travaux susmentionnés.

VI - Approche d'une méthode et principe

La méthode suivie a été développée et appliquée dans une publication antérieure (Rhanem, 2014), et qui sera seulement résumée ici. L'approche adoptée intègre l'analyse des populations de genévrier commun dans une étude globale du milieu où elles se situent. Elle a été conduite à différentes échelles. Nous avons dans un premier temps procédé à une étude de la diversité floristique des trois chaînons et de leur complémentarité afin d'avoir une comparaison fiable de la contribution des diverses espèces aux différents groupements co-structurés ou auxquels participe le genévrier commun. Nous avons ensuite tenté de cerner l'hétérogénéité de la distribution spatiale des différentes populations de *J. communis* dans chaque massif montagneux en relation avec l'hétérogénéité structurelle rencontrée à l'échelle du versant. Pour comprendre cette distribution, nous avons effectué deux analyses complémentaires à deux échelles différentes : (i) la première consiste à définir quelles sont les variables mésologiques ou d'habitat les plus explicatives de la présence et de l'abondance de chaque espèce sur les trois massifs montagneux ; (ii) la seconde consiste à observer les modalités de réponse des différentes espèces selon l'hétérogénéité des conditions locales d'habitats. Chaque unité stationnelle est définie par un assemblage particulier de groupes d'espèces indicatrices d'une part et par un certain nombre de caractères écologiques d'autre part, cette seconde approche à l'échelle du site devant permettre de comprendre les résultats de la première à l'échelle du versant.

Cependant, nous avons été amené à reconsidérer dans l'étage de haute montagne les facteurs écologiques déterminants. Il nous a paru que toute la végétation de haute montagne pouvait s'ordonner facilement suivant deux gradients, la température et l'enneigement. Ces derniers sont structurés par l'altitude, la dépendance de la végétation avec le facteur dominant s'accroît parallèlement.

Ainsi, plus on progresse vers les hauteurs, plus il fait froid, mais plus longue est la durée du manteau nival protecteur. L'inégale répartition et la présence ou l'absence de ce manteau protecteur deviennent capitales pour la végétation. Sur les pentes fortes ou les zones soufflées par le vent, l'absence ou la rareté du manteau de neige livre la végétation au seul facteur température. Une telle différenciation impose une sélection qui se manifeste, d'une part, par la présence d'espèces différentielles et, d'autre part, par une répartition spatiale différente des espèces au sein du groupement. Ainsi par exemple, des affinités floristiques très nettes soulignées par les taches plus ou moins abondantes et leur disposition en mosaïque si caractéristique que forment en particulier les touffes de genévrier commun suffisent à elles seules à déterminer des groupements à caractère différentiel au milieu du paysage végétal environnant. Il en est de même à une échelle plus fine, par exemple au sein de la mosaïque à *J. communis* et *Cotoneaster nummularia* Fisch. & C.A. Mey. (Cotonéaster nummulaire).

Aussi, de ce qui précède, la caractérisation de la végétation fait appel à la distribution différentielle et à l'accumulation des espèces les plus significatives c'est-à-dire les espèces linnéennes représentatives de chacun des géomorphosites qui influencent la répartition de la flore, autrement dit à la répartition des divers éléments phytogéographiques envisagée plutôt sous l'angle quantitatif, tant au point de vue du nombre d'espèces spatialement voisines que de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce au sein de son aire.

Chacun de ces géomorphosites sera donc caractérisé principalement par une végétation propre, c'est-à-dire par une combinaison caractéristique, tant quantitative que qualitative, des diverses espèces végétales impliquées, parmi lesquelles le genévrier est l'un des éléments dominants. Ceci est conforté autant par les résultats obtenus à l'échelle des versants qu'à l'échelle du site.

Afin de situer le genévrier commun dans son contexte de végétation environnant et compte tenu de la configuration du terrain, nous avons donc adopté la méthode du transect phytoécologique, qui permet de mettre facilement en relation les variations du couvert végétal avec celles du milieu, surtout lorsque l'altitude joue un rôle important (Mueller-Dombois *et al.*, 1989 ; Rhanem, 2008a et 2012a). L'emploi du transect se révèle par ailleurs être une technique rapide, facile et efficace (Eberhardt, 1978 ; Godron, 1984 ; Gillison & Brewer, 1985).

À l'échelle du versant, un inventaire de la végétation est réalisé à chaque changement notable dans sa physionomie. À chaque espèce est affecté le coefficient d'abondance-dominance de la phytosociologie classique (Guinochet, 1973 ; Westhoff & van der Maarel, 1978). Une étude écologique est aussi rapidement réalisée, au cours de laquelle sont notés certains caractères du milieu physique parmi tous ceux qu'il serait possible de prendre en compte (Godron *et al.* 1968 et 1969) en particulier : l'altitude, l'exposition et la pente.

À une échelle plus fine, les unités de végétation ne sont distinguées que par la seule abondance (et non dominance) des uniques différentielles. Dans les milieux de haute montagne à l'écologie si étroite, non seulement en effet peu d'espèces peuvent vivre, mais encore, parmi elles, peu ont assez de plasticité pour couvrir toute la gamme des variations écologiques. En somme, le cortège floristique différentiel est très réduit en raison de toutes ces particularités. Ainsi, nombre d'espèces sont rares ou très localisées comme *Daphne laureola* L. et constituent, malgré leur faible fréquence, des indicatrices significatives de premier ordre au point de vue écologique. La sensibilité de ces diverses espèces au milieu est telle que leurs combinaisons ont une grande signification écologique.

Le choix des descripteurs étudiés dépend évidemment des niveaux de perception des conditions du milieu (Gounot, 1969 ; Long, 1974 ; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974 ; Sauvage, 1978 ; Daget & Godron, 1982 ; Godron, 1984 ; Gibson, 2002 ; Kent, 2012 ; Bonham, 2013). Tout est donc question d'échelle et des objectifs poursuivis.

Il convient aussi de signaler que la nomenclature retenue des espèces citées dans ce travail correspond à celle de la Flore pratique du Maroc (Fennane *et al.*, 1999, 2007 et 2014).

VII - Principaux résultats

A - Aspects de la structuration chorologique et écologique de l'aire de répartition de *J. communis*

A.1 - Remarques préliminaires

Si les facteurs climatiques, édaphiques, biotiques et écophysologiques déterminent très généralement la répartition des plantes et la structure de la végétation, en revanche, tous n'ont pas la même importance, certains jouant un rôle à l'échelle du globe et d'autres s'avérant déterminants à l'échelon régional ou local.

Par exemple à l'échelle planétaire, l'autoécologie des arbres forestiers ainsi que la distribution et la structuration des types de forêts s'inscrivent dans des séquences climatiques déterminées du nord au sud par la latitude qui dessinent sur le globe, quels que soient les sols, de vastes zones disposées en bandes grossièrement parallèles à l'équateur (Tuhkanen, 1980 ; Woodward, 1987 ; Breckle, 2002 ; Gurevitch *et al.*, 2006 ; Lomolino *et al.*, 2010). En revanche, au sein de chacun de ces biomes, la répartition des plantes est sous la dépendance de facteurs locaux de nature topo-édaphique et géomorphologique incluant aussi des aspects climatiques (Howard & Mitchell, 1985 ; Kruckeberg, 2002 ; Schultz, 2004 ; Perry *et al.*, 2008 ; Bailey, 2009). Ce filtre abiotique élimine les espèces présentes sur le site ne possédant pas les traits physiologiques nécessaires à leur survie, leur croissance ou à leur reproduction (Lambers *et al.*, 2000 ; Schulze *et al.*, 2005, Pugnaire & Valladares, 2007). Enfin, la distribution des plantes est également limitée par les facteurs biotiques comprenant notamment les interactions plante-plante comme la compétition pour des ressources et de l'espace ou facilitation (Callaway, 2007 ; Pugnaire, 2010), ainsi que les interactions plantes-organismes (Barbour *et al.*, 1998). C'est donc l'ensemble de ces trois filtres (biogéographiques, abiotiques et biotiques) qui délimite l'aire de distribution observée d'une espèce.

En conséquence, chaque espèce végétale dessine son aire d'extension spécifique dans laquelle on peut distinguer au centre une zone correspondant à l'optimum climatique où l'espèce a une vitalité maximale qui lui permet de faire face aux aléas et de se reproduire abondamment. Aux marges de cette aire, la croissance et la reproduction des arbres sont généralement limitées par des facteurs physiques, mais aussi en raison de la dispersion des individus et de la compétition avec d'autres espèces (Brussard, 1984 ; Lawton, 1993 ; Brown *et al.* 1996, Gaston, 2003 ; Lomolino *et al.*, 2010). Il s'en suit que les populations situées en limite d'aire tendent à être plus contraintes par des facteurs abiotiques, à avoir une démographie plus variable, à être plus petites et plus isolées génétiquement, de sorte que les populations marginales sont souvent rares, fragmentées et sujettes à des extinctions locales (Sagarin & Gaines, 2002 ; Holt & Keith, 2005 ; Kawecki, 2008 ; Sexton *et al.*, 2009).

Il convient toutefois de souligner que la valeur indicatrice des espèces vis-à-vis de tel ou tel facteur du milieu est une donnée très relative. Elle n'est valable qu'à l'intérieur d'une région donnée où le macroclimat peut être considéré comme constant et où la variabilité génétique du matériel végétal peut être considérée comme négligeable.

Cependant, des trois filtres successifs, seul le premier s'applique à l'échelle planétaire à l'instar des glaciations. Anticipant sur le rôle déterminant de ce phénomène qui sera discuté plus loin, disons que les fluctuations climatiques de la fin du Tertiaire et du Quaternaire ont été déterminants dans la présence d'espèces arctico-alpines dans des zones dites « refuges » des massifs montagneux bordant la Méditerranée, alors que celles-ci se rencontrent fréquemment dans des zones plus au nord. Il en est ainsi des montagnes du Moyen Atlas et du Haut Atlas au Maroc, celles qui sont étudiées ici, et qui ont également à la fois bien joué le rôle de barrières physiques que de passerelles pour la migration de ces espèces.

En effet, si la surrection des deux grandes chaînes a engendré l'individualisation d'une flore orophile extrêmement importante qui s'est différenciée à partir d'éléments autochtones, elle a aussi bénéficié, lors des périodes glaciaires, d'apports d'éléments de souche septentrionale. Ces derniers ne sont pas très nombreux et relativement peu étendus et moins variés en raison de la faible ampleur des glaciations quaternaires qu'a connue cette région et qui n'y ont laissé, du point de vue géomorphologique, des traces les plus manifestes qu'au sommet du massif de l'Ayachi (Dresch & Raynal, 1953) ; leur importance sur le plan biogéographique est toutefois de tout premier plan. En effet, ils constituent sans doute les derniers vestiges d'une flore essentiellement de souche boréo-tempérée qui a dû se développer à des périodes plus favorables sur les sommets moulouyéens. L'exemple du genévrier commun est, de ce point de vue, évocateur.

Induisant des pressions de sélection accrues sur les populations, le réchauffement progressif post-glaciaire du climat n'a permis sur leurs sommets que la persistance d'un nombre encore très réduit d'éléments septentrionaux non mésogéens mésophiles et hygrophiles, dont le maintien s'est fait dans des conditions périglaciaires très particulières. Ces éléments constituent d'un point de vue biogéographique des témoins précieux et un patrimoine à protéger. À l'inverse, ces barrières montagneuses ont conduit à leur isolement, renforcé par la présence de la Méditerranée vers le nord, et à une restriction plus accusée des flux de gènes entre leurs populations en favorisant ainsi leur différenciation par dérive génétique. Ce processus est certes lent, mais bien sensible dans le cas du genévrier commun au Maroc (Adams *et al.*, 2015). Ces échanges sont certainement anciens puisque de nombreux endémiques spécifiques ont eu le temps de s'individualiser (Quézel, 1957).

De plus, les phénomènes tectoniques liés à l'orogénèse ont mis en place ces deux grandes chaînes aux versants escarpés, modelés dans de vastes et puissantes couvertures carbonatées d'âge secondaire dans lesquels sont incorporées des roches magmatiques (comme les granites) ou métamorphiques (comme les gneiss et micaschistes) d'âge primaire, mais aussi dans la roche tendre (marno-calcaires, marnes). Cela introduit encore plus de nuances dans les reliefs et crée un compartimentage induisant une multitude de micro-biotopes qui, selon l'exposition et l'inclinaison des pentes, la présence de barres rocheuses et de thalwegs, arrivent à assurer parfois à quelques mètres de distance l'existence d'espèces thermophiles et xérophiles d'une part, cryophiles ou mésophiles d'autre part. Le caractère en mosaïque des stations permet ainsi au genévrier commun de coexister et de s'intriquer, sur de petites étendues étroitement localisées, avec des éléments de souche eurasiatique et médio-européenne, mais aussi d'origine mésogéenne qui restent de très loin prédominants.

Le genévrier commun traduit parfaitement bien cette hiérarchisation des trois filtres dont il va être question maintenant.

A.2 - Exemple de disparité continentale majeure dans la répartition mondiale du genévrier commun

La comparaison des populations du genévrier commun du nord au sud nous en fournit, en effet, un exemple particulièrement net pour illustrer tous ces phénomènes qui viennent d'être évoqués. C'est ainsi que, si l'on examine la distribution de sa fréquence relative suivant l'altitude, on constate latitudinalement un net décalage des optima vers les étages supérieurs où ce résineux semble se cantonner strictement aux seules hautes altitudes aux abords de sa limite d'extension méridionale extrême. L'écart observé est tel qu'il s'est accompagné de l'individualisation d'écotypes génétiquement différents. Aussi, les populations du genévrier commun ne présentent-elles pas le même comportement dans le Nord et dans le Sud.

A.2.1 - Aire centrale

Parmi les 117 taxons (Adams, 2014) appartenant au genre *Juniperus* (s/g *Sabina*) actuellement recensés dans le monde, le genévrier commun est l'essence qui présente l'aire naturelle de répartition la plus vaste (Figure 2). Espèce ancienne et ornithochore (moyen de dispersion très efficace sur de longues distances), le genévrier commun présente une aire de distribution qui compte quatre régions phytogéographiques qui sont d'est en ouest : nord-américaine, médio-européenne (partie du continent qui n'est ni méditerranéenne ni boréale), méditerranéenne, sino-japonaise. Toutefois, ce n'est qu'Europe du Nord qu'il occupe presque d'un seul tenant une grande partie de sa surface en y couvrant, en outre, de vastes étendues, tandis que sa présence dans les pays méditerranéens est très diffuse. Mais c'est probablement en Afrique du Nord qu'il est le moins répandu. Cette large dispersion explique des différences de tempérament comme par exemple l'abaissement de la limite altitudinale de l'aire de distribution du genévrier commun lorsqu'on se dirige vers le nord. On constatera aussi que l'aire générale s'étend moins fortement vers l'est et, à un degré moindre, vers l'ouest. Seule une infime partie s'est maintenue au sud du bassin méditerranéen, notamment au Maroc, au prix d'une migration dans l'actuel étage oroméditerranéen de quelques grands chaînons. Désormais géographiquement séparés, ces îlots suivent une évolution indépendante due à l'effet de conditions écologiques dissemblables même si la transformation systématique n'a pas encore atteint le rang de la sous-espèce ou de la variété à la différence de ses populations nordiques (Adams *et al.*, 2015).

Comme il est dit ci-dessus, cette cupressacée ligneuse, très commune en raison de sa grande plasticité écologique, est répandue un peu partout, d'où l'attribution du terme *communis* à cette espèce du genre *Juniperus* puisqu'elle croît à l'état spontané des deux côtés de l'Atlantique et que son aire s'étend jusqu'au Pacifique en passant par l'Amérique du Nord ou la Sibérie. Dans cette aire de répartition, la plus étendue pour un conifère, le genévrier commun est une essence polymorphe en pleine évolution. Il existe dans les diverses parties de son aire de multiples formes géographiques et des variétés naturelles (mais aussi horticoles), encore insuffisamment étudiées.

Le genévrier commun offre là un exemple typique et spectaculaire de l'une des essences résineuses les plus cosmopolites du monde. La carte représentée sur la figure 2 montre qu'elle est souvent extrêmement commune dans la partie septentrionale de l'hémisphère nord, quoique plus dispersée latéralement de chaque côté de son centre de gravité ; noter aussi que naturellement cette espèce devient de plus en plus rare pour finalement disparaître quasi totalement vers l'extrême Nord-Est et le Nord-Ouest, avec de rares stations disjointes, tandis que ses limites orientale et occidentale s'étendent à peu près parallèlement aux côtes océaniques, d'où sa désignation d'espèce circumpolaire.

À travers son immense extension pan-holarctique (Figure 2) qui recouvre donc tous les biomes tempérés et boréaux de l'hémisphère nord, le climat change naturellement beaucoup du nord au sud autant que d'est en ouest, et avec lui l'abondance et la densité du genévrier, de sorte que ce taxon boréo-tempéré accuse, du point de vue chorologique, des aires de distributions d'inégales importances selon les continents. Chacune est caractérisée par des attributs écologiques et biologiques propres. Mais, les modifications en présence et en proportions s'opèrent d'une part dans toutes les directions depuis le territoire médio-européen où le genévrier commun est très largement répandu et particulièrement abondant du nord au sud dans une grande partie de l'Europe, et, d'autre part, des basses altitudes vers la haute montagne.

Fort de ce constat, il est donc parfaitement normal qu'au sein de l'aire de répartition gigantesque de cette essence de distribution arctico-alpine *J. communis* ait différencié plusieurs micromorphes face à ces divers types de milieux, ce qui se traduit par l'individualisation de quelques taxons intraspécifiques, mais aussi par l'existence de nombreuses formes intermédiaires.

Si la délimitation de l'aire totale est théoriquement facile, il n'en va pas de même dans la pratique parce que cette conception est beaucoup trop statique et n'existe pas de façon bien absolue. En effet, l'extrême diversité physiographique des territoires concernés et les facteurs d'isolement et de passerelle dus aux nombreuses montagnes, péninsules et îles introduisent une marqueterie de climats locaux dont les répercussions sur la distribution du genévrier commun sont considérables et qui se traduisent par une variation progressive certes mais bien sensible au lieu d'une coupure rigide. Disons tout de suite que tout est une question d'échelle. Bien entendu, il sera ainsi souvent possible de tracer sur une carte une « limite » assez correcte, mais à fort petite échelle, ce qu'expriment bien les données consignées sur la figure 2.

Aussi, au niveau mondial, cette carte où sont indiquées les densités de ses localités dont deux seulement, franchement isolées de toutes les autres, sont situées en Afrique du Nord ne donne-t-elle qu'une idée très insuffisante de sa répartition, en particulier sur le nombre et la taille de ces populations, autrement dit, si un point correspond bien à une localité connue, il peut aussi bien indiquer une station où le genévrier commun n'y a été observé qu'un très petit nombre de fois que celle où il est par contre abondant. En effet, la dispersion sporadique n'a pas les mêmes significations biogéographiques et écologiques que la présence dense. C'est une condition indispensable à une bonne compréhension de l'aire de distribution. Le point de vue taxonomique doit également faire l'objet d'une attention particulière. L'existence de micromorphes spéciaux, impliquant une grande homogénéité morphologique, adaptés à des biotopes particuliers, permet de mieux comprendre la vaste répartition de *J. communis* tandis qu'une détermination exacte des taxons infraspécifiques ou même des écotypes peut montrer que certaines localisations ne sont pas uniquement dues à des facteurs du milieu physique. En effet, le genévrier commun présente une très grande variabilité intra-spécifique et nécessite l'usage de nombreux caractères pour identifier la sous-espèce d'un individu.

Quoi qu'il en soit et ainsi que le montre la figure 2, si l'on considère l'espèce biologique prise en sens le plus large, c'est-à-dire une espèce collective regroupant l'ensemble des taxons morphologiquement apparentés (eurasiatiques, nord-africains et nord-américains) dont les populations peuvent échanger des gènes, *Juniperus communis* montre tous les types de port, depuis les formes érigées jusqu'aux formes rampantes, se développe aussi bien sous climat océanique que continental comme en témoigne sa large distribution qui s'étend sur presque toute l'Europe (à l'exception des Açores, îles Baléares et la Crète), l'Afrique du Nord, l'Asie du Nord, jusqu'à l'Himalaya vers le sud, et en Amérique du Nord des montagnes du nord de la Californie

à la Pennsylvanie. Cependant, s'il occupe une large superficie à peu près continue au nord, il n'en est pas de même au sud où il est confiné à des portions de terrain montagneuses de plus en plus dispersées et isolées.

L'étude des aires de répartition apporte beaucoup à la connaissance de l'écologie des espèces et à l'histoire de la mise en place des flores. À l'échelle planétaire, l'examen de la carte précitée révèle ainsi que la distribution du genévrier commun à l'intérieur de l'enveloppe chorologique globale est due à peu près exclusivement au macroclimat que reflète son extension sur différents biomes. Mais, alors que dans les deux autres continents la répartition spatiale du genévrier se caractérise par une constellation d'aires satellites de faibles étendues, il présente en Europe une surface d'extension majeure. C'est là en outre qu'il présente à l'heure actuelle le plus de taxons infra-spécifiques entrant dans des écosystèmes qui ne sont pas forcément homologues, et sans doute aussi où il s'est individualisé. Un coup d'œil d'ensemble sur cette aire de dispersion montre par ailleurs que le centre se trouve dans les zones les plus tempérées de la région médio-européenne. Son optimum climatique se situe par conséquent sous un climat tempéré assez froid à très froid. Au sud, la limite naturelle du genévrier est déterminée par la sécheresse. Au nord et dans l'ouest ainsi que vers l'est, par contre c'est l'excès du froid qui freine son expansion.

Cette espèce européenne par excellence, à tendance subatlantique (Figure 2), se rencontre en effet sur 4 000 km du nord au sud, depuis la zone de la toundra arctique, par 70° de latitude nord, à la limite de la végétation forestière, jusqu'aux montagnes du sud de l'Europe, voire plus au sud au Maroc par 30° de latitude nord environ (Farjon & Filer, 2013). Sa grande plasticité est à l'origine de cette immense extension pan-holarctique que trahit sa répartition longitudinale d'un seul tenant, sur 20 000 km environ, d'est en ouest à travers l'Eurasie (depuis l'Islande à l'ouest jusqu'au Japon à l'est) et l'Amérique du Nord (du Pacifique jusqu'aux côtes atlantiques). Notons que c'est entre ces latitudes que se trouvent rassemblées la plupart des grandes masses montagneuses du globe. C'est là aussi que se rencontrent les trois quarts des surfaces attribuées à la haute montagne, dont l'ensemble forme ce qui est ordinairement appelé étage supraforestier (Ozenda, 2002). Il s'en suit aussi une extension altitudinale très prononcée puisque le genévrier commun peut être présent depuis le niveau de la mer jusqu'à l'étage subalpin ou oroméditerranéen, atteignant même 3 150 m d'altitude au Maroc (Rhanem, 2014). C'est ce qui fait que l'on parle à son égard aussi bien d'espèce arctico-alpine que boréo-montagnarde. Ce triple gradient rend compte de l'extrême variabilité morphologique et génétique de ce taxon et de la grande diversité des habitats qu'il occupe. Cela s'accompagne, dans son aire de distribution actuelle, par une forte variabilité en présence et en proportions et par une diversité des cortèges floristiques associés depuis le territoire médio-européen dans toutes les directions et des basses altitudes vers la haute montagne.

Cette distribution montre bien le tempérament plastique du genévrier commun. En dépit de cette plasticité écologique, plus personne ne conteste actuellement que le genévrier commun ne forme qu'une seule et unique espèce. Le nombre de variétés à distinguer à l'intérieur de cette unique espèce est plus discuté.

De distribution boréo-tempérée, le genévrier commun offre un bon exemple de l'existence, pour une même espèce, en des territoires et des stations diverses, de sous-espèces à caractères définis et héréditaires, caractères tant morphologiques que physiologiques.

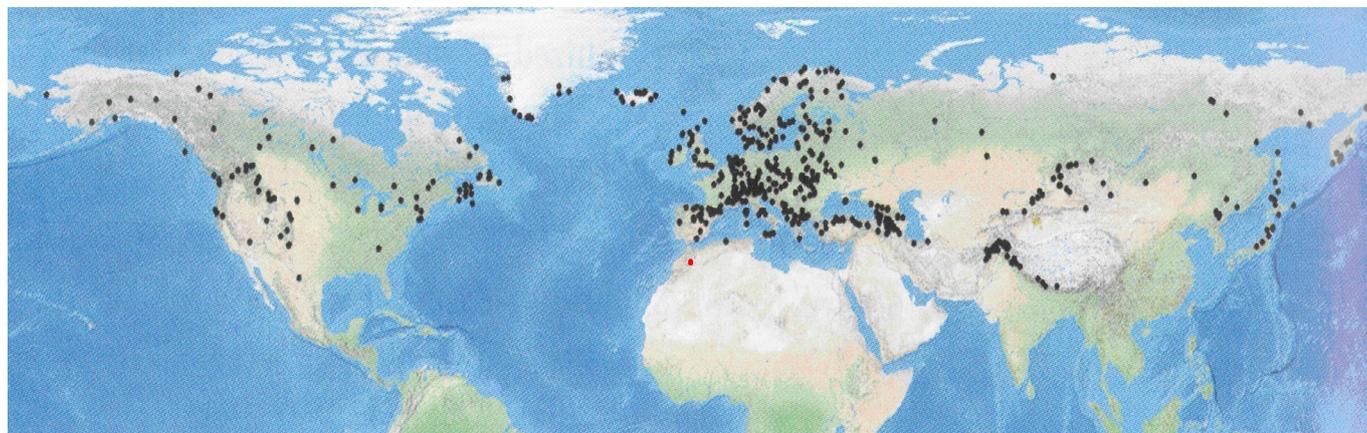


Figure 2. Tendances générales des limites approximatives et disparités continentales dans la distribution générale de *J. communis*, incluant ses subdivisions intraspécifiques, dans le monde (cercles noirs) le long de l'hémisphère nord (d'après Farjon & Filer, 2013) avec l'indication de sa localisation au Maroc (cercle rouge), légèrement modifiée d'après nos propres observations, et qui n'est représenté que par un petit groupe extrême-méridional. Les points noirs figurent les localités de *J. communis*, hormis au Maroc où une seule aire globale a été considérée relevant de ses ultimes stations très isolées subsistant çà et là au sud de son aire partielle méditerranéenne, car l'échelle n'autorise pas une distinction chorologique fine. Notons que les stations ne forment que des nuages de points plus ou moins denses, d'autant moins serrés que les biotopes qui lui conviennent sont plus spéciaux. Elles s'y sont maintenues à la faveur de conditions géomorphologiques et écologiques dont la coïncidence favorable reproduit sans doute assez bien l'ensemble des conditions propices régnant dans l'aire principale actuelle. Sa répartition dépend à la fois de la latitude, de l'altitude et de l'éloignement de l'océan. Sur cette figure, seul le rythme de la diminution avec la longitude est bien plus mis en évidence.

Il en est ainsi par exemple au Maroc où, isolé dans les Atlas depuis la dernière glaciation, comme on le verra ci-après, le genévrier commun a dû s'adapter à un contexte écologique sensiblement différent de son aire d'origine qui s'étend plus au nord. Cette situation est généralement attribuée à une évolution indépendante due à l'effet de conditions écologiques dissemblables. Il convient toutefois de souligner que le maximum de différenciation est réalisé en Europe où a lieu la remontée de la plus grande partie de l'aire du genévrier commun. Seuls quelques petits fragments se sont maintenus en région méditerranéenne où sa distribution serait donc un reliquat des conditions climatiques postglaciaires, mais au prix d'une migration dans l'actuel étage de haute montagne des grandes chaînes où le genévrier commun présente toutefois une aire géographique disloquée dont il va être question maintenant.

A.2.2 - Aire périphérique méditerranéenne

S'il existe, chez le genévrier commun, des caractères floristiques nettement tranchés entre le nord et le sud de l'Europe, explicables pour une grande part par des causes climatiques, il faut constater que l'opposition la plus marquée est celle qui règne surtout de part et d'autre de l'importante limite méridionale du bassin circumméditerranéen. Entre l'abondance et la très grande superficie de ses populations dans son centre de gravité au nord et l'isolement et la fragmentation de ses habitats au sud, son absence quasi brutale observée dans l'espace intermédiaire nous laisse supposer que la mer Méditerranée agirait comme une barrière éco-géographique à sa diffusion au-delà de laquelle les conditions topoclimatiques ne sont plus idéalement propices à son développement. Outre le climat plus chaud et moins humide au sud du bassin circumméditerranéen, l'absence de ponts terrestres nord-sud pourrait avoir accentué cette rareté. En augmentant le risque d'extinction, au regard du nombre de localités présentes au sud de son aire méditerranéenne, la désintégration qui en a découlé a influé sur la structure spatiale de ces populations relictuelles (dont les morphostructures sont aussi très différentes), aboutissant à leur réorganisation en taches dans un paysage néoformé.

L'examen de la répartition du genévrier commun sur le pourtour méditerranéen (Figure 2) souligne par ailleurs que, s'il existe un continuum continental depuis le nord de la Méditerranée occidentale jusqu'à l'extrême orient, la mer Méditerranée représente une barrière infranchissable pour les populations du rebord septentrional de la Méditerranée orientale. Il est vrai aussi que les espaces vitaux, en petit nombre et très réduits au demeurant, où le genévrier commun a trouvé refuge - par exemple sur son rebord sud-occidental - font totalement défaut au sud de la Méditerranée orientale comme le montre sa distribution périméditerranéenne (Figure 2). Ce sont justement de tels micro-refuges situés sur les marges les plus septentrionales de la partie sud du bassin méditerranéen qui font l'objet de cet article.

L'échelle de la carte, si elle n'autorise pas la distinction fine des coupures, nous fournit cependant de précieux renseignements et permet d'en dégager, dans son état actuel et en faisant abstraction de toute idée préconçue au sujet de la qualification phytogéographique, quelques grands traits marqués par plusieurs stades dans sa raréfaction et que l'on peut caractériser par :

- l'opposition entre le nord où il présente une large distribution continue et le sud où il est quasiment absent ;
- la plus grande densité de stations au niveau de son aire européenne où il présente aussi une amplitude écologique beaucoup plus large, tandis qu'il est moins répandu à l'est et à l'ouest avec une raréfaction manifeste. Dans ce cas, la sensibilité aux climats arctique et sibérien est à cet égard à peu près certaine. Sa répartition plurimodale est de ce point de vue une des plus flagrantes avec : i) l'occupation de situations géographiques latitudinales et longitudinales sous diverses conditions macroclimatiques et, d'une façon plus générale, une amplitude altitudinale considérable ; ii) un plus fort morcellement de son aire autour de la Méditerranée où les incursions dissymétriques sur son pourtour sont révélées par des différences de densité très marquées des populations disjointes de tailles variables selon la longitude et la latitude ;
- la dislocation de son aire d'extension, tant en ce qui concerne le nombre d'individus que de localités, à ses franges orientale et occidentale où ses populations se raréfient sensiblement vers le NE et en direction du NO en disparaissant progressivement ; cette dislocation est moins tranchée que sur sa lisière méridionale qui marque un arrêt brutal au seuil de la Méditerranée où le genévrier commun s'arrête à peu près en ne la franchissant guère si ce n'est à son extrémité occidentale où il réapparaît et au-delà de laquelle on ne trouve plus que de rares stations extrêmes, de sorte qu'il n'est plus représenté, sur sa rive sud, que par quelques colonies fortement disjointes. Un degré de raréfaction plus prononcé aboutit à sa disparition actuelle au sud de la Méditerranée, disparition provoquée sans doute par l'absence totale de hautes dépressions dans les étages supraforestiers des massifs frontaux combinée avec une pluviosité estivale très faible voire nulle, selon les régions, alors que les températures élevées provoquent un stress hydrique que le genévrier commun doit éviter, et ce en dépit d'un hiver humide, également plus ou moins froid selon les régions. Ce type de climat, désigné sous le qualificatif de « méditerranéen » (Daget, 1977a et b, 1980 ; Daget & David, 1982 ; Emberger, 1955 et 1964), domine la région de même nom depuis 2,8 millions d'années (Blondel *et al.*, 2010). Sa méditerranéité le démarque des climats axériques (sans saison sèche) vers le nord et des climats caractérisés une sécheresse quasi permanente (climats désertiques), qui limitent, vers le sud, l'aire de répartition du genévrier commun, lequel n'y constitue plus que des populations que l'on peut qualifier de marginales (c'est-à-dire en marge de l'aire de répartition principale). Il est cependant à signaler que certaines régions situées à l'extérieur du périmètre géographique méditerranéen bénéficient aussi d'un climat méditerranéen.

Il convient néanmoins de noter que sa présence à l'extrémité NO de l'Afrique est strictement conditionnée par le milieu particulier. Il en est ainsi au Maroc où les dernières colonies du genévrier commun en situation de limite méridionale extrême se trouvent reléguées dans des zones montagneuses calcaires dispersées et isolées dans des portions plutôt élevées, préférentiellement en haute altitude, où des conditions stationnelles modulent les tendances générales du climat et favorisent localement cette espèce sous l'effet d'une compensation complexe de facteurs écologiques, en particulier géomorphologiques et topographiques.

Cependant, le grand trait commun demeure leur confinement à des géomorphosites vallonnés de haute altitude où le genévrier commun prend un développement accru. Il y atteint certainement l'extrême limite sud-orientale de son aire de répartition en Afrique du Nord. Ces couloirs alticoles plus ou moins profonds interviennent donc comme facteur thermo-ombrophile (topoclimat frais et humide) compensateur d'une latitude moins nordique, mais aussi à la conjonction de conditions géomorphologiques particulières (pentes fortes instables exposées au nord, secteurs confinés, éboulis), de sorte que ces milieux semblent être un lieu de refuge pour ce taxon dont l'extension a été limitée à la suite du retrait des glaciers. La qualité biologique de tels habitats est très élevée du fait de leur très faible occurrence et de la présence d'espèces rares.

Ces données bio-écologiques et chorologiques s'avèrent donc cruciales dans la compréhension de ces situations de rareté et des processus phytogéographiques à l'origine de l'exiguïté de son aire de distribution en Afrique du Nord et spécialement au Maroc. Ce phénomène a pour corollaire une spécialisation écologique étroite.

Dans cet esprit, l'étude de sa répartition, ou chorologie, peut aussi servir de guide pour comprendre ou pressentir ses limites écologiques illustrées par la rareté ou l'absence d'habitats favorables. Ainsi la distribution périphérique du genévrier, en particulier dans sa frange méditerranéenne est, à cet égard, très démonstrative. Comme le souligne la figure 2, dans cette zone, le genévrier commun affiche brutalement une importance beaucoup plus réduite, présentant des surfaces très peu étendues (certes inégalement accusées) en raison vraisemblablement de ses caractères très particuliers de cette zone, notamment sa grande sécheresse d'ensemble d'autant plus contraignante sur ses marges méridionales. Déjà sensible assez nettement aux abords de sa rive nord, cet appauvrissement s'accroît fortement au sud du fait d'une plus grande sécheresse. On peut dire dès maintenant que ce genévrier boréo-montagnard est en limite vers le sud au voisinage du pourtour méditerranéen où ses populations, ne se présentant plus que par taches hétérogènes à aire discontinue, disparaissent en général brusquement

par suite des fortes sécheresses estivales plus prononcées qui affectent le sud du bassin circumméditerranéen. Seules des influences géomorphologiques, comme la présence de grands réceptacles à neige, se superposent aux causes climatiques de répartition régionale plus ou moins fortement modulées par les conditions locales ou stationnelles. Dans ce dernier cas, des foyers de condensations, en particulier durant la période de végétation, matérialisés par la forte nébulosité observée dans ces géomorphosites du fait de leur position en partie supérieure de hauts reliefs exposés formant écran (renforcement de la pluviosité sur les avancées Amkaidou-Maasker), sont aussi susceptibles de compenser l'insuffisance des précipitations, donnant à ces milieux des caractères propres très contrastés. Il n'est donc pas étonnant de constater la répartition à peu près concomitante des splendides populations de genévrier commun avec ces véritables îlots de fraîcheur, mais il n'y a pas de coïncidence absolue. Ce sont par ailleurs des biotopes qui se distinguent aussi par la grande originalité de leur substrat où prédominent d'exceptionnels placages quaternaires d'éboulis périglaciaires (ce qui paraît révélateur d'un topoclimat nettement plus froid), régulièrement répartis, quoique parfois rares, à flore spéciale (dont le genévrier commun est l'élément majeur) sur les fortes pentes. Ils masquent, ici, assez fréquemment le substratum calcaire compact pratiquement identique et peuvent contribuer à certains réajustements chorologiques. Sont tout aussi particulièrement remarquables, à cet égard, la présence, ici, comme dans bien d'autres cas, de reliefs calcaires, aux pentes souvent accusées, mais aussi de nombreux affleurements rocheux, et qui déterminent des topoclimats fortement contrastés entraînant une grande diversité de la végétation, d'où la distinction de plusieurs mosaïques d'entités géographiques, aux limites parfois imprécises. Cependant, le déterminisme édapho-topoclimatique et géomorphologique des populations de genévrier commun est dans la plupart des cas quasiment respecté, avec des signes d'envahissement tout particulièrement des gélifractions identifiables surtout par leur aplatissement marqué (le calcaire massif se débite en débris plats sous l'effet de la cryoclastie), mais aussi par de moins bons critères comme leurs formes anguleuses avec parfois la présence de cupules de gel.

Ainsi, bien que des mesures soient ici extrêmement difficiles, car il s'agit plus de brouillards et d'accentuation de l'humidité atmosphérique (qualifiées communément de précipitations occultes) que de neige (rarement de pluie), il semble bien que l'influence du topoclimat créé, combinée à celle de la géomorphologie et de l'édaphisme, a joué (et joue encore) le principal rôle dans le maintien dans ces vallons plus humides de ces fragments de populations qui s'opposent absolument à la végétation des stations immédiatement voisines, en dépit de leur altitude identique, au sein des étages oro- et montagnard méditerranéen où le genévrier commun est généralement absent. L'étude stationnelle de l'évapotranspiration serait ici du plus grand intérêt.

Il convient par ailleurs de remarquer que de telles stations occupent des surfaces faibles au Maroc, correspondant à des exigences écologiques bien précises localement très favorables. Le genévrier ne joue alors qu'un rôle très marginal dans les structures de végétation.

Ainsi, si ce résineux rampant est rare au Maroc, c'est avant tout en raison de ses strictes exigences écologiques. Son aire est alors morcelée en îlots, d'étendues variables, parfois minuscules (stations isolées de son aire principale boréo-tempérée), souvent légèrement séparées, et marquant son ultime limite vers le sud par quelques populations à effectif réduit caractérisées par des particularités de leur flore et de leurs groupements végétaux.

Aussi, ces localités isolées, au double sens du terme, offrent-elles, en fait, un grand intérêt biologique. Les populations ainsi isolées subissent lentement une microévolution indépendante de celle de la population principale, donnant naissance soit à des écotypes (différenciation physiologique), soit à des races géographiques (différenciation morphologique) génétiquement différents de la sous-espèce qui occupe le noyau central. Bien entendu, il se peut que les variations génétiques au sein de l'aire principale aient été plus importantes que dans l'aire disjointe.

Par conséquent, ces stations isolées, véritables lieux potentiels de spéciation, sont particulièrement dignes d'être protégées. Leur destruction constituerait un fait irréversible, qui ne peut être réparé, même par la réintroduction d'individus de la même espèce, car inévitablement d'origine et donc de génotypes différents.

Outre le fait de la localisation préférentielle ou exclusive du genévrier commun au Maroc, une autre remarque non moins importante concerne plutôt des faits d'ordre quantitatif. L'appauvrissement est ainsi évident au fur et à mesure que l'on se dirige vers le sud et que l'on s'éloigne des masses septentrionales. De tels phénomènes de diminution des effectifs à partir d'un noyau à fortes densités évoquent l'existence de foyers probables de diversifications et de dispersion des formes confinées et éparpillées sous la forme d'un semis de petites populations satellites comme il a été signalé ci-dessus. En outre, ces processus ont été renforcés par l'apparition de barrières d'isolement qui a contribué à la disjonction de l'aire du genévrier commun et ont produit une différenciation de ses variétés à partir du taxon d'origine, dans les portions de l'aire ainsi isolée et par suite à l'établissement de zones refuges que l'on peut considérer comme des biotopes d'exception ayant assuré la survie du taxon aux grandes crises climatiques quaternaires.

A.2.3 - Extrême limite sud d'aire : conditions géomorphologiques favorables au genévrier commun et critères pris en compte dans le Haut Atlas de Midelt

Longtemps méconnues et confondues avec des chaméphytes épineux en coussin et les formes buissonnantes de genévrier oxycèdre, mais aussi avec des arbustes bas, caducifoliés ou sempervirents, les colonies de genévrier commun que nous avons découvertes dans le Haut Atlas de Midelt sont non seulement les plus méridionales, mais également les plus élevées en altitude. Néanmoins, dans ce territoire, seuls les hauts reliefs d'Amkaidou et du Maasker qui se dressent sur le rebord méridional de la grande dépression de la Moulouya présentent une grande extension altitudinale et chez lesquels le couple altitude-latitude permet au genévrier de monter aussi haut en altitude (jusqu'à 3 150 m) dans un étage de haute montagne fortement développé et d'y atteindre un maximum de fréquence et d'épanouissement. En même temps, ce résineux atteint, dans cette portion de territoire, l'extrémité orientale de son aire de répartition régionale, notamment aux confins du chaînon d'Amkaidou. Sa limite absolue, qui suit une ligne passant approximativement par le cirque de Jaafar, est à mettre en parallèle avec le gradient décroissant des précipitations qu'on observe depuis l'ouest jusqu'à l'est de la région considérée. On est donc manifestement ici en présence des derniers vestiges de ses populations autrefois beaucoup plus répandues et dont le maintien dans ces stations alticoles semble dû avant tout à des conditions mésologiques particulières. En témoigne la préférence que manifestent ces populations résiduelles de genévrier commun pour les éboulis instables dans toute l'étendue de son aire principale qui s'exacerbe ici en une exigence très stricte. Notons toutefois que cette spécialisation s'atténue très vite lorsqu'on s'éloigne de ces zones de prédilection et qu'on pénètre dans les secteurs forestiers où sa vitalité est alors fortement réduite.

Ces nouvelles localités correspondent à des milieux alticoles dans lesquels le gel comme la neige jouent un rôle morphoclimatique non négligeable. De plus, dans cette même région où le climat général est déjà ordinairement humide, la présence des hauts chaînons d'Amkaidou et du Maasker détermine l'existence de pôles de condensation. Chacun de ces deux reliefs correspond à

un pôle des plus froid et surtout des plus humides où se sont réfugiés séparément les deux noyaux principaux de populations de genévrier commun, noyaux également étroitement reliés à la géomorphologie, en particulier le modelé périglaciaire, puisqu'ils couvrent presque d'un seul tenant l'essentiel des dépressions tapissées d'éboulis des hauts ubacs de ces chaînons.

Dans ces ensembles où le topo-climat est l'un des critères fondamentaux dans l'individualisation de ses populations, nous avons constaté que la simple observation physiographique révèle très vite la prédominance des processus géomorphologiques à tendances de plus en plus froides vers le haut qui exercent également un très fort contrôle sur la répartition du genévrier commun. La comparaison, de ce point de vue, entre les niches de nivation du Maasker et celles d'Amkaidou confirme par ailleurs avec une particulière netteté l'influence considérable que revêtent la pente, le commandement de leurs versants, dont les effets sont amplifiés par l'exposition, et le moment précis du déneigement dans la géomorphologie de ces hautes dépressions juxta-sommitales.

C'est surtout en versants nord des monts d'Amkaidou et du Maasker, les deux plus hauts reliefs qui bordent la haute plaine de la Moulouya au sud où les altitudes dépassent souvent 3 000 m, que tous ces phénomènes prennent toute leur signification en raison de précipitations, neigeuses essentiellement, plus abondantes et d'un faible ensoleillement. L'étage de haute montagne y est relativement très étendu par rapport à celui des autres chaînons périphériques en contre-haut de la bordure septentrionale de la Moulouya, dont l'altitude diminue progressivement et les arbres atteignent parfois les lignes de crête vers l'est et vers l'ouest.

Ces milieux supraforestiers présentent donc dans ces deux hauts massifs montagneux précités un grand intérêt géo-écologique. Ils sont nettement plus concernés, avec une concentration maximale des plages de genévrier commun dans les plus ou moins larges dépressions juxta-sommitales privilégiées qui ont probablement constitué la base de foyers de dispersion de ses populations ; les comparer est d'un intérêt évident. Les lignes qui suivent s'inspirent de nos propres recherches (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015).

Si l'on fait le bilan de leurs résultats, on notera l'isolement et la position d'avant-poste de ces deux anticlinaux. Combinés avec de nombreux autres traits communs : alignements orographiques SO - NE le long de la zone axiale atlasique, lourdeur des crêtes, altitudes élevées, volumes puissants et dénivelés d'une grande ampleur, ils donnent une explication à la fois pour la localisation préférentielle du genévrier commun et l'exacerbation des processus climatiques et morphodynamiques en dépit de leur situation déjà méridionale, puisque tous deux proches du 30^e parallèle.

Signalons aussi, fait très important, que la présence de formes et de formations quaternaires témoigne aussi de conditions climatiques sévères tout en tenant compte du fait que leurs profils et leurs matériaux peuvent aussi dépendre des variations climatiques actuelles. Ainsi, un enneigement important et étendu sur cinq mois, une forte amplitude thermique (tant saisonnière que journalière), l'action très importante du vent maintiennent encore actuellement sur leurs parties sommitales une dynamique active, essentiellement nivale. Cependant, ce n'est qu'en versant nord seulement et au-dessus de 2 700 m que les processus cryoniques sont encore suffisamment actifs pour entretenir localement une éboulisation fonctionnelle.

Le rôle de l'exposition n'est pas absent à cet étage, mais, contrairement aux étages inférieurs, l'exposition au vent est beaucoup plus importante que l'exposition au soleil, les versants vers l'est et vers l'ouest apparaissant très dissemblables. Il ne s'agit pas ici de l'opposition à l'échelle du chaînon entre le versant nord et le versant sud, mais seulement à l'échelle du

versant. La suralimentation neigeuse sur les versants exposés à l'est, notamment au droit des cols, entrave les phénomènes de gélivation beaucoup plus actifs sur les versants au vent qui se trouvent nappés de blocs issus du démantèlement des chicots rocheux. La rareté des blocs sur les versants exposés à l'est s'explique par le rôle protecteur de la neige contre la gélivation, mais aussi par leur accumulation de ceux-ci en aval des plaques de neige. La répartition des blocs se révèle un bon critère pour connaître l'importance du manteau nival à cette altitude. Cette opposition s'estompe dès que la durée et l'épaisseur du manteau nival décroissent.

L'autre aspect important de point de vue géomorphologique est le comportement variable de la fonte des neiges selon l'orientation. Sur les pentes ouest plus ensoleillées, la fonte commence plutôt, comme on le voit nettement sur le Maasker et dont la zébrure de neige très caractéristique de ses hauts vallons en est le meilleur révélateur (photo 8). Cette fonte plus ou moins rapide qui



Photo 8. Partie orientale de l'ubac du Maasker reconnaissable aux taches plus sombres, constituées par le genévrier et le cotonéaster, que l'on devine sur le haut versant. Ses hauts vallons zébrés de neige, où l'action de l'alternance gel-dégel joue un rôle morphogénique de tout premier ordre.

survient à ce niveau et à cette orientation sature le sol et l'expose de cette façon aux contrastes thermiques quotidiens qui se produisent en saison froide, de sorte que, durant une grande partie de l'hiver et à un degré moindre au printemps, le sol se trouve à nu et subit d'une manière intense des alternances de gel et de dégel. Le substrat, imbibé de l'eau de fonte des neiges, gèle la nuit sur toute l'épaisseur de son profil. La roche mère, lorsqu'elle n'est pas trop éloignée, est également dégradée par l'action du gel. Durant la journée le dégel transforme le sol en une sorte de mélange visqueux sur lequel on a grand-peine à se tenir en équilibre.

D'un autre côté, sous l'effet de la gravité, en raison des fortes déclivités auxquelles nous faisons allusion précédemment, ces substrats fluides glissent insensiblement le long des pentes pour aller colluvionner les dépressions ou envoyer les éboulis

inférieurs. Dans de tels substrats enrichis progressivement de fines et plus ou moins stabilisés, les xérophytes épineux en coussinet aux racines pivotantes sont capables de s'installer aux côtés du genévrier commun, de même que quelques graminées du genre *Festuca* à système racinaire puissant.

L'entraînement vers l'aval des matériaux fins du substrat a pour corollaire un enrichissement relatif de ce dernier en éléments grossiers, d'où l'aspect caillouteux des stations à xérophytes épineux, allant parfois jusqu'à simuler un véritable éboulis. L'entraînement des couches superficielles favorise l'altération mécanique de la roche sous-jacente, d'où l'apport permanent de matériel de remplacement.

Par contre les flancs d'en face exposés à l'est connaissent des conditions plus stables dues à la protection permanente du manteau neigeux pendant la saison froide. On observe un phénomène très semblable sur les parties convexes et concaves. Les premières subissent des processus de gelée intenses et de brusques sauts de température, sans compter qu'elles retiennent en outre beaucoup moins d'humidité. Les secondes abritent souvent des congères et développent à leur périphérie des conditions microclimatiques très froides et des milieux saturés. Sur le terrain, il est possible de bien séparer ces deux groupes de milieux, distincts à la fois par la végétation, la géomorphologie et la flore.



Photo 9. Touffes de *J. communis* totalement ensevelies sous un épais manteau neigeux ; leurs emplacements se manifestent sous la forme de monticules plus ou moins rapprochés donnant à la surface son aspect moutonné. En revanche, les cépées de *C. nummularia*, moins ligneuses et plus flexibles, arrivent à se redresser. Notons au passage qu'elles réalisent des linéaments parallèles plus ou moins parfaitement réussis.

déterminée par la présence ou l'absence d'éboulis calcaires mobiles. Parce que le genévrier semble tolérer des substrats rocheux, il s'étend de ce fait sur les deux flancs avec toutefois des touffes de bonne vitalité et une plus grande compacité, dotées d'un dynamisme important sur les pentes tapissées d'éboulis tournées à l'ouest ; le cotonéaster, en limite d'aire, possède une amplitude écologique plus restreinte. On notera à ce propos que, si ces deux espèces arbustives préfèrent les stations longuement couvertes de neige, la première est toutefois infiniment moins thermophile que la seconde et beaucoup plus liée qu'elle aux substrats humides en permanence. Remarquons aussi que *C. nummularia*, moins alticole, tout en étant cependant légèrement plus thermophile, est présent en abondance sur les pentes exposées à l'ouest, davantage au soleil vespéral et les plus vite déneigées. Dans ce dernier cas, les forces de nivo-glisement à l'origine des coulées de neige l'emportent souvent sur les forces stabilisatrices de la végétation, de sorte que les branches de ces deux ligneux se couchent vers l'aval et peuvent même être totalement recouvertes ou emportées, leur système racinaire s'accommodant aussi parfaitement des mouvements superficiels.

Par contre, dès que l'on passe latéralement de l'ouest à l'est du vallon, le cotonéaster disparaît brutalement sur les pentes tournées à l'est, revêtues le plus longtemps de neige, tandis que le genévrier devient beaucoup plus rare et ne forme plus que des touffes subhorizontales plaquées à même le sol, de surcroît très éparées et à faible recouvrement. Les exemples de telles transitions très tranchées sont surtout fréquents au Maasker où le cotonéaster est infiniment plus abondant et mieux développé qu'en Amkaidou où il se raréfie à mesure que l'on progresse vers l'est. Cette particularité constitue donc un bon critère distinctif entre les deux chaînons. La limite entre ces deux types déterminés par l'exposition et des conditions édapho-topoclimatiques suit le tracé des thalwegs.

L'exposition ouest convient particulièrement au cotonéaster avec un microclimat très différent de l'environnement global qui règne sur le haut versant, alors que le genévrier commun, bien que pouvant se contenter des expositions O ou même E, beaucoup moins abondant sur cette dernière exposition il est vrai, occupe une plus grande surface. Si les deux autécologies se recouvrent partiellement, il n'en reste pas moins qu'elles sont bien différentes.

Ces différences de comportement sont dues i) à la situation en contrebas de croupes qui assure une importante et prolongée saturation en eau, et ii) à l'orientation qui détermine la date de fonte ; celle-ci est infiniment plus précoce sur les pentes ouest et intervient à un moment où les températures minimums sont encore assez basses pour entraîner une nette cryoturbation, mais où les maximums - justement par suite de l'exposition O - ne sont pas suffisants pour réchauffer le sol trop riche en eau et contrebalancer l'influence des minimums thermiques.

De ce point de vue et ainsi que nous l'avons montré dans une récente publication (Rhanem, 2015), ces différents contextes microgéomorphologiques aux microclimats et aux substrats bien différents influent sur la distribution spatiale du genévrier commun et du cotonéaster nummulaire (*Cotoneaster nummularia* Fisch. & C.A. Mey.) sur les hauts vallons du chaînon du Maasker (photo 9), même si ces taxons semblent avoir des tempéraments distincts ; sans aller jusqu'à s'exclure, les deux espèces présentent tout de même une écologie nettement dissemblable bien mise en évidence sur leurs flancs orientaux et occidentaux respectivement. Elle précise parfaitement les rapports entre les deux espèces qui se mêlent, dans des proportions très diverses, aux xérophytes épineux en coussin. Outre cette indication sur l'état des populations, des conditions écologiques précises, telles une plus grande compacité, peuvent aussi être mises en évidence par ce caractère. À en juger d'après le type de végétation et la microgéomorphologie, la répartition de ce binôme avec une extension plus ou moins grande suivant les conditions écologiques est plus particulièrement

Juniperus communis lui, est plus constant et c'est pourquoi il nous a servi à désigner ce type de groupement. En outre, il possède une amplitude écologique plus étendue que le cotonéaster. Il peut ainsi cohabiter, et en abondance, avec les chaméphytes en coussin, mais il annonce toujours alors des milieux en voie d'évolution lente vers des substrats plus stables. Moins il y a de genévrier commun, plus l'évolution est poussée ; plus il y a de genévrier commun, plus elle est faible. Cette évolution dynamique dans le temps, qu'on peut reconstituer sur des lieux différents en tenant compte à la fois des caractères pédologiques et des caractères géomorphologiques des profils de sol correspondants, va dans le même sens que la fixation des éboulis qui se manifeste superficiellement par une plus grande proportion en terre fine. Ces deux types d'évolution temporelle sont conformes à la succession topographique. Quel que soit le type d'exposition septentrionale, le genévrier commun est toujours en effet présent dans les creux et les xérophytes épineux hémisphériques sur les bosses.

Ainsi, bien que ce conifère arctico-alpin soit un authentique boréo-tempéré ou ses taxons dérivés d'une telle souche, il vit cependant ici sous un climat qui, en dépit des analogies, n'est pas réellement arctico-alpin. C'est son origine géographique ou génétique qui est boréo-tempérée ; son écologie, elle, ne l'est plus totalement.

B - Contexte de végétation et diversité architecturale du genévrier commun au Maroc

B.1 - Principales formes de croissance et structuration des habitats

Le haut ubac d'Amkaidou et celui de la partie orientale du Maasker sont en grande partie recouvert de ce type de débris rocheux de dimensions variées issus du démantèlement cryoclastique des reliefs dominants, offrant à la végétation des supports d'une grande diversité. Ces éboulis plus ou moins mobiles sont surtout colonisés par des touffes de genévrier commun aux formes variées. En fait, la première impression que l'on ressent lorsqu'on analyse la distribution relative des espèces en place, dont le nombre est d'ailleurs très peu élevé, est que le genévrier commun paraît pousser là où le substrat est principalement constitué d'éboulis, et plus particulièrement de pierriers mobiles où la concurrence des autres espèces est pratiquement inexistante. En outre, le poids et la reptation du manteau neigeux, assez fréquent à ces niveaux, ne sont nulle part ailleurs aussi accentués que sur ces talus très pentus. De là l'aspect plus ou moins aplati et dissymétrique de ses touffes dont les rameaux sont toujours orientés dans le sens de la pente, mais qui sont pourtant portés à se redresser sans cesse.

La présence du genévrier dans ces habitats spécialisés est vraisemblablement possible grâce à sa grande résistance au froid et à son aptitude à supporter de longues périodes d'enneigement, mais aussi à sa capacité de se doter d'importants réseaux de racines adventives, ce qui lui permet de se développer sur les éboulis et de consolider ses touffes par marcottage ou drageonnement, d'où sa structure clonale. Ses touffes bas-branchues, d'où émerge çà et là un buisson de *Daphne laureola* L., ne dépassent guère ordinairement 30 à 40 cm de hauteur quand il n'est pas en position d'abri, mais peuvent atteindre jusqu'à 1 m et plus aux endroits les moins exposés. Alors que ses rameaux sont tous plus ou moins nettement déjetés dans le sens de la plus grande pente, sa forme en coussin demeure un caractère fixe. Elle ne semble pas sensible aux modifications du milieu et peut donc être considérée comme un trait lié à des processus génétiques.

Toutefois, dans son aire marocaine, le genévrier commun est essentiellement bâti sur deux types morphologiques très précis : appareil végétatif longuement rampant ou ramassé en fortes touffes. La localisation de l'un ou l'autre de ces morphotypes dépend de l'affleurement de la roche mère, de l'importance des plages d'éboulis plus ou moins instables à la surface du sol, ainsi que de l'humidité/sécheresse de la station. Ces adaptations sont d'autant plus intéressantes d'un point de vue géographique qu'elles ne portent pas seulement sur la physiologie, mais aussi sur la morphologie, et donc qu'elles constituent une fiche d'identification de la forme de croissance des plantes en rapport avec le milieu. Ces caractéristiques physiologiques leur donnent un cachet reconnaissable. C'est à l'étude des formes de croissance du genévrier et de leurs rapports avec ces modèles supports que sont consacrées les lignes qui suivent.



Photo 10. Colonie diffuse de genévrier commun typiquement dissymétrique présentant des touffes plus ouvertes et un feuillage plus léger. Apte à survivre sur des conglomérats nus, leurs nombreuses tiges sont toutes plaquées contre le sol et descendent parallèlement à la ligne de plus grande pente. En outre, là où elle ne trouve pas d'obstacles entravant sa progression, la touffe développe de longs rameaux minces. Les touffes de genévrier persistent tant bien que mal en s'agrippant aux fentes de cette dalle rocheuse (écotone supraforestier de l'ubac d'Amkaidou entre 2 400 et 2 500 m d'altitude, au-dessus de la maison forestière).

D'après ce qui a été vu au paragraphe précédent, dans son aire générale de distribution, *J. communis* montre naturellement une grande variété de formes et de tailles, allant de arbustes à port rampant de moins de 1 m de haut à celui d'une forme pyramidale, conique ou cylindrique étroite normalement atteignant jusqu'à 5 m de haut, mais exceptionnellement jusqu'à 17 m.

Au Maroc, par contre, le genévrier commun prend des formes variées en fonction des situations dans lesquelles il se trouve, mais elles n'appartiennent plus qu'au morphotype xéroophile prostré. On peut, néanmoins, y distinguer deux micromorphes principaux de croissance : la première est de forme ramassée, alors que la seconde est très longuement étalée (photos 10, 11 et 12). Leur longévité augmente avec l'altitude, probablement en raison des conditions climatiques extrêmes qui ont pour corollaire une croissance plus lente. Dans les deux cas, au plan architectural, les touffes de genévrier réalisent un toit presque toujours clos de cimes jointives, monostrates et souvent pratiquement monospécifiques. Toutefois, même si

les hauteurs des plages varient entre 20 et 120 cm, il n'en reste pas moins que chacune d'elles est régulière dans son aspect de surface plus ou moins bombé.

Essence frugale sur le plan écologique, le genévrier est une essence de lumière qui s'adapte bien à son milieu. Au plan édaphique, il possède une amplitude considérable, s'installant aussi bien sur les sols profonds que sur substrat rocheux. En station moins favorable, où les genévriers sont plus particulièrement exposés à la puissance maximale du vent, les obligeant à développer plus encore leurs rameaux le plus près possible du sol, le profil dissymétrique s'affirme. Dans ces conditions écologiques très contraignantes, ce port rustique prostré est doté d'un fort pouvoir d'expansion latérale et les individus sont alors souvent de plus petite taille, constituant des touffes rases. La souche très vigoureuse est aussi très excentrique et longuement étirée vers l'aval, alors que tous les rameaux se dirigent alors vers le bas de pentes déclives, formant des sortes de touffes déprimées (photos 10 et 11). Ce port se distingue aussi, à côté d'une moindre densité, par une taille moins élevée dont l'épaisseur et la compacité plus grandes sont donc vers le bas, d'où l'existence d'une forme, sinon toujours en paillason, du moins aplatie.

En revanche, aux endroits moins exposés, le genévrier présente une tige principale, toujours naine bas-branchue, mais à peu près dans tous les sens ; les rameaux rampants sont plus courts et forment des enchevêtrements inextricables. Juxtaposées et intriquant leurs branches contournées et tortueuses, l'ensemble des touffes constitue une masse extrêmement densifiée de 1,5 m de hauteur, les individus plus centraux affectant la forme de dômes ou en boules, tandis que vers les marges ils diminuent de



Photo 11. Les plages de genévrier commun n'assurent pas toujours une couverture continue, ce qui favorise le développement en leur sein d'autres espèces (ici *Alyssum spinosum*). Celles-ci confèrent à ces plages un aspect encore très touffu et parfois impénétrable (écotone supraforestier de la retombée orientale du Maasker entre 2 500 et 2 600 m d'altitude). Au centre du cliché, l'on peut deviner les replats rouges totalement déboisés au profit d'une céréaliculture de bour.



Photo 12. Colonie subrupicole très compacte de genévrier à 2 800 m sur le rebord oriental du plus grand amphithéâtre de l'ubac d'Amkaidou. Orientée au sud-est et relativement moins exposée aux vents violents au pied d'un ressaut calcaire, la colonie est plutôt très dense avec une ramure et un feuillage très serrés et tout à fait impénétrable, réduisant, d'une part, au maximum l'évapotranspiration et, d'autre part, lui conférant une grande capacité à profiter des précipitations, en particulier occultes. L'on peut deviner au loin, à gauche du cliché, dans les parties voisines concaves, l'important déploiement des tapis de *J. communis*. Ses touffes sont reconnaissables à la couleur vert glauque de son feuillage qui lui donne une teinte dominante si caractéristique.

taille et deviennent plus dissymétriques en raison de conditions climatiques beaucoup plus brutales. Enfin, il y a lieu de distinguer un groupe morphologiquement et écologiquement intermédiaire qui présente des formes plus ramassées d'aspect plus ou moins hémisphérique. Alors que ses rameaux sont tous plus ou moins nettement déjetés dans le sens de la plus grande pente, sa forme prostrée demeure un caractère fixe. Elle ne semble pas sensible aux modifications du milieu et peut donc être considérée comme un trait lié à des processus génétiques.

Ces différentes formes, qui sont autant de preuves du caractère spécialisé des touffes de genévrier, se rencontrent surtout à l'étage oroméditerranéen. Il convient toutefois de remarquer que la forme bombée haute est plus fréquente à l'étage montagnard méditerranéen où le genévrier est beaucoup moins présent. Elles témoignent par ailleurs du fait qu'il possède une assez large amplitude climatique. Quant au substrat, si cette essence exige toujours une réserve en eau utile du sol importante, elle peut cependant croître aussi bien sur éboulis mouvants, à condition qu'ils recouvrent des matériaux suffisamment riches en fines, que des substrats rocheux secs profitant des diaclases, fissures et autres fentes dans lesquelles l'eau peut s'accumuler et les racines se développer, produisant de la matière organique et des micro-sols. En somme, la forme de croissance de l'arbuste est bien plus dictée par les discontinuités topoclimatiques (incluant les facettes d'exposition) et les conditions géomorphologiques que par les facteurs édaphiques; ceux-ci ne deviennent opérants que pour classifier les morphotypes principaux.

B.2 - Sur l'étagement altitudinal des colonies de *Berberis hispanica*, *Ribes uva-crispa* et *Buxus balearica* et leurs rapports avec celles de *J. communis*

L'énorme hétérogénéité édapho-topoclimatique de l'étage de haute montagne génère une mosaïque d'habitats peuplés par des végétaux qui peuvent être classés en deux catégories : ceux qui forment des colonies et ceux qui sont en général de petite taille et ne forment pas de touffes. Les premières prennent l'allure de plages aux formes variées et plus ou moins distantes les unes des autres.

Ainsi, les colonies de genévrier se retrouvent dans des mosaïques avec des masses de chaméphytes épineux en coussinet en dôme parfois en compagnie de touffes de graminées courbées, à l'instar du genévrier, vers l'aval ou simplement dans le cortège floristique de peuplements forestiers, avec d'autres arbustes qui, comme lui, constituent des colonies plus ou moins compactes essentiellement représentées par *Ribes uva-crispa*, *Berberis hispanica* et *Buxus balearica*. Ces groupements distincts s'organisent

de part et d'autre de l'écotone supraforestier et globalement le genévrier commun intervient seulement dans deux étages de végétation (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015).

Pour s'en tenir aux seuls chaînons envisagés dans ce travail, les touffes de *R. uva-crispa* et *B. hispanica*, qui constituent l'élément caducifolié le plus marquant, sont souvent mêlées à celles du genévrier, formant des nappes hétérogènes et cela sur toute l'étendue de son amplitude altitudinale, avec toutefois une présence plus accusée pour le premier à l'étage oroméditerranéen ; en revanche, *Buxus balearica* est, quant à lui, un ligneux aurifolié sempervirent à tendance plus xérophile, le côtoie dans le meilleur des cas, sans intrication entre les deux espèces, et encore uniquement entre 2 200 et 2 300 m. Il convient aussi de remarquer que les deux premiers taxons tendent à se substituer au genévrier commun vers le bas et le remplacent ensuite totalement. Par contre, vers le haut, le genévrier commun cède progressivement la place aux xérophytes épineuses en coussinet, mais bien souvent à des formations moins xérophiles où dominent les graminées vivaces.

À ces deux types de milieux correspondent donc deux grands ensembles de groupements végétaux dans lesquels les touffes de genévrier, écrasées sous le poids de la neige hivernale, occupent des secteurs difficiles aux conditions marginales, laissés inoccupés par ces concurrents et où leur caractère conquérant est plus affirmé.

B.2.1 - À l'étage montagnard

Des plages à *Juniperus communis* dominant ont pu être observées aux niveaux supérieurs de l'étage montagnard méditerranéen, elles sont plus spécifiquement inféodées à l'ensellement d'Imi-n-Takhamt l'Ayachi lato sensu où prennent place, à côté du genévrier commun, *Berberis hispanica* et *Ribes uva-crispa* avec lesquels il se retrouve fréquemment dans cette localité d'une grande singularité (Rhanem, 2014). Bien que chacune d'elles puisse exceptionnellement dominer seule, ces trois espèces s'associent le plus souvent aux endroits les plus ombragés d'exposition dominante nord-ouest à nord-est, sur des pentes fortes drapées d'éboulis, ainsi qu'à leur base encaissée dont les effets cumulés leur offrent des conditions écologiques particulièrement favorables. Cette situation typique en compagnie de l'épine vinette et du groseillier à maquereau n'existe nulle part ailleurs. Ces deux espèces caducifoliées, aux ports semblables, formant généralement de grandes colonies, peuvent être, en période hivernale, difficiles à distinguer ; néanmoins, la première se différencie par ses tiges plus grandes et ses épines nettement trifurquées qui, de surcroît, sont moins distinctement soudées à la base et terminées par une longue pointe fine. De plus, les épines de *R. uva-crispa*, sous-arbrisseau à rameaux, hauts de 0,5 à 0,75 m, décombants et étroitement imbriqués, sont incurvées vers le bas en un bec court, ce qui permet de reconnaître assez facilement les touffes arbustives généralement plus grandes de l'épine vinette.

Dotés d'une croissance plus rapide et ayant donc tendance à le concurrencer, ces deux caducifoliées forment des touffes denses, mais plus lâches que celles du genévrier commun, dont les tiges souples (grêles et flexibles), d'abord dressées puis arquées, procurent une excellente résistance à la traction sur les pentes soumises à des charges importantes de neige ou à des chutes de pierres, tandis qu'un enracinement pivotant et ramifié très développé leur offre une bonne résistance aux forces d'arrachement du courant et favorise le maintien des couches superficielles du sol lors des crues. Dans cette situation, leur port buissonnant fourni et la souplesse de leurs tiges aériennes permettent aussi aux touffes de ces deux taxons de dissiper efficacement l'énergie du courant et le piégeage des graviers torrentiels sur bancs alluviaux grossiers où elles forment souvent des colonies denses à proximité du lit mineur dans certaines vallées encaissées et ravins, facilitant ainsi l'installation d'autres espèces. Ce sont par conséquent des espèces tolérant un ensevelissement important (neige, éboulis, etc.) et produisant un nombre important de racines notamment adventives.

D'autre part, à l'instar du genévrier commun, elles montrent également une forte capacité de colonisation due à leur aptitude au drageonnement, de sorte qu'elles couvrent efficacement les couches superficielles du sol, assurant ainsi, grâce notamment à leur port en touffe, une stabilisation et une protection durables de celles-ci. Notons encore qu'elles sont aussi capables de se développer sur des pentes extrêmement raides et sur des substrats bruts frais à humides, mais souvent bien drainés (graviers, cailloux, blocs) pour peu qu'ils soient suffisamment riches en particules fines. Enfin, il est important de relever que ces deux caducifoliées assurent une bonne complémentarité avec le genévrier commun qui s'ancre profondément dans le sol. Mais, contrairement à lui, elles sont capables de résister à des inondations comme à de longues et intenses périodes de sécheresse à condition que leur système racinaire soit suffisamment développé et bien alimenté en eau (proximité de la nappe phréatique, d'une source ou d'un suintement). Cependant, parmi ces trois espèces, seul le groseillier à maquereau supporte bien à la fois le gel et les sécheresses temporaires ; l'exemple du versant sud d'Amkaidou, dont le pendage subvertical de ses calcaires schisteux d'un seul tenant en accentue davantage l'ébouilisation, est particulièrement pertinent à cet égard. En effet, vers 2300 m d'altitude, cette caducifoliée s'y développe optimalement sur des éboulis de bas de pente en y constituant clairement un climax édaphique stationnel. Dotée d'une très large amplitude écologique et de fortes capacités de résistance au froid et à la sécheresse, notamment sous des variations importantes d'humidité et de température au cours de l'année, cette espèce rustique croît sur différents types de substrats et dans diverses conditions d'ensoleillement, aux étages montagnard- et oroméditerranéen. Elle offre aussi une forte tolérance à l'ensevelissement.

Pouvant être localement abondantes à l'étage montagnard et formant ponctuellement de vastes colonies, ces trois espèces pionnières à forte compétitivité sont présentes de façon quasi constantes et apparaissent dans le cortège floristique du sous-bois de groupements sylvatiques dominés par *Cedrus atlantica*, ceci uniquement dans les secteurs les plus frais de l'étage montagnard méditerranéen (ubacs, ensellements, sur substrats humides qui retiennent l'eau de fonte nivale), il est vrai très peu représentés dans cette région. Notons encore que la différence la plus notable réside dans l'absence dans leur sous-bois de *Buxus balearica* qui fait globalement défaut dans les groupements sylvatiques d'altitude recouvrant l'Ayachi, du moins c'est ce qui ressort des observations personnelles effectuées en différents points (Rhanem, 2010). À cet ensemble, peuvent très localement se superposer des indicatrices telles *Daphne laureola* (haute capacité de rétention allié à un bon drainage).

C'est aussi le cas dans le chaînon du Tichchoukt où, un peu en contrebas du sommet d'Oum-El-Bent, le genévrier commun, beaucoup plus rare, ne constitue plus que quelques taches disséminées çà et là, mélangé en particulier à *B. balearica* dans certaines clairières de la cédraie de l'étage montagnard méditerranéen. Ce type de cédraie continentale xérophile à genévrier commun et buis des baléares compte parmi les groupements les moins fréquents de cette région. Leur cortège floristique est en grande partie le même que celui des cédraies haut-atlasiques, cependant il faut y noter la part relative beaucoup moins importante de *B. hispanica* et *R. uva-crispa*. Il est également remarquable que les altitudes auxquelles elles se développent se situent quasiment dans la même tranche altitudinale de 2 200 à 2 500 m dans les deux massifs (Rhanem, 2014), seuil au-delà duquel les plantes pulviniformes, à disposition dense des tiges aériennes, cryophiles, se substituent partout aux espèces précédemment citées.

Enfin si le genévrier commun se distingue par son aspect très dispersé, c'est en premier lieu du à sa grande rareté qu'il le doit ; ce qui ne l'empêche pas de s'associer (sans se mêler l'un à l'autre) en de rares endroits au buis des baléares, comme c'est le cas dans le Tichchoukt. Ce dernier ligneux est présent en de nombreux points de ce chaînon où il est en règle quasi générale plus interne témoignant d'une plus grande xéricité alors qu'il est beaucoup moins en Amkaidou et au Maasker où cet arbuste sempervirent est réparti beaucoup plus sporadiquement. Il est remplacé par *B. hispanica* et *R. uva-crispa*; celle-ci, mieux représentées et assez souvent mélangées pied à pied, lui succèdent aux altitudes supérieures. Cependant, de ces trois espèces accompagnatrices du genévrier, seule l'épine vinette, du point de vue écologique, révèle par sa présence un caractère ombrophile et froid.

Ainsi, le groupement Tichchoukt à *J. communis* se différencie essentiellement de son homologue haut-atlasique par sa plus grande tendance xérophile, même s'il occupe une position analogue à celles des deux stations satellites situées aux extrémités orientale et occidentale des chaînons d'Amkaidou et du Maasker respectivement.

B.2.2 - À l'étage oroméditerranéen

Contrairement à l'étage précédent, le climax asylvatique est ici la règle. Ce dernier possède une singulière homogénéité de végétation dont les chaméphytes épineux en coussinet représentent les éléments les plus caractéristiques et les plus fidèles; il accuse en outre, plus que tout autre groupement végétal de la région, des affinités étroitement orophiles et une étendue considérable de son aire de répartition. Si cette végétation est remarquablement individualisée sur toutes les pentes supraforestières, avec des exigences écologiques quasi identiques, sa composition floristique est par contre légèrement distincte dans chacun des trois chaînons considérés. La séparation géographique sensible des trois chaînons introduit en effet des différences plus ou moins notables dans leurs étages oroméditerranéens respectifs (comme également dans les autres étages) et nous en verrons ci-après les conséquences sur les groupements végétaux.

C'est surtout dans l'étage oroméditerranéen des chaînons du Maasker et Amkaidou que les groupements asylvatiques auxquels participe le genévrier commun sont bien développés. À leur niveau, sur le plan mésologique, les différentes stations du genévrier commun présentent comme caractéristiques communes une spécialisation remarquable d'une part et une position altitudinale particulière loin au-dessus de la limite supraforestière dont elles sont isolées par un niveau de ces mêmes chaméphytes épineux en coussin d'autre part. Les cortèges floristiques de ces deux blocs sont par ailleurs fort affines, mis à part le fait que *Cotoneaster nummularia* prend une plus grande ampleur sur le Maasker où il constitue avec *J. communis* une luxuriante mosaïque bi-strate, ce qui confère à ce groupement une apparence originale encore bien différente. À l'inverse *C. nummularia* devient beaucoup plus rare en Amkaidou où il est à la limite sud-orientale de son aire de distribution marocaine, toutefois la composition floristique ne présente que des modifications insensibles. En revanche, si dans le Tichchoukt cet étage n'occupe que des aires réduites en raison de sa faible extension, le genévrier et le cotonéaster y sont néanmoins absents.

C'est donc au cœur des massifs de l'Amkaidou et du Maasker que le genévrier commun forme les colonies les plus étendues, les mieux individualisées. Loin d'être, comme dans le Tichchoukt, un groupement sylvatique, c'est au-dessus de la limite supérieure des forêts qu'elles atteignent leur développement optimal. Sur les deux premiers chaînons, les tapis de genévrier se trouvent dans des situations écologiques identiques caractérisées par une forte nébulosité et des précipitations atmosphériques élevées, encore que celles du Maasker soient plus humides que celles d'Amkaidou. De tous les massifs montagneux surplombant la plaine de la Moulouya, il n'en est pas un où les brumes se montrent aussi persistantes que dans celles du Maasker et d'Amkaidou. C'est là que se rencontrent les populations les plus pures de *J. communis* et qu'elles prennent le plus d'extension, en particulier dans les parties les plus ombragées et les plus humides. C'est par excellence l'arbuste des pentes fortes et brumeuses de ces montagnes. Cependant, sur l'ensemble de l'aire, des traînées de touffes de genévrier commun s'insinuent assez fréquemment le long de vallons et des versants en creux dans le montagnard méditerranéen supérieur, où souvent son extension est entravée par des altitudes modestes et/ou par la forte concurrence de robustes arbustes ou sous-arbustes aux épines vulnérantes qui, en quelques points, le recouvrent et l'éliminent en manifestant un plus grand pouvoir de colonisation. Des preuves nous paraissent être fournies par l'abondance et la dominance des touffes à *B. balearica*, *B. hispanica*, et *R. uva-crispa* qui dominent partout ailleurs dans le sous-bois de la cédraie-chênaie.

C - Quelques précisions sur le climat auquel sont soumises les populations du genévrier commun : cas du Maasker



Photo 13. Prédominance d'une éboulisation fonctionnelle, suite à la succession de phases de gel et de dégel, qui joue un rôle de premier plan dans l'installation et le développement de *J. communis* et *C. nummularia* (reconnaisable par ses rameaux plus ou moins arqués).

Le genévrier commun est une essence qui affectionne les conditions de forte humidité atmosphérique ou les stations qui en sont convenablement pourvues. Sa répartition coïncide assez étroitement avec les pentes raides couvertes d'éboulis périglaciaires mobiles (photo 13). Cependant, si son aire est bien précisée par les processus morphogéniques, en revanche les données climatiques sont trop peu nombreuses et trop imprécises pour qu'il soit possible d'en dégager des indications concises pour les secteurs de haute montagne où se cantonne préférentiellement le genévrier commun. À leurs niveaux, il n'existe en effet que de rares mesures de température et, dans le territoire envisagé, nous n'avons trouvé que des données pour la moyenne montagne (de 1 400 à 1 800 m), voire le piémont (cas de Midelt). Pour l'estimation des températures de cet étage de haute montagne au Maasker, où se trouvent localisées les plus belles stations de genévrier commun du Maroc (photo 14), nous avons retenu comme base de calcul la valeur d'Assaka (Emberger, 1939), village qui présente l'avantage de se trouver précisément au pied de l'extrémité occidentale du dit chaînon. Les chiffres obtenus et consignés dans le tableau ci-contre montrent, en

première approximation, que les limites altitudinales supérieure et inférieure de la zone optimale de *J. communis* au niveau du Maasker paraissent se superposer aux isothermes qui coïncident avec les valeurs moyennes des minima du mois le plus froid (m) comprises entre - 9,3 et - 8,3 °C, alors que ses marges absolues doivent se situer aux alentours de - 10,5 et - 5,8 °C qui correspondent sensiblement aux franges altitudinales extrêmes de 3 150 et 2 200 m respectivement.

On peut aussi avancer que ces températures sont sensiblement identiques (sauf anomalies dues à des conditions locales) à celles de son homologue d'Amkaidou ; mais l'altitude qui leur correspond varie évidemment avec le climat régional. On notera la succession théorique des mêmes étages dans toute la zone considérée et l'élévation régulière de leurs limites en allant d'ouest en est. En allant vers l'est, le climat se dessèche progressivement, jusqu'à la terminaison orientale du massif de l'Amkaidou.

Si les trois chaînons représentent des pôles d'océanité aussi importants les uns que les autres, le climat général du versant nord du Maasker (photo 15) se différencie toutefois par sa plus grande mésophilie, surtout dans sa portion orientale. En fait, il semble plus judicieux, pour subdiviser ce tronçon, d'utiliser la limite occidentale de l'aire du genévrier commun qui détermine aussi la limite entre cette partie à haut versant vallonné et la portion centrale à haut versant plus escarpé qui ne présente que des ravins moins profonds. Elle suit une ligne passant approximativement par Ardouz. Ce tronçon est donc relativement plus humide, avec un nombre de jours de gelée et de neige bien supérieur à celui des deux autres parties.

D'importantes différences climatiques locales, liées à l'altitude et à la topographie ainsi qu'à l'exposition, permettent, malgré la monotonie du substrat lithologique, de subdiviser verticalement le versant nord du Maasker en cinq secteurs écologiques distincts dont le découpage géomorphologique coïncide sensiblement avec la toposéquence climatique présentée au tableau 1. Il convient

toutefois de signaler à propos de ce dernier point que les délimitations retenues sont surtout déterminées par la fréquence plus ou moins importante des cycles gel-dégel, l'existence des gélifrats, en tant qu'outil morphologique, en apporte la meilleure preuve. Mais ce découpage sectoriel ne saurait être admis sans des corrections de détail que l'examen des formes de relief permet d'apporter. Néanmoins, afin d'aboutir à une subdivision très fine à une échelle détaillée et de fournir des limites aussi précises que possible de chaque secteur, nous avons recours à sa caractérisation également au point de vue de ses limites mésologiques (relief-géomorphologie, géologie-lithologie, climat pluvio-thermique) et de sa végétation, diversement combinées d'après leur caractère plus ou moins individualisé.

Tableau 1 – Transect topo-climatique établi en ubac du Maasker représenté par un profil thermique altitudinal avec l'indication de valeurs repères de la moyenne des minima (m) du mois le plus froid de l'année calculées à différents seuils symboliques sur la base d'un gradient thermique moyen à raison de 0,5 °C par 100 m de dénivelé.

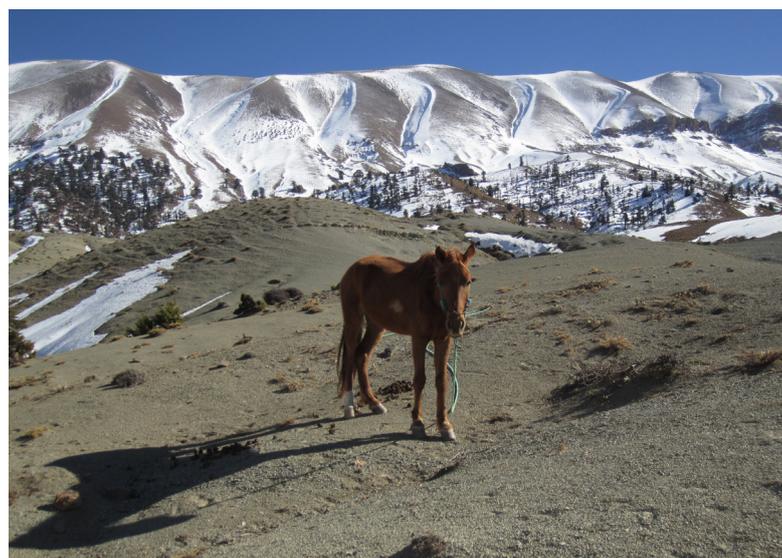


Photo 14. Structure vallonnée du haut ubac du Maasker, là où se cantonnent préférentiellement la fruticée mixte à *J. communis* et *C. nummularia*.



Photo 15. Vue panoramique qui illustre remarquablement les rapports existant entre la topographie et l'enneigement dont la limite inférieure coïncide avec celle de la ligne de rupture des premières pentes du Maasker, ce qui fait de lui l'un des pôles les plus humides de la région du Haut Atlas de Midelt. Au premier plan, à 2 000 m d'altitude, l'on distingue une junipéraie très claire à *J. phoenicea* sur une plaine mollement ondulée qui monte en pente douce vers le sud et se termine par un abrupt contre les contreforts du Maasker. Ces derniers sont fortement découpés en dépressions et croupes par un dense réseau de ravins et de vallées assez largement dégagés dans les roches tendres calcaréo-marneuses qui contrastent avec les versants raides de calcaires rigides les surplombant.

Altitude (m)	Moyenne des minima du mois le plus froid (en °C)
Assaka (1 400) (au pied du Maasker)	- 1,8
Limite supraforstière (2 500 m)	- 7,3
Limite inférieure de l'optimum de développement du genévrier commun (2 700 m)	- 8,3
Limite supérieure de l'optimum de développement du genévrier commun (2 900 m)	- 9,3
Sommet du Maasker (3 270 m)	- 11,0

L'on peut ainsi distinguer, du haut vers le bas, les unités suivantes.

- Un haut versant sommital ou supérieur qui débute au-dessus de 2 900 m d'altitude et où les pentes sont abruptes ($\geq 40^\circ$). En dépit des 1 200 mm annuels de précipitations, neigeuses essentiellement, l'humidité

y est moins prononcée ; le m *sensu* Emberger tourne aux alentours de - 10 °C. C'est le domaine de la fréquence particulière et simultanée, d'une part des vents violents qui balayent très tôt la neige, d'autre part d'un débitage cryonival très accusé. De grandes plages d'éboulis mouvants restent nus çà et là sur toute l'étendue de cet intervalle. Ceci laisse prévoir dans ce niveau altitudinal d'éboulis par excellence un grand nombre de cycles gel-dégel et donc une grande activité du gel. Il est certainement quotidien pendant la plus grande partie des saisons intermédiaires, automne et printemps, mais probablement pas absent durant les mois d'hiver, car sur les arêtes verticales, dépourvues de neige, la température de la roche doit pouvoir être positive pendant les journées ensoleillées. Seul *Alyssum spinosum* L. arrive à se développer sous de telles conditions écologiques aussi contraignantes, et encore ne couvre-t-il que de petites surfaces.

- Un haut-versant juxta-sommital ou inférieur, aux pentes fortes comprises entre 35 et 40°. Ce secteur est situé entre 2 700 et 2 900 m d'altitude. Là, le genévrier est beaucoup plus fréquent ; il peut être localement abondant sous des conditions écologiques très spéciales quoique variées, c'est-à-dire en tous les points où les affleurements importants de roches nues sont soumis plus régulièrement à de fortes variations thermiques ou à des alternances gel-dégel répétées. Ses colonies offrent alors un aspect particulier, en mosaïque avec d'autres végétaux, d'autant plus étendues que le placage d'éboulis est important. En effet, à ce niveau la fréquence des cycles gel-dégel est toujours élevée se manifestant par le déploiement de grands placages d'éboulis mobiles. C'est là aussi que les grands réceptacles à neige, plus ou moins profonds, sillonnent transversalement ce haut de versant. Mais, plus qu'à la nature de son substrat, l'individualité écologique de ces géomorphosites est liée à leur climat local qui est le plus froid et le plus humide de toute la région (- 8,8 °C et 1 100 mm). Cet horizon bénéficie en outre d'un apport supplémentaire d'humidité sous la forme de plus fortes condensations dues aux précipitations occultes. Ces influences cumulatives déterminent le développement remarquable de la mosaïque cryonivale à *J. communis* et *C. nummularia* dont l'un des faits les plus singuliers est d'une part l'abondance du premier taxon en nappes irrégulières et d'autre part la fréquence du second. Ainsi défini, le haut versant du Maasker est donc un étage typiquement périglaciaire, où le gel règne en maître et fournit en abondance les débris qui constituent la couverture d'éboulis. Ainsi s'explique que ceux-ci ne puissent exister que sporadiquement hors de cet étage. En effet, au-dessous la fourniture de débris est plus parcimonieuse car le gel y perd de son intensité. Les limites de cet horizon sont donc déterminées avant tout par des conditions climatiques, conditions qui sont propices à une forte accumulation de débris, capables d'ensevelir sous leur masse chaotique des lentilles de glace.
- Un mi-versant supérieur qui s'étend entre 2 700 et 2 550 m d'altitude. Là aussi, l'inclinaison de la pente est encore assez prononcée, mais ne dépasse pas 30° ; en revanche la part relative des éboulis mobiles est beaucoup moins importante, alors que les éclats anguleux sont plutôt de faibles dimensions. La terre fine apparaît à la surface en maints endroits. La présence du genévrier s'en trouve affectée, il n'a plus en effet le même pouvoir colonisateur et cède sa place à *Arenaria pungens* qui acquiert ici un développement bien particulier. De plus, ce niveau est légèrement moins froid et moins humide que le précédent avec seulement 900 mm annuels de pluie, alors que m *sensu* Emberger est de l'ordre de - 7,8 °C.
- Un mi-versant inférieur dont l'altitude est comprise entre 2 550 et 2 400 m ; on n'y trouve plus que des gravillons mélangés à la terre fine, alors que la roche mère affleure davantage mais n'influence la végétation que sur les flancs à pentes fortes d'amples hémicycles aux fonds plats, encaissés et sinueux qui, pour cette raison et à cause de la particularité de leur climat plus humide, doivent être envisagés comme des secteurs écologiques distincts. Leurs sols de type brun forestier portent fréquemment une cédraie relativement bien venante. Ailleurs, l'inclinaison des pentes sur les glacis de raccordement est beaucoup plus atténuée ; la cédraie a presque totalement disparu ici. Les précipitations annuelles oscillent autour de 700 mm, avec une moyenne des minima du mois le plus froid de l'ordre de - 7 °C. L'individualisation de cet horizon repose donc sur la présence d'une cédraie clairsemée plus ou moins dégradée.
- Un bas-versant aux pentes fortes d'environ 30°. Il se caractérise par la présence de roches marno-calcaires feuilletées comportant souvent des éléments argileux. Ces roches en plaquettes présentent donc une extrême sensibilité à la fragmentation due aux alternances d'humectation-dessiccation qui les désagrègent progressivement jusqu'au délitement complet. Ceci rend compte de la forte abondance de gravillons qui sont régulièrement entraînés vers les thalwegs. L'altitude moins élevée de ce niveau, allant de 2 400 à 2 200 m, explique que les précipitations annuelles s'échelonnent entre 500 et 600 mm, avec une moyenne des minima du mois le plus froid de l'ordre de - 5,3 °C. Toutes ces conditions concourent au développement de peuplements hétérogènes et clairsemés, à base de *Quercus ilex* L. et *Juniperus phoenicea* L.

D - À propos de deux essences sous-observées, rares ou marginales, associées au genévrier commun

Nulle part, dans les trois chaînons envisagés, mieux que sur les pentes septentrionales du Maasker, ne peut être observé un aussi important envahissement par des touffes denses de genévrier commun qui, sur de larges nappes d'éboulis instables, trouvent des conditions favorables, rappelant, à un degré moindre, celles de l'Amkaïdou. Les cortèges floristiques sont sensiblement identiques d'ailleurs. De nombreuses espèces sont en effet communes. Ces affinités s'expliquent par la similitude des conditions écologiques. La présence de *Daphne laureola* L. (lauréole appelé aussi laurier des bois), assez discrète au demeurant, et le grand développement de *C. nummularia* le distinguent toutefois de ce dernier. Il doit rester entendu que les observations suivantes complètent les remarques précédemment exposées qui ont donné lieu à des éléments précis sur les fourchettes de variation du climat localement froid et humide, dont l'influence se fait sentir de façon prépondérante en hiver, en particulier au niveau de l'étage supraforestier, là où prospèrent en abondance les colonies du genévrier commun. Ayant une traduction géomorphologique directe permettant d'en affiner davantage encore la délimitation, les basses températures et la neige obligent au même temps à des adaptations biogéographiques très spéciales.

D.1 - Apport à la connaissance du comportement socio-écologique de *Cotoneaster nummularia* et *Daphne laureola* en haute montagne

De loin le Maasker (photo 15) paraît se dresser brusquement comme une muraille unique et simple au-dessus de la plaine de la Moulouya ; mais lorsqu'on s'en approche, on reconnaît que sa lithologie et sa géomorphologie, ainsi que sa végétation sont beaucoup plus complexes et diversifiées qu'on ne l'aurait cru. Cette écodiversité est favorisée par un télescopage de l'étagement de la végétation sur des versants à longs dénivelés et souvent en forte pente qui garantissent de grandes variations altitudinales sur de courtes distances. Outre ce gradient altitudinal marqué, elle s'explique aussi localement par une topographie complexe, des milieux très hétérogènes sur les plans géologique et géomorphologique, ainsi que des variations topo- et micro-climatiques

très contrastées. Tel quel, il constitue également un énorme réservoir pluviométrique à cheval sur la ligne de partage des eaux entre les versants méditerranéen et atlantique ; en été, il constitue le point de départ de très fortes crues en raison notamment des pentes escarpées.

Sur le plan floristique, parmi les essences qui dominent la physionomie de ses climax arborés se trouvent surtout *Quercus ilex*, *Cedrus libani*, *J. thurifera*, *J. phoenicea* et *Pinus halepensis* à l'origine d'une grande diversité de groupements. Localement, dans l'étage supraforestier, le genévrier commun est accompagné et parfois supplanté par *Cotoneaster nummularia*, autre ligneux qui y joue aussi un rôle important en individualisant, dans les parties communes aux deux aires, une mosaïque de groupements exclusifs assez nettement tranchés sur le Maasker et ne dépassant guère 300 m dans leur plus grande largeur.

Toutes leurs stations sont, en hiver, recouvertes par une couche de neige plus ou moins épaisse comme en témoigne les photos 13, 14 et 15. Leur individualité vis-à-vis des autres groupements, très répandus et largement dominants de cet étage, est encore accentuée par l'originalité géomorphologique. Les éboulis calcaires, grossiers et mobiles qui couvrent les hauts vallons de son ubac constituent en effet leur domaine de prédilection. De plus, ces fruticées sont en général assez sombres; elles contrastent nettement avec le vert clair, jaunâtre, des bandes latérales où prédominent *Arenaria pungens*, séparées elles-mêmes des écotones supraforestiers par un niveau vert foncé à *Vella mairei* (photo 8). D'une façon générale, les chaméphytes épineux en coussinet sont certainement celles qui symbolisent ici, comme ailleurs, le mieux les milieux de haute montagne, dans lesquels cette mosaïque, là où elle existe, marque désormais davantage le paysage.

D.2 - *Cotoneaster nummularia*, illustration de quelques particularités

D'autres espèces qui, par certains côtés, rappellent le genévrier peuvent aussi, par endroits, jouer un rôle majeur, notamment diverses graminées et surtout des caducifoliés. Ces derniers, plus dynamiques et à caractère encore plus envahissant, sont dotés d'une plus forte et plus rapide capacité d'occupation spatiale, tant en densité qu'en biovolume, car ils colonisent comme le genévrier puissamment les substrats mouvants remaniés sur des biotopes neufs ou rajeunis, ce qui leur assure en règle générale une bonne aptitude à la compétition interspécifique dans les formations assez denses de fruticées.

Les espèces eurasiatiques ne sont pas moins intéressantes d'un point de vue biogéographique sous notre latitude. Le plus important d'entre eux ici est *Cotoneaster nummularia*, à l'aspect à peine marqué par les phénomènes de floraison printanière discrète et n'ayant qu'une brève durée d'existence, mais dont l'individualisation physionomique n'en est pas moins importante.

Ainsi, bien que les versants, les replats et les hautes dépressions du paysage de haute montagne semblent être caractérisés par la prédominance absolue des chaméphytes épineux en coussin qui contribuent à créer un aspect singulier au sein de cet étage, on peut se rendre compte aisément que quelques arbustes arrivent, par endroits, à imposer un trait différent ; il s'agit de *Juniperus communis*, dont il a été principalement question jusqu'ici, et de *Cotoneaster nummularia*, qui confèrent de la sorte aux groupements qu'ils constituent une stricte individualité. Aussi, une mise au point s'avère-t-elle d'un grand intérêt d'autant plus qu'au Maroc de tels groupements n'ont jamais été signalés, du moins à notre connaissance. Ce dernier ligneux doit donc être signalé d'une manière spéciale ; il s'agit d'une part d'un arbuste qui accompagne le genévrier sur les éboulis mobiles, constamment remaniés, qu'il contribue également à fixer et d'autre part l'une des rares phanérogames ligneuses au Maroc qui s'élèvent aussi haut, loin au-dessus de la limite supraforestière.

Le cotonéaster se développe ici plutôt sous forme de cépées et peut atteindre 2 900 m d'altitude, ce qui est rare pour une phanérogame ligneuse. Les deux ligneux, pourtant en limite d'aire au Maasker et aux biologies très distinctes, se trouvent rassemblés dans ces stations typiques sur une portion de territoire de faible étendue au niveau d'un étage de végétation ordinairement révolu aux xérophytes épineux, ce qui est particulièrement intéressant sur le plan écologique. Ce climax édaphique, sans doute endémique, constitué par ce feuillu et ce conifère présente donc un intérêt patrimonial tout à fait exceptionnel, d'autant plus qu'il est d'une extrême rareté. Alors qu'en Amkaidou le cotonéaster se fait beaucoup plus rare et ne dépasse guère l'est du cirque de Jaafar, là où la continentalité du climat est plus accentuée. Au Maasker, par contre, qui accuse un caractère plus humide, le cotonéaster est particulièrement bien représenté.

C'est donc essentiellement dans le Maasker que le cotonéaster nummulair marque incontestablement la physionomie de cet étage où il est relativement abondant, alors qu'il est rarissime sur l'Amkaidou et absent sur le Tichchoukt, du moins dans le secteur envisagé. En fait, cette fruticée mixte à *J. communis* et *C. nummularia*, particulière au Maasker constitue l'aspect principal de la végétation de sa partie orientale ; elle couvre plus particulièrement les hauts vallons, relativement plus profonds et moins évasés en comparaison avec ceux d'Amkaidou, qui le sillonnent à sa partie supérieure. Dans le détail, cette fruticée mixte est loin d'être répartie d'une façon uniforme, on ne la trouve que par endroits seulement. Ainsi, dans ces mêmes vallons, elle ne forme elle-même que d'étroits lambeaux sur les pentes tournées à l'ouest. Cette dissymétrie souligne remarquablement l'extrême sensibilité des deux espèces et leur étroite inféodation à des conditions de milieux très précises que nous avons largement développé ci-avant.

Cette fruticée se distingue en outre par une architecture également remarquable. Parmi tous les secteurs de haute montagne étudiés ici, il n'en est pas un qui présente une telle multiplicité des variations stationnelles.

D.2.1 - Caractérisation architecturale

Ainsi qu'il vient d'être dit, parmi les groupements végétaux à base de genévrier commun, ceux du Maasker se distinguent physionomiquement par l'abondance relative du cotonéaster nummulair, en opposition avec les formations d'Amkaidou en position analogue où cette espèce reste rare. Cette présence d'un élément structural supplémentaire, sous la forme d'une strate arbustive à feuillage caducifolié, pose le problème de sa distribution dans l'étage de haute montagne, qui se présente comme un ensemble de petites unités qui, à des échelles différentes, réalisent une structure plus ou moins hétérogène. Il était donc nécessaire d'apporter certaines précisions au sujet de la physionomie, de la composition floristique et des conditions microclimatiques et microgéomorphologiques susceptibles d'influer la répartition de ces fruticées en mosaïque répétitive de quatre groupements orientés les uns perpendiculairement à la pente, les autres selon celle-ci, et dont nous avons donné un large aperçu plus haut. Encadrées par les formations basses de chaméphytes épineux en coussin et insinuées dans des couloirs à long enneigement, l'implantation des grandes masses du genévrier commun et du cotonéaster nummulair y est très franche ; elles constituent des groupements très remarquables dont la diversité floristique est très peu élevée, ne comprenant que des plantes rares au Maroc et extrêmement localisées, en particulier des espèces en limite d'aire, ainsi que des espèces rares au niveau de la région de Midelt.

D'aspect général ouvert à plus ou moins fermé à recouvrement très variable (de 25 à 100 %) selon les phases phénologiques du

cotonéaster nummulaire dont la physionomie est toutefois donnée par ces deux espèces, cet ensemble floristique et structural très rare présente un intérêt patrimonial majeur, avec notamment une densification et une augmentation de la taille des touffes du genévrier commun qui sont inhabituellement à ces très hautes altitudes, et dont nous essayerons ci-dessous d'en saisir les raisons. Ayant une aire très restreinte, leur centre de gravité se calque sur les hautes dépressions de l'ubac Maasker, c'est-à-dire celui dans lequel ces voiles de genévrier commun et de cotonéaster nummulaire sont strictement représentés, à la fois les plus étendus et les plus nombreux, et possèdent de ce fait une forte originalité. Leur pouvoir colonisateur est remarquable, lié à une dissémination intense et rapide qui leur permet d'occuper en synergie les plages d'éboulis mobiles. C'est probablement le seul endroit du pays où le cotonéaster nummulaire abonde tout particulièrement, plus qu'ailleurs. Son habitat est donc d'un grand intérêt tant morphologique que botanique.

D.2.2 - Structure biologique

Le cotonéaster nummulaire est un arbrisseau caducifolié ne dépassant que rarement 2 m de haut, doté, comme le genévrier commun, d'un fort pouvoir de colonisation sur des matériaux grossiers tels que les gros éboulis, frais et humides tout le long de l'année, qu'il contribue aussi à stabiliser. Tout comme lui, il comporte de nombreuses tiges arquées et flexibles fréquemment couchées par la neige qui s'alourdit sous l'effet du gel. De par ses rameaux souples et robustes et son fort pouvoir de régénération, il est donc particulièrement adapté pour stabiliser les talus à fortes pentes régulièrement soumis aux coulées de neige sous le poids desquelles ses troncs flexibles se couchent sur le sol et est capable par ailleurs de supporter de nombreux chocs. La cicatrisation rapide des blessures engendrées sur son tronc par ces accidents favorise également la production de rejets de souche et la constitution de cépées denses ; celles-ci renferment sous leur houppier une matière organique très abondante qui s'accumule entre les éboulis.

Sa floraison printanière discrète et fugace contraste avec le plein développement estival de ses plus ou moins larges feuilles densément velues-cotonneuses et blanchâtres au revers ; cette pilosité lui confère un caractère de xéro-héliophilie. De ce point de vue, il y a lieu de mettre l'accent sur le fait qu'il a été souvent observé que les feuilles épaisses et poilues perdent en effet moins d'eau. Notons aussi qu'il produit une épaisse litière à la suite de fortes accumulations automnales des feuilles suivies d'un net épaissement de l'horizon humifère et, corrélativement, une augmentation du pourcentage de la matière organique agissant sur les propriétés chimiques du substrat et une bien plus grande humidité du sol.

Il importe enfin de souligner que ces caractéristiques biologiques en font également un élément essentiel dans l'établissement des figurations très singulières sous la forme d'individus isolés disposés en rangées parallèles comme on le verra un peu plus loin et dont on n'a tenté de cerner tout récemment la genèse (Rhanem, 2015).

Signalons aussi d'ores et déjà que l'autre caractère essentiel qui forme la trame du paysage végétal de ces géomorphosites du Maasker est l'individualisation très marquée, tant floristique que physionomique, de deux strates nettement distinctes et présentant de nombreux vides. Cependant, bien que ce groupement soit caractérisé par une combinaison floristique réunissant *J. communis* et *C. nummularia*, cette fruticée bi-stratifiée présente un caractère sempervirent dû au genévrier commun ; les deux ligneux contribuent de la sorte à uniformiser singulièrement les traits de cette mosaïque où l'on peut néanmoins relever d'intéressantes observations. De ce point de vue, une mention particulière doit être faite pour cette rare fruticée mixte de forte belle venue formée par ces deux ligneux, chacun ayant toutefois une physionomie bien propre.

D.2.3 - Stratification de la végétation

L'architecture d'ensemble de cette magnifique fruticée arbustive, qui s'étend par vastes nappes denses, parfois presque sans trous, est plus souvent faite de deux strates nettement différenciées (photo 16), de sorte que, là où elle existe, elle attire par priorité l'attention, ne serait-ce que par sa position structurellement dominante, intercalée entre deux niveaux de chaméphytes épineux en coussinet. Et ce d'autant plus que les stations mentionnées se distinguent de celles à xérophytes épineux en coussinet par la succession (surtout pour le cotonéaster) de phases avec et sans feuilles, se traduisant par des changements de couleur du paysage végétal qui en font à eux seuls une mosaïque bien distincte de tout le reste ; c'est d'ailleurs la plus perceptible, accrochant vivement l'attention par son contraste brutal avec le contexte oroméditerranéen qui, lui, s'impose au regard par son apparente monotonie. Mais, si l'on y regarde de très près, on peut, en fait, observer que la strate arbustive est essentiellement représentée par le cotonéaster d'aspect irrégulier avec une répartition cépée par cépée et non par masse comme c'est le cas pour le genévrier. En revanche, toute la sous-strate arbustive est presque entièrement junipéroïde. En effet, elle est constituée par des touffes plus ou moins resserrées de *J. communis* qui forme ses propres plages assez pures, éparées, d'étendues variables, constituant localement, pratiquement à lui seul, toute la végétation. Cependant, il se trouve rarement mêlé vraiment à *Ribes uva-crispa* qui peut s'étendre également en taches toujours disjointes, de très faible taille et à peu près pures, entre les touffes de *J. communis*.



Photo 16 - Fruticée bi-strate à *J. communis* et *C. nummularia* et place des touffes de daphné au sein des plages de genévrier (haut ubac du Maasker).

variables, constituant localement, pratiquement à lui seul, toute la végétation. Cependant, il se trouve rarement mêlé vraiment à *Ribes uva-crispa* qui peut s'étendre également en taches toujours disjointes, de très faible taille et à peu près pures, entre les touffes de *J. communis*.

L'autre trait majeur de cette sous-strate junipéroïde, localement très touffue, dépassant assez souvent 1 m de hauteur, est l'édification d'un élément structural totalement fermé, atteignant des dimensions remarquables, qui empêche la pénétration et le développement d'autres espèces. Seuls en émergent par endroits de très rares coussins bien venants de *Daphne laureola* de taille également élevée. (photo 16)

Bien évidemment, d'autres critères climatiques, comme la neige et les précipitations occultes, entrent en jeu et peuvent même jouer un rôle notable, mais jamais déterminant. En fait, c'est davantage la combinaison des critères thermiques et hydriques qui représente un élément décisif, puisque ni les uns ni les autres pris individuellement ne sont suffisants pour rendre compte de la présence de cette fruticée en mosaïque qui n'occupe que les flancs pentus

d'exposition nord-ouest à ouest des hauts vallons du Maasker (Rhanem, 2015). Notons aussi que des différences entre habitats ou micro-habitats se manifestent, fréquemment induites par les variations non continues de ces divers paramètres. De fait, les assemblages de ces espèces ne sont jamais identiques d'un site à l'autre. Toutes ces observations étayent le fait que, bien que n'occupant qu'une surface très restreinte, cette entité n'en demeure pas moins fort remarquable qui lui confère un rôle biogéographiquement encore plus originale.

Cette topographie, alliée à la lente fonte des neiges, entraîne une longue phase d'hydromorphie ; les substrats sont par ailleurs soumis à un net lessivage où règne toutefois une certaine pédogénèse, certes peu intense, sous un manteau végétal relativement fermé fort humifère. Seul l'horizon Ao existe ; d'épaisseur variable d'un point à un autre, il présente une couche superficielle formée de débris de végétation surmontant un niveau riche en humus s'insinuant parfois profondément entre les éclats rocheux.

Sur le rebord de ses dépressions plus étroites, les reliefs sont en outre moins escarpés, ce qui permet à la neige de se maintenir et d'éviter les écarts de température trop importants, préjudiciables surtout au cotonéaster. Protégé des rigueurs hivernales et surtout printanières, il profite à plein de l'été, développant une importante couverture et permettant une lente mais constante production d'humus. Ces phénomènes se retrouvent en de nombreux points privilégiés de ces hautes dépressions où l'écogenèse des groupements, la dynamique du genévrier et du cotonéaster en particulier sont directement en rapport avec le modelé microgéomorphologique, lui-même induit par des processus microtopoclimatiques s'accroissant de plus en plus au fur et à mesure que s'élève l'altitude.

Ainsi, l'on conçoit dès lors que, si le climat général de cette fruticée mixte est celui de l'étage de haute montagne, son climat local, et singulièrement celui du sol et celui régnant sous ce groupement bi-strate (cf infra), possède certainement des caractéristiques propres, et tout particulièrement un degré hygrométrique élevé. En effet, avec une présence relativement élevée, les deux espèces accusent une importante hygrophilie et des exigences édaphiques très spéciales. Elles démontrent aussi une bonne vitalité et une capacité de multiplication très active, atteignant par endroits un développement extraordinaire et jouant un rôle singulier dans la dynamique des coulées de neige. Elles sont donc liées à une grande humidité de l'atmosphère et du sol. Ces deux espèces peuvent, à ce titre, être considérées comme les caractéristiques de cette mosaïque qui domine très largement sur les gros éboulis à humus brut d'épaisseur variable d'un point à un autre. Il se constitue de la sorte une fruticée équilibrée entre conifère et caducifolié, dont le recouvrement moyen dépasse 50 %. Elle contraste par ailleurs très clairement les dissemblances géomorphologiques en individualisant, au milieu de xérophytes épineux, des groupements distincts absolument superposables aux nappes d'éboulis, toutes choses égales par ailleurs.

Quels que soient leur composition et les détails de leur physionomie, ces types de végétation sont souvent liés à des milieux très particuliers, mais d'une grande importance en raison de l'étendue des surfaces qu'elles couvrent dans la partie orientale du Maasker essentiellement, qui est leur domaine exclusif.

Ainsi conçus, ces groupements spécialisés, pauvres en espèces et peu répandus, sont strictement inféodés à ces hauts vallons où ils prennent électivement place sur les pentes à fortes déclivités, les plus affectées par les coulées de neige. Fréquents et abondants sur de gros éboulis mobiles principalement où ils échappent à la concurrence des autres espèces, c'est là que l'intrication de ces deux arbustes présente indiscutablement un haut degré d'individualité floristique dû notamment à la présence inhabituelle à ce niveau altitudinal du cotonéaster, ce qui fait de lui l'une des rares phanérogames ligneuses qui s'élèvent aussi haut, loin au-dessus de la limite supraforestière. Mais, outre ces caractéristiques floristiques et morphologiques, interviennent aussi de profondes différences écologiques caractérisées par une forte humidité à la fois atmosphérique et édaphique. Une analyse précise des diverses stations juxtaposées sur ces vallons révélerait sans doute des groupements distincts.

Cette mosaïque bi-strate se résorbe le long de ces couloirs, qui vont souvent s'encaissant entre des parois rocheuses où les deux espèces descendent jusque dans l'horizon supérieur de l'étage montagnard, mais avec une constance et surtout une abondance nettement plus faibles que celles qui étaient les leurs dans la fruticée décrite ci-haut, ce qui explique qu'elles puissent s'observer assez bas en altitude, dans le sous-bois de la cédraie, mais toujours dans des stations très particulières.

D.2.4 - La cotonéastraie rubanée, structure éminemment nivéo-phytogéomorphique

Il reste aussi à évoquer que, du point de vue physionomique, d'autres phénomènes importants jouent également un rôle déterminant dans l'expression de ce type de végétation comme la reptation et la pression mécanique de la neige (photo 17).



Photo 17. Aspect de cèpée penchée de *C. nummularia* (vers 2 700 m d'altitude).

Cet ensemble physionomique unique, développé dans des conditions particulièrement favorables de richesse du sol et d'humidité de l'air, est ici à son optimum, n'a pas d'équivalent au Maroc et, constitue sans doute, l'ensemble le plus emblématique de la haute montagne dans tout le bassin circumméditerranéen.

Comme déjà indiqué, sur les pentes raides du Maasker, les troncs du cotonéaster se courbent sous la double contrainte du poids et de la reptation de la neige. En effet, la neige accumulée sur le houppier (malgré l'absence du feuillage) et le manteau neigeux en reptation disposent de l'énorme bras de levier que forme la partie aérienne inclinée vers l'aval et ils ramènent inexorablement, à chaque forte chute de neige, les brins minces de la cèpée vers le sol. En revanche, sur les pentes moins fortes, même si l'arbuste est plié à 90° sous la surcharge de neige, il reprend ultérieurement la position verticale tout en gardant une déformation à la base. Aucune autre essence ne présente ce phénomène avec une pareille intensité.

Il est aussi intéressant de constater que cette essence revêt d'autres caractères physionomiques encore plus remarquables, peu communs, habituellement importants pour y différencier des motifs. Mais, ce qui fonde le plus

son originalité et qui retient fortement l'attention, c'est le développement de magnifiques figurations géométriques rubanées d'une splendide allure, selon un tracé typique des hautes latitudes, qui se déploient ici parallèlement à la ligne de plus grande pente (photo 18). Elles sont surtout bien dessinées sur versant rectiligne d'inclinaison très forte tapissé de gros éboulis. De telles figurations sont moins marquées lorsque la pente est moins raide. De loin, elles ont l'air de bandes espacées qui sont ici façonnées par le cotonéaster et dont le motif repose essentiellement sur l'échelonnement vertical et individuel de ses pieds. Elles sont exclusivement confinées sur le flanc nord du Maasker où elles piquent d'est en ouest de leurs bandes parallèles équidistantes de 4 à 5 m le paysage de sa haute montagne, bandes entre lesquelles se réfugient de nombreuses colonies de *J. communis* qui alternent avec les champs de pierrailles nus et les nappes de coussinets épineux. Ce trait majeur, plus connu sous le terme anglais de *ribbon forest*, est sans doute le plus spectaculaire ici.



Photo 18. Cotonéastraie rubanée sur le haut-versant nord du Maasker (M. RHANEM, ci-contre, 10/03/2016).

individualisés par les linéaments d'*Alyssum spinosum*. Ils se rencontrent également en ubac, mais projetés à une centaine de mètres plus haut des premiers, immédiatement sous les sommets. Mais, même si ce type est le plus parfaitement réalisé, il n'a toutefois pas l'ampleur spatiale des *ribbon shrub* déjà évoqués. Quoiqu'il en soit, cela rend compte que ce phénomène n'est pas rigoureusement spécifique aux seuls phanérophytes.

Il faut noter comme autre trait dynamique notable de la flore et la végétation de cette fruticée rubanée, la présence entre autres espèces ligneuses formatrices, là aussi assez limitée il est vrai, de *Ribes uva-crispa*, dont les grosses touffes à grande puissance de recouvrement colonisent, par places, les plus gros éboulis, formant un trait d'union entre les individus du cotonéaster. Suivant l'âge, les physionomies, les hauteurs et les masses varient, mais le motif architectural reste le même.

Il n'est donc pas étonnant que les colonies de genévrier perdent alors de leur impact dans le paysage au profit de ce remarquable alignement des individus de cotonéaster, parmi les plus spectaculaires au plan individuel, mais elles conservent toute leur signification écologique et biologique.

Si on se place à l'échelon du versant, ces observations montrent à l'évidence que cette fruticée en mosaïque rubanée, qui réunit à la fois les cépées de cotonéaster et les touffes de genévrier, constitue certainement l'une des formations arbustives les plus alticoles du Maroc et des plus remarquables du monde méditerranéen. Par contre, à une échelle plus fine, ces deux espèces individualisent le plus souvent des groupements distincts sans toutefois s'exclure, phénomène explicable prioritairement par la différence de phénologie de ces deux ligneux dominants eux-mêmes très hétérogènes dans leur structure et leur architecture.

Remarquons pour terminer que, si on les compare aux immenses étendues de formations pulviniformes à chaméphytes épineux qui les entourent, ces hautes dépressions privilégiées abritent des végétations spécifiques, particulièrement diversifiées mises en valeur d'une part par l'espacement des colonies de genévrier et, d'autre part, par les *ribbon shrub* de cotonéaster, qui ne sont pas toujours parfaitement réalisés, au point de constituer les deux éléments majeurs, voire exclusifs, de perception ; ces formations, qui plus est, dessinent des groupements végétaux sans doute endémiques et extrêmement rares, tant en ce qui concerne la nature de leurs constituants que leur architecture.

Il faut noter aussi que, malgré leur étroite localisation géographique, ces deux ligneux présentent ici une amplitude altitudinale remarquable et paraissent individualiser ou du moins participer à plusieurs groupements spéciaux, peu perturbés par les actions anthropiques, qui se développent essentiellement entre 2 700 et 2 900 m environ.

D.3 - *Daphne laureola*, indicatrice édaphique de premier ordre

D.3.1 - Diversité et caractérisation des habitats principaux

Dans ces stations très alticoles de l'étage de haute montagne, à côté de ce couple de ligneux, quasiment compact et homogène, il est remarquable d'y voir aussi *Daphne laureola*, arbuste sempervirent à feuilles larges, monter aussi haut, qui ne compte guère que deux stations dont l'altitude est comprise entre 2 800 et 2 850 m, mais dont la localisation n'en est pas moins intéressante. Contrairement au buis des baléares, ce taxon appartient au type laurifolié hygrophile, dont les représentants colonisent surtout les régions subtropicales à climat assez humide, sans grands froids hivernaux. Par conséquent, la présence de cet élément plus ou moins lignifié qui fait défaut en Amkaidou, mais existe dans le Tichchoukt (Rhanem, 2014), dont l'extension précise reste d'ailleurs à préciser, est tout aussi significative; et, comme il est ici probablement à un de ses points limites vers le sud-est, son effectif ne saurait être que très réduit donnant encore plus de singularité à cette fruticée bi-stratifiée.

La présence du lauréole à ces altitudes (photo 16) est d'autant plus surprenante qu'il possède, contrairement au feuillage à

l'allure xérophile et caduc du genévrier et du cotonéaster respectivement, de grandes feuilles sempervirentes, coriaces, d'un vert foncé et luisantes dessus, traduisant une plus forte teneur en chlorophylle. Seul, il est incapable de subsister dans ces milieux à fortes contraintes où l'on ne trouve que de rares spécimens, en particulier disséminés çà et là au sein des touffes du genévrier commun où ils se complaisent. Il convient toutefois de signaler que dans la Bou-Nacer, il arrive localement de se développer seul à des altitudes aussi élevées mais seulement à l'abri des rochers où il ne constitue alors que des petites touffes constamment et puissamment ancrées dans des poches terreuses riches en matières organiques. Dans le Maasker, par contre, c'est l'existence des touffes de genévrier qui a permis au lauréole de pouvoir survivre à ces altitudes, profitant du microbiotope créé par son couvert et de l'effet nurserie qu'il engendre, le lauréole ne pouvant guère s'y développer à découvert. Néanmoins, il s'élève toujours de 20 à 30 cm au-dessus des touffes du genévrier et ce n'est qu'à ce niveau que s'épanouit, à l'air libre, l'essentiel de son feuillage, ce qui lui permet d'exploiter au maximum l'espace aérien. Ce partage des ressources spatiales leur évite donc d'entrer en compétition. Des études de microclimat montreraient certainement un ensemble climatique particulièrement favorable aux plantes qui s'épanouissent plutôt en moyenne montagne, où elles se trouvent habituellement inféodées aux forêts mésophiles.



Photo 19. Zénaie en éventail sous la forme d'une plus haute strate arborée à feuillage caducifolié à travers laquelle on aperçoit la surface du sol recouverte par une couche de neige. Elle attire également l'attention par son contraste brutal avec les forêts environnantes au feuillage persistant constituées par des taillis de chêne vert et des cédraies (escarpement septentrional d'Azrou vers 1 500 m).

sol, ces derniers marquant largement cette station, mais aussi ii) l'enclave triangulaire formée par la zénaie à *Q. faginea* qui domine très largement sur les sols profonds à la faveur d'une dépression plus longuement enneigée de la partie médiane de l'escarpement septentrional d'Azrou (remplacée sur les croupes rocheuses lapiazées par une chênaie à *Q. ilex*). C'est dans ce type d'habitat largement pénétré par la lumière que le daphné est plus abondant et plus fréquent et où il accentue donc le caractère sylvatique de cette végétation. En outre, sous la zénaie, où la caducité saisonnière du feuillage permet l'éclaircissement du sous-bois, le lauréole constitue presque à lui seul la strate buissonnante, à des degrés de recouvrement faibles ou assez faibles, avec quelques houx (*Ilex aquifolium* L.) mais dans laquelle apparaissent d'une part des plages plus ou moins étendues, en mosaïque, de luxuriants tapis de mousses au sol et, d'autre part, des troncs de chênes zènes manchonnés de lichens foliacés de petite taille ; cet ensemble hygrosциaphile, répandu dans les cédraies et chênaies mésophiles de ce secteur, est un indicateur d'une humidité importante. Dans ces derniers, où l'ambiance est beaucoup plus aérée et moins étouffante que sous le genévrier, le sol est peu couvert et les individus de daphné qui existent là constituent la composante essentielle du sous-bois en hiver (photo 20) alors qu'il est ici totalement indépendant de la présence de plantes nurses. Cela permet de distinguer, sur le plan de la morphologie individuelle, l'organisation des constituants de son appareil végétatif.

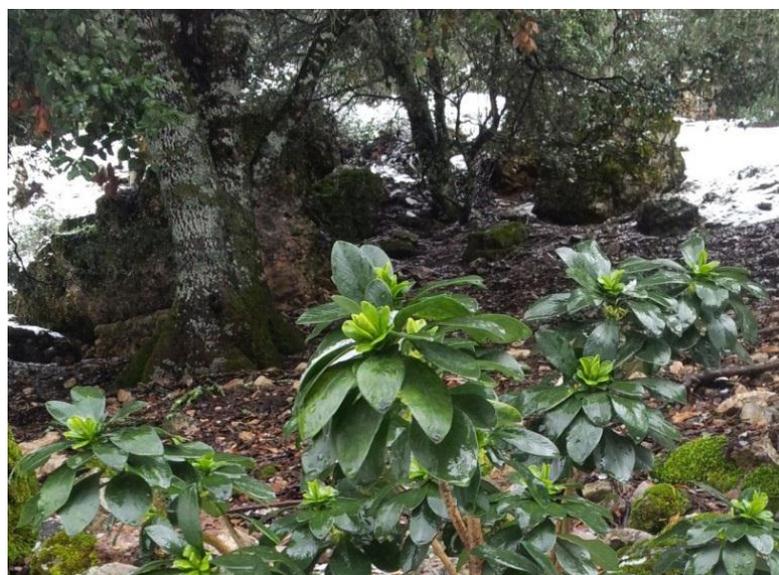


Photo 20. Strate arbustive dominée en hiver par *D. laureola* à côté d'une importante strate muscinale.

Signalons d'ores et déjà à titre indicatif et comparatif que, bien qu'on puisse le trouver dans l'étage oroméditerranéen, l'optimum écologique du daphné lauréole se rencontre plutôt à l'étage méditerranéen supérieur dans divers types de milieux frais et ombragés où il participe au sous-bois de la cédraie à *Cedrus atlantica* ainsi qu'à d'autres types forestiers à l'échelle du Maroc, comme c'est le cas par exemple dans certains vallons du Moyen Atlas. Sa présence est ici beaucoup moins évidente, sinon improbable, parce qu'elle constitue généralement l'un des meilleurs révélateurs de l'ambiance forestière façonnée aussi bien par les peuplements de cèdre que de chêne zène (*Quercus faginea* L.), à l'instar de ceux qui occupent i) entre 1 500 et 1 700 m, l'escarpement septentrional d'Azrou dans le Moyen Atlas (Figure 1 et photo 19) où des précipitations et une humidité atmosphérique élevées déterminant, sur des sols épais ou assez épais qui entrent dans la catégorie des sols bruns forestiers, l'abondance des lichens épiphytes plaqués sur les troncs et des bryophytes en revêtement très ras à la surface du

D.3.2 - De l'importance des rhizomes de *Paeonia mascula* (L.) Mill. et *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce

Outre les ligneux précités, apparaissent au printemps la pivoine (*Paeonia mascula*) et le sceau de Salomon (*Polygonatum odoratum*). Les touffes herbacées de ces deux géophytes sciaphiles qui n'émergent du sol (photos 21, 22 et 23) qu'au moment du développement printanier des larges feuilles de *Q. faginea*, n'exigent par ailleurs pour se développer qu'un sol relativement profond (de l'ordre de 20 à 40 cm) offrant des possibilités d'extension souterraine à leurs rhizomes faiblement ramifiés qui émettent des pelotes de racelles adventives ténues exploitant les couches superficielles du sol. Elles se ramifient ensuite dans les couches profondes du sol en un chevelu racinaire plus fin extraordinairement touffu, avant de pénétrer, à son tour, dans les anfractuosités de la roche mère. Ceci a pour corollaire la fourniture dans tout le profil de l'humus d'origine racinaire, notamment par une décomposition plus rapide des parties mortes de leurs rhizomes traçants et ramifiés ainsi que leurs racines adventives. Le développement

du rhizome se poursuit alors parallèlement au développement d'une multitude de brins aériens, favorisant la réalisation de touffes qui atteignent jusqu'à 50 cm de haut. Cependant, les deux espèces, comme nous avons pu le constater dans la zénaie de l'escarpement d'Azrou, n'exploitent pas les couches les plus superficielles du sol qui se dessèchent fréquemment durant l'été. Elles se localisent électivement sur les parties concaves qui conservent en toute saison une certaine humidité ; en revanche,



Photo 21. Rhizome du sceau de Salomon se développant sur un sol forestier riche en matières organiques.



Photo 22. Rhizome de *Paeonia mascula* présentant quasiment les mêmes affinités que *Polygonatum odoratum*



Photo 23. Aspect du sous-bois printanier dominé par la pivoine.

elles ne présentent qu'un développement médiocre sur les sols squelettiques ou peu profonds à faible capacité de rétention en eau. Elles s'accommodent de milieux moins profonds, pourvu qu'ils ne soient pas continus. Dans ce cas, les racines ténues s'appliquent alors étroitement sur la roche mère compacte au niveau de laquelle l'humidité demeure souvent élevée dans les anfractuosités en toute saison. Cependant, les rhizomes ne s'ancrent jamais dans les couches superficielles du sol qui se dessèchent souvent durant l'été.

Il convient aussi de noter que ces deux taxons exigent pour se maintenir dans nos régions un sol relativement profond demeurant constamment humide, du moins dans ses horizons inférieurs, et constituent toujours de ce fait d'excellentes indicatrices édaphiques de profondeur. Nous avons constaté à maintes reprises que les rhizomes se situent entre 20 et 30 cm de profondeur. À ce niveau, dans la région considérée, quelle que puisse être la durée de la sécheresse estivale, le sol, à texture généralement argilo-sableuse, conserve sous ses touffes une certaine humectation.

C'est dans cet environnement forestier aux caractéristiques hydriques particulièrement favorables que le lauréole contribue à maintenir et consolider les caractères édaphiques auxquels il est lié par la quantité, la qualité et la localisation de la matière organique qu'il apporte au sol. Alors que les feuilles tombent et forment en surface une litière épaisse peu acide et facilement minéralisée.

Ses nombreux rameaux grêles, glabres et souples se redressent dès la base, alors qu'à mesure de leur elongation les premières feuilles formées sont nettement plus petites que les suivantes et sont rapidement caduques. Seules, sont donc feuillées les extrémités supérieures qui, en se regroupant, étalent des pseudo-rosettes (photo 20) ou un fort toupet, au bout d'axes rarement simples, en cierges, plus généralement ramifiés et rassemblés en une touffe lâche, donnant des architectures qui, souvent, imitent des candélabres, jusqu'à trois à

quatre étages successifs. Ses fleurs, nombreuses, sont également condensées au sommet à l'aisselle des feuilles coriaces et persistantes. Il en résulte une sorte de dôme de verdure porté par les nombreuses tiges de l'individu. On croirait volontiers que ses touffes sont compactes, alors qu'il existe en réalité de grands vides sous les couronnes.

Ces caractéristiques sont autant d'éléments conférant à ce nanophanérophyte une forme très singulière parfaitement adaptée au confinement dans les épaisses touffes de genévrier commun à l'intérieur desquelles il est plus ou moins dissimulé et qui arrive cependant à les surpasser en étalant de remarquables rosettes de plus ou moins grandes feuilles. Le déploiement du feuillage concentré à l'extrémité distale de ses tiges élancées, sa phyllotaxie alterne-spiralée et son décalage spatial par rapport à celui du genévrier commun sont autant d'éléments particulièrement favorables à de bons rendements photosynthétiques.

Étant plus élevés que les touffes du genévrier dans lesquels ils sont enchevêtrés, les individus de daphné sont aisément discernables par leurs feuilles brillantes plus ou moins rayonnantes à l'allure ombelliforme, ce qui peut être considéré comme une adaptation à l'interception aussi bien des rayons solaires que des précipitations occultes (rosée et brouillards). Exigeant aussi bien sur le plan climatique suédaphique, la présence du daphné dans les parties sommitales du Maasker dépend donc de l'abri du genévrier, mais celui-ci en revanche ne lui doit rien.

D.3.3 - Observations nouvelles sur les adaptations de *D. laureola* aux contraintes du milieu oroméditerranéen

Ce faciès représente sans doute la variante la plus mésophile de cette fruticée ; une humidité permanente y existe en effet. Ceci se traduit sur le plan édaphique par l'existence d'un sol rendziniforme en général peu profond, protégé par un épais feutrage d'aiguilles des touffes du genévrier, sous couvert desquelles l'humidité peut persister tout au long de l'année, mais aussi et parallèlement qui créent des conditions microclimatiques qui tamponnent la sécheresse de l'air et la vitesse du vent et limitent donc l'évaporation. Préservé de la sorte des fortes insulations estivales, ce nanophanérophyte se trouve également abrité contre les rigueurs de l'hiver, ce qui lui permet de bien résister au froid à condition qu'il ne soit pas trop vif et prolongé. Mais, comme on vient de le voir, le lauréole s'exprime beaucoup mieux aux altitudes inférieures et de façon élective sous les conditions écologiques déterminées par la cédraie ou la zénaie. Pour cette raison, ce taxon est généralement considéré comme un indicateur fiable de biotopes à luminosité déficiente par effet d'ombre et rend compte aussi de l'accumulation d'une épaisse couche de litière en particulier. De plus, la richesse en matières organiques à l'aplomb des touffes du genévrier contribue à constituer des substrats colluviaux très favorables au développement du lauréole jouant en l'occurrence un rôle prépondérant. La capacité de cette espèce semi-sciaphile océanique à subsister dans un tel biotope s'explique aussi par son aptitude à optimiser l'interception de la lumière et par sa tolérance à l'ombre grâce à une remarquable phyllotaxie et une exposition foliaire absolument parfaite. Ce constat rejoint celui dressé sous couvert forestier.

Le daphné lauréole est aussi favorisé par le microclimat dû notamment au double effet abri. Le premier est créé par les hauts rideaux successifs de cotonéaster, tandis que le genévrier commun procure à son tour au laurier des bois la protection contre les vents très forts, au point de modifier les conditions d'enneigement surtout en hiver et, à un degré moindre, au printemps, de sorte que, dans les stations abritées, le houppier du genévrier, à la ramure serrée, lourdement branchue et bien fournie en aiguilles rudes et drues, retient bien la neige fraîche tombante, en plus de celle arrachée par les vents aux corniches et croupes environnantes, qui, même lorsqu'elle est peu épaisse, reste accrochée dans les fines ramifications de ses touffes. En outre, ces dernières se soutiennent mutuellement par contact, atténuant encore plus la violence du vent. De cette manière, sous son abondant et épais feuillage, la transpiration est réduite, l'air conserve une humidité plus abondante, la lumière se trouve fortement atténuée, la température régularisée, les déplacements de l'air par le vent presque insignifiants. Il se crée, autrement dit, un microclimat interne aux touffes de genévrier où l'action du gel s'atténue beaucoup, en même temps que le sol s'épaissit par suite de l'accumulation de la litière piégée par ce dernier. D'autre part, si l'on ne peut, faute de mesures, préciser les valeurs de l'état hygrométrique de l'air, la simple observation permet de déduire qu'il garde un taux élevé tout au long de l'année : longue durée d'enneigement, protection contre l'insolation directe par la forte déclivité des versants (effet de masque) et par l'effet d'ombre des cépées du cotonéaster dont les grandes feuilles à texture épaisse laissent difficilement filtrer la lumière et les rend ombrageantes durant la saison végétative estivale, faibles mouvements de l'air, tout concourt à réduire l'amplitude des variations thermiques et le déficit de saturation.

De telles stations suffisamment protégées où les facteurs microclimatiques jouent à plein leur rôle modulateur sont très rares au Maasker, hormis la station d'Ardoz. Ce laurifolié toxique (ce qui le maintient à l'abri d'une prédation par abrutissement) présente là ses seules localisations importantes du chaînon. Mais, même dans ce cas, seuls des recoins très particuliers présentent les microclimats les plus favorables à son développement. Ses touffes sont de taille volumineuse pour ces altitudes (entre 2 800 et 2 850 m environ). C'est sans doute le seul laurifolié capable de monter aussi haut et arrivant encore à former des touffes d'une grande vitalité dans cette station alticole douce et humide. Mais sa présence et sa vigueur sont une illustration éloquente de l'existence d'un microclimat d'ébauche de combe à neige et soulignent aussi la présence d'un horizon superficiel fortement humifère.

Il convient, à cet égard, de souligner que cet épanouissement exceptionnel n'a été possible que grâce aussi à celui des touffes de genévrier auxquels le daphné est étroitement lié, ce qui témoigne donc d'une affinité sociologique incontestable (Rhanem, 2015). C'est le cas aussi dans une situation relativement moins abritée où un seul pied jaillit, en une petite touffe de faible vigueur, au milieu de la masse rébarbative du genévrier. Là, le daphné trouve plus de difficultés à y faufler ses tiges. On voit donc qu'il s'adapte bien à ces nouvelles contraintes en évitant rigoureusement de trop s'aventurer plus haut à l'extérieur des touffes du genévrier ; les deux espèces offrent encore moins de prise au vent en réduisant conjointement leur taille par prostration des rameaux qui s'alignent pratiquement sur la même hauteur (pas plus de 40 cm).

Il ressort de toutes ces constatations que le lauréole est particulièrement bien armé, tant par ses aptitudes à supporter de longues périodes de sécheresse que par ses facultés d'endurer des froids intenses.

D.3.4 - Récapitulatif des exigences écologiques

C'est la permanence dans le sol d'un bon bilan hydrique quasiment tout au long de l'année qui représente le facteur majeur, puisqu'il permet à ce laurifolié mésophile de prospérer durant la saison chaude et théoriquement sèche, caractéristique du climat méditerranéen. Le stress hydrique estival méditerranéen est donc à peine présent dans ces micro-biotopes où les brouillards estivaux contribuent à entretenir une hygrométrie élevée. Le second critère majeur est d'ordre thermique, puisque les touffes de genévrier représentent des micro-écosystèmes où les températures sont fortement tamponnées tout au long de l'année ; les maxima estivaux et les minima hivernaux sont en particulier fortement atténués en leur sein. Il s'agit là d'un ensemble de conditions micro-stationnelles qui tendent à atténuer, voire supprimer le caractère méditerranéen de ces micro-habitas et bien plus tamponnées par rapport aux zones ouvertes et aux sols dénudés attenants où les conditions micro-stationnelles

sont différentes : d'une part, le degré d'insolation plus élevé s'accompagne en particulier d'une augmentation de l'amplitude thermique, aussi bien au cours de l'année qu'au cours de la journée, et des changements des caractéristiques édaphiques ; d'autre part, par son intensité, l'action du vent accélère l'évapotranspiration, le tout concourant au développement d'espèces xérophiles. Le phénomène de facilitation par effet nurserie semble donc jouer pleinement un rôle important dans l'implantation du daphné au sein des touffes du genévrier, ce qui va alors favoriser son développement, d'autant plus aisément que le potentiel hydrique des sols présente un bilan positif et durable avec bien entendu les autres conditions microclimatiques déjà mises en évidence qui prédominent justement au cœur du buisson par rapport à l'extérieur de sa canopée. Il est donc indéniable que la stabilité de ce micro-écosystème repose sur une seule espèce, dite espèce clé de voûte ou *keystone species* dans la mesure où le genévrier est l'élément formateur qui détermine l'existence du daphné lauréole.

Il reste à évoquer que la réussite de ce processus repose aussi pour partie sur l'existence des cépées rubanées en conjonction avec la succession, surtout pour *C. nummularia* dont la canopée n'est pas présente toute l'année, des phases avec et sans feuilles. Dans le premier cas, les micro-habitats où coexistent les touffes du genévrier qui abritent le daphné (photo 16) en leur sein sont entièrement entourés par les arbustes du cotonéaster qui vont à leur tour leur offrir une protection en fonctionnant alors comme des écrans brise-vents. L'ombre portée de ce rideau se révèle également pour partie significativement déterminante en favorisant le maintien plus longuement de conditions microclimatiques suffisamment favorables. Il les met également à l'abri des perturbations, même sévères comme les coulées de neige, jouant alors un rôle efficace de barrière mécanique grâce à la flexibilité de ses branches qui sont dotées d'une grande capacité de résistance.

D.3.5 - Stratégies fonctionnelles et écodynamique supraforestière

Dans les hauts vallons du Maasker, bien que très éloignés du point de vue taxinomique et qu'ils présentent des stratégies fonctionnelles différentes, le genévrier et le cotonéaster affichent ici des exigences écologiques voisines, formant assez souvent des fruticées mixtes ou se remplacent en fonction de divers critères, ce qui rend compte du fractionnement des habitats supraforestiers en petites portions de territoires dotées de microclimats et de micro-géomorphologies très variés, où les espèces significatives sont généralement réduites à quelques unités. Mais il faut bien indiquer que, mises à part leur morphologie, seules quelques autres espèces différentielles bio-indicatrices, comme le daphné, permettent d'individualiser les deux entités.

L'édifice végétal hautement spécialisé réalisé par ces trois espèces se singularise par ses interconnexions très nettes entre les trois compartiments déterminés par une suite de trois unités écologiques (ou éco-unités) contrastées où coexiste le triplet *J. communis* - *C. nummularia* - *D. laureola* et de phénomènes s'exerçant à des échelles de plus en plus grandes qu'il n'est souvent pas possible de séparer, le tout condensé en un espace restreint. Ces derniers dépendent principalement des conditions topo- et microclimatiques qui tendent par là même à accuser encore sa diversification. D'autre part, ce modèle a la particularité de présenter une protection efficace pour la lauréole, surtout au centre de la mosaïque, peu perturbé, là où tous les impératifs requis pour son existence sont satisfaits afin que son cycle de vie se déroule de façon optimale, sans risque d'être altéré par les effets de lisière. Cet isolement la prémunit également contre les coulées de neige. On peut alors dans ce cas parler d'un véritable fonctionnement en écomosaïque.

Ce complexe prévaut donc dans une grande partie des vallons juxta-somitiaux de la portion orientale du Maasker, du moins pour le couple genévrier-cotonéaster, sans toutefois qu'ils soient obligatoirement liés. Leurs groupements comptent peu d'espèces électives et préférées qui leur soient propres. C'est sans doute parmi les Bryophytes et les Lichens que doivent être cherchées les caractéristiques les plus nombreuses.

Il convient enfin de souligner que la présence des éboulis rend facilement compte de l'extension prodigieuse que prennent actuellement ici le genévrier et le cotonéaster, et constitue donc un des facteurs les plus importants dans la genèse de ces îlots dont la fréquence s'affaiblit très vite au-delà. Il y a manifestement un rapport de cause à effet entre ces deux faits. En outre, dans ces géomorphosites, ces deux arbustes prennent tout particulièrement un caractère conquérant en couvrant relativement de grandes surfaces dans les portions de terrain constamment remaniées par la chute des éclats rocheux sous l'effet gravitaire, en particulier à la base des cônes d'éboulis où s'entassent les gros blocs arrachés par le gel et le vent aux escarpements calcaires en contrehaut, de sorte qu'ils y sont souvent sujets à un vif ensevelissement et corrélativement l'évolution normale se fait de bas en haut et du centre vers la périphérie parallèlement à la consolidation des éboulis qui permet aux chaméphytes épineux hémisphériques de s'installer.

E - Comparaisons entre les populations centrales de genévrier commun et celles en limites d'aire

E.1 - Latitude versus altitude

Comme on vient de le voir, la limite méridionale de l'aire du genévrier est liée à l'accentuation de la sécheresse. Cette aire se disloque en enclaves montagnardes cantonnées surtout aux parties élevées des montagnes marocaines et à quelques autres hautes chaînes du pourtour méditerranéen. Mais c'est au Maroc, et à un degré moindre en Algérie, que cette essence présente les seules stations de son aire méridionale méditerranéenne.

Ces populations disjointes d'Afrique du Nord représentent vraisemblablement les vestiges de formations plus répandues durant la dernière glaciation würmienne et dont les populations résiduelles du pourtour méditerranéen témoignent d'une aire autrefois plus vaste, avant d'être disjointe par le réchauffement post-glaciaire. Bien entendu, ce phénomène de la disjonction arctico-alpine n'est pas limité à l'Europe (y compris la région périméditerranéenne), mais s'observe aussi en Asie et en Amérique du Nord.

Rappelons aussi que les trois autres espèces de genévrier présentes au Maroc sont plus spécialement liées et colonisent indiscutablement des régions climatiquement et biogéographiquement méditerranéennes. À l'instar de ces congénères et d'autres espèces du bassin méditerranéen, le genévrier commun a probablement suivi divers processus d'adaptation pour s'accommoder des étés plus chauds et des longues périodes de sécheresse. Les feuilles sont par exemple plus coriaces et plus petites afin de réduire l'évaporation de l'eau. En outre, ce conifère arctico-alpin se comporte plutôt comme un arbuste nain rampant hautement spécialisé dans ses irradiations méditerranéennes de la haute montagne marocaine. Mais, il ne constitue dans ces habitats alticoles, les plus froids et les plus humides des contreforts de la plaine de Moulouya, que des formations ligneuses en mosaïques rases et puissantes, que l'on peut tenir pour climaciques.

Les constatations précédentes montrent à l'évidence que la mise en place du genévrier dans notre pays ne peut se concevoir que dans le cadre de l'ensemble de ses territoires. Ces faits paraissent donc d'une grande importance sur les plans biogéographique et écologique.

Plus significative encore est l'existence dans son aire européenne d'une suite de montagnes distribuées en trois grandes zones dont les deux premières, boréale et médio-européenne, sont largement séparées par une vaste étendue de plaines, la troisième étant elle-même individualisée et toujours reconnaissable par l'originalité de la végétation méditerranéenne, très différente de celle des montagnes situées plus au nord, et qui accuse un caractère plus sec. Là où sont présentes des populations de genévrier commun, la distribution du conifère se trouve fortement affectée par l'altitude plus encore qu'ailleurs. Et, si le genévrier est encore présent en région méditerranéenne, c'est précisément à la faveur des reliefs importants qui sont ici encore plus particulièrement discriminants, en particulier sur la rive sud où la sécheresse demeure un facteur prépondérant, bien plus qu'en bordure nord. En effet, la très haute altitude qu'atteignent quelques sommets a contribué, sur ces grandes chaînes montagneuses, à assurer l'extension géographique des conditions climatiques plus froides et plus humides qui sévissent dans les régions tempérées septentrionales sous climat régional différent de type méditerranéen, c'est-à-dire avec des étés chauds et secs. Ainsi par exemple au Maroc, là où le genévrier est très en limite d'aire, c'est justement dans ces aires refuges alticoles, où les effets de la sécheresse méditerranéenne se font moins sentir, qu'il a pu se maintenir. C'est ici d'ailleurs que le genévrier peut atteindre ou dépasser la *timberline*, alors qu'il peut descendre jusqu'à proximité de la côte comme c'est le cas en Europe.

D'une manière générale, ces relais bioclimatiques de première importance ont aussi servi de corridors floristiques, favorisant le déplacement des espèces végétales entre le Maroc et la région européenne dans un sens comme dans l'autre.

Sur ces bases, il est possible d'identifier des situations contrastées, comme le sont les deux régions médio-européenne et méditerranéenne. Si on considère d'abord la première, sa partie de loin la plus importante et aussi la plus hétérogène de l'aire naturelle du genévrier commun, il apparaît en premier chef que c'est la zone où cette espèce atteint incontestablement son plein développement, tant en surface qu'en diversité, au point d'être fréquent à peu près partout sans montrer pour autant nulle part une forte abondance et encore moins constituer des formations proprement dites, lesquelles ne se présentent traditionnellement que sous l'aspect de fourrés xériques épars. Mais, il constitue sans équivoque une espèce courante aussi bien à basse altitude qu'en montagne jusqu'à 1 800 m d'altitude dans certaines régions, les plus occidentales et les plus septentrionales, de ce territoire.

En revanche, il est frappant de constater combien, dans son aire méditerranéenne, il ne pénètre que très marginalement en divers points géographiquement isolés où il est numériquement beaucoup moins bien représenté qu'en zone médioeuropéenne. En même temps, il s'étend beaucoup plus haut et devient uniquement orophile, ce qui le maintient essentiellement en situation alticole sous ces latitudes moyennes plus méridionales, là où les différences d'humidité sont tout particulièrement significatives. En sorte qu'il est progressivement décalé en altitude à mesure que la sécheresse estivale prend, vers le sud, une place de plus en plus importante.

Plus remarquables encore sont la réduction de ses populations toujours en plages diffuses, mais encore plus isolées et exiguës, et leur localisation exclusive à une partie seulement de la frange sud de ce territoire, et plus précisément au Maghreb, surtout dans sa partie centre-occidentale. Il s'agit là de populations restreintes sur de petites surfaces et fortement marquées par l'influence maritime s'exerçant surtout sur les reliefs à hautes altitudes de la partie septentrionale du Maghreb où le genévrier commun ne joue alors que très épisodiquement un rôle relativement important dans une dizaine de localités tout au plus. Il y constitue plutôt une espèce associée aussi bien à des formations arborées d'altitude que supraforestières attenantes ; il représente alors une simple caractéristique puisqu'il participe à divers groupements, sans en déterminer aucun de façon évidente.

Il convient toutefois de souligner que ces situations ne se manifestent qu'à peine en Algérie où il est bien moins fréquent puisqu'on ne le trouve qu'en une simple population diffuse dont l'existence est due à la proximité de la Méditerranée qui lui assure une humidité élevée, mais à une océanité moins accentuée. Mais c'est bien évidemment au Maroc, là où sont concentrées les plus grandes masses montagneuses, que se trouvent réunies la majorité de ses populations maghrébines. C'est là d'ailleurs que se situent les chaînes du Moyen Atlas et du Haut Atlas, les plus océaniques et les mieux exposées, précisément celles qui sont étudiées ici ; l'une et l'autre méritent de ce point de vue quelque attention. On peut dresser le même constat pour l'extension spatiale de ce taxon (jamais fréquent et abondant) et qui est également bien plus importante tant du point de vue altitudinal que bioclimatique. La surface de son aire totale de distribution est de loin supérieure à celle observée en Algérie, mais, quoique plus ample, elle demeure discontinue et de taille modeste, n'excédant sans doute pas une dizaine de milliers d'hectares. Ces aires dans ces deux pays ne constituent donc qu'un très faible pourcentage de la surface totale mondiale occupée par les populations de genévrier.

Si la différence entre Maroc et Algérie est déjà assez nette avec notamment la présence de montagnes relativement moins élevées et semi-continuales, elle est, par contre, encore plus marquée vis-à-vis du reste des pays sud-méditerranéens où la situation est toute différente. En effet, cette portion de territoire ne comporte plus, à latitude constante, que des massifs isolés de hauteur beaucoup plus modeste et de plus faible largeur et, de surcroît, situés dans des régions arides ou limitrophes de zones arides. Ils sont de plus en plus xériques lorsqu'on va vers l'est, de sorte que les pôles de continentalité extrême correspondent aux plus orientaux, les moins avantagés. En allant vers l'est, le climat se dessèche progressivement jusqu'à la terminaison orientale qui confine aux semi-déserts bordant la frontière tuniso-libyenne. Cette aridité est donc davantage liée à la continentalité elle-même déterminée par la disposition des chaînes de montagne et l'éloignement plus ou moins grand de l'océan, de sorte que le genévrier se décale, à l'est, vers la rive nord du bassin circumméditerranéen comme cela s'observe en Algérie.

Il en ressort que c'est le Haut Atlas qui abrite de toute évidence la plus grande partie des populations de genévrier commun de la région, notamment en raison de son développement considérable, de la complexité de ses reliefs à hauts sommets dont quelques-uns d'entre eux dépassent ou avoisinent 4 000 m d'altitude et de l'ampleur des dénivellations, combinée à une tectonique tourmentée. De sorte que cette chaîne offre une parcellisation des habitats inégalable sur la frange sud-méditerranéenne et, par suite, a permis de ménager un éventail de biotopes différents susceptibles d'offrir au genévrier, comme à d'autres plantes originales en limite d'aire, d'évidentes possibilités de trouver un refuge favorable lors des changements de cycles climatiques. Et l'on ne peut qu'être frappé, dans cette situation de limite extrême par rapport à ses exigences écologiques, par la convergence existant entre la présence du genévrier et celle d'un archipel de biotopes très spéciaux, restés probablement froids et humides, qui lui ont servi de refuges lors du maximum thermique holocène, où il n'a eu pratiquement pas de concurrent. Cependant, seules certaines parties concaves juxta-sommitales correspondant à des vallons plus ou moins profonds où s'accumule la neige en hiver et au printemps sont actuellement encore occupées par des coulées de genévrier, mais ici l'importance des phénomènes périglaciaires, du vent et de l'érosion due à la forte déclivité des versants surmontés d'escarpements rocheux a également joué un rôle déterminant dans la dominance de ce colonisateur d'éboulis meubles.

Il convient à cet égard de signaler que l'action de ces différents paramètres paraît se traduire par une amplification de l'effet sélectif

des conditions écologiques très rudes et instables de ces habitats et semble donc favoriser l'épanouissement des populations de genévrier là où des espèces plus compétitives (chaméphytes épineux en coussinet essentiellement) s'exprimeraient plutôt.

Inversement, tous ces critères ont concouru à la limitation des possibilités offertes au genévrier, lors des changements des cycles climatiques, de trouver un habitat différencié propice, en particulier sur la rive sud du bassin circumméditerranéen où la sécheresse demeure un facteur prépondérant, bien plus qu'en bordure nord, d'où une disponibilité plus réduite en zones refuges. Dans ce contexte, on comprendra pourquoi le genévrier est quasiment absent et qu'il ne se maintient que dans les territoires où les massifs sont très élevés, comme c'est le cas dans le Haut Atlas et à un degré moindre, dans le Moyen Atlas au Maroc qui est, de ce point de vue, particulièrement démonstratif. Il ne faut donc pas perdre de vue que, bien que d'importance secondaire sur le plan des superficies couvertes, l'aire haut-atlasique représente sans conteste le territoire refuge majeur non seulement pour le Maroc, mais pour toute l'Afrique du Nord, que, d'autre part, il fait toujours figure d'une grande rareté, souvent d'ailleurs passé inaperçu pour un œil non averti lorsque l'on n'y prête aucune attention particulière.

Sous de telles conditions et pour les deux pays évoqués, cette relique hygromésophile éminemment résiduelle déborde vers le haut les fourchettes altitudinales observées chez ses populations septentrionales. Alors que s'opère en Algérie un relèvement altitudinal de l'ordre de quelques centaines de mètres de ses limites, aussi bien inférieure que supérieure, désormais déplacées à 1 500 et 2 200 m respectivement, au Maroc, en revanche, le décalage vers les altitudes supérieures est encore plus prononcé, de sorte que le genévrier s'avère donc nettement plus alticole, l'ampleur de la remontée s'étend en effet entre 2 200 et 3 150 m, valeurs bien supérieures à celles relevées en Algérie. Mais dans cette dernière limite qui n'est atteinte nulle part ailleurs en Afrique du Nord et même dans le monde, on ne le rencontre que par petites colonies très disjointes ou touffes isolées et en situation rupicole au demeurant. En revanche, à sa limite inférieure, il est moins diffus. Il peut ainsi s'élever loin au-dessus de la frange marginale supérieure des peuplements arborescents et effleurer les sommets de ces montagnes. Il n'est dès lors pas surprenant que le genévrier commun occupe trois grands types de situations écologiques, essentiellement déterminées par l'altitude, et apparaisse ainsi dans divers groupements où il s'individualise sous différents aspects.

Cette bipolarité d'ordre aréal n'en constitue pas pour autant la seule divergence tranchée, loin s'en faut. L'aire du genévrier commun cumule bien d'autres disparités tout aussi nettement contrastées. Le second caractère majeur propre aux populations méditerranéennes vis-à-vis de ces homologues d'Europe du nord réside en effet dans sa morphologie. Dans la partie centrale de son aire principale, son port est variable allant de celui d'un buisson étalé, sans tige affirmée mais à plusieurs branches dès la base, à celui d'un petit arbre de 7 à 8 m de hauteur. Le plus souvent, il a un port arbustif élancé, avec un tronc bien individualisé et unique n'excédant que rarement 5-6 m, très étroit, fastigié ou pleureur, à contour régulier. En fait, bien que certains pieds atteignent exceptionnellement 17 m, il s'agit en général plutôt de fourrés ne dépassant guère quelques mètres de hauteur. Partout le genévrier sous ses formes tant arbustives qu'arborées tient une assez large place. Également très plastique à l'égard du substrat, il occupe aussi bien les sols secs qu'humides.

En revanche, dans notre pays, il acquiert exclusivement un port d'arbuste prostré touffu, rampant et le plus souvent irrégulier, mais comportant toujours une tige principale avec des rameaux tortueux aux extrémités redressées. En effet, il incurve ses tiges rampantes vers le haut de manière à les maintenir à une hauteur constante et elles résistent ainsi à l'aplatissement du poids de la neige. En fait, la déformation est provoquée sous l'effet conjugué de la reptation de la neige et du décapage par le vent. Toutefois, la forme prostrée est ici vraisemblablement génétique, observable même à moyenne altitude, tant sur sol profond que rocheux faiblement incliné. Cette différenciation est également perceptible sur le plan écologique et s'accompagne d'exigences d'une forte humidité à la fois atmosphérique et édapho-géomorphologique. Outre son cantonnement dans des topoclimats très proches, le genévrier commun a également une préférence marquée pour les stations écologiquement les plus contraignantes où la concurrence des autres ligneux est peu à craindre. En particulier, les pentes raides drapées d'éboulis mobiles lui conviennent parfaitement, à condition qu'elles soient bien approvisionnées en eau, mais on le rencontre aussi sur des substrats compacts dans la mesure où l'atmosphère reste humide. Ces populations méridionales, hautement spécialisées et bénéficiant d'une importante nébulosité, sont démonstratives de l'écologie de l'espèce. Il n'est dès lors pas surprenant qu'il soit absent dans la majeure partie des montagnes circumméditerranéennes. C'est donc moins le froid que l'assèchement du climat à la fois plus chaud et moins humide qui l'élimine au sud de son aire naturelle méditerranéenne, et ce d'autant plus que les compensations atmosphériques et édapho-géomorphologiques s'estompent brutalement. En témoigne l'absence dans ces zones des influences océaniques et donc de l'humidité atmosphérique dont la progression vers le sud est empêchée ou freinée en raison de la barrière quasi infranchissable du Haut Atlas. Tous ces critères rendent compte de l'exceptionnelle rareté du genévrier.

E.2 - Manifestations dynamiques

Bien que, comme mentionné précédemment, il est difficile de déterminer précisément toutes les zones occupées par le genévrier commun, il est possible de décrire certaines orientations et leurs causes.

Les tendances diffèrent nettement entre le nord et les parties méridionales du bassin méditerranéen. Par exemple, autour de la Méditerranée occidentale, la zone à genévrier commun est considérablement limitée dans la région du Maghreb où elle ne s'étend jamais sur de grandes surfaces, alors qu'en Europe la superficie des fourrés de genévrier commun a généralement augmenté. Plus précisément, au Maroc, il occupe actuellement seulement quelques milliers d'hectares. La raison en est surtout d'ordre écologique et chorologique. Sa situation en limite d'aire et la sécheresse du climat méditerranéen, ainsi que les conditions topoclimatiques et géomorphologiques locales, limitent son extension. Aussi, les populations de genévrier commun y sont-elles davantage morcelées et d'effectifs plus réduits que dans la partie septentrionale où elles couvrent des gammes de milieux climatiques et stationnels contrastés. En effet, comme il a été discuté plus haut, ce genévrier cosmopolite est largement distribué en Europe, des étages planitiaire à subalpin en toutes expositions, aussi bien en situation xérophile que mésophile, où il existe plusieurs types de stations aussi différents les unes que les autres. Mais il peut aussi se comporter comme une essence colonisatrice constituant des peuplements de substitution, plutôt que des groupements climatiques.

Les tendances en Europe sont donc totalement différentes, d'autant que la surface des fourrés de genévrier commun a augmenté rapidement au cours des dernières décennies. Cette expansion est essentiellement attribuable aux aspects de la biologie du genévrier commun et à des changements dans l'utilisation des terres puisqu'il existe en accrus dans les friches où il ferait ainsi figure des stades frutescents de conquête ou reconquête des sols par la forêt. En effet, il est possible que son abondance dans certaines parcelles soit liée à un travail du sol antérieur, à des fins sylvicoles (crochetage) sur des sols hydromorphes marneux par exemple.

Quelle qu'ait été la manière (naturelle ou le résultat d'une intervention humaine) dont ces fourrés ont été obtenus, il a un

intérêt économique certain, de par les multiples usages qu'en ont les populations et par son utilisation dans diverses opérations paysagères. Encore peu utilisées au Maroc, ses galbules bacciformes sont exploitées ailleurs comme condiment (ce sont les graines qui parfument la choucroute) et dans la fabrication de liqueurs (gin). Par contre, toutes ses parties sont d'usage médicinal (toniques, stomachiques, diurétiques, sudorifiques, stimulantes et dépuratives). Enfin, il présente de nombreuses variétés ornementales. Son port, et sa couleur, lui donnent une grande valeur esthétique, ce qui en fait une essence d'ornement très appréciée depuis l'Antiquité dans les parcs et jardins, mais non en boisement.

Au Maroc, par contre, les rares groupements co-structurés par le genévrier commun sont essentiellement des climax édaphiques cantonnés sur des éboulis calcaires superficiels, ne formant plus que des colonies très éparées et étroitement confinées dans des géomorphosites à topographie concave propice à l'accumulation nivale, ce qui leur permet de compenser leur situation sous latitude basse. Cet arbuste, partiellement forestier (optimum secondaire), est toutefois franchement suprasylvatique (optimum primaire) et semble se comporter seulement comme semi-sciaphile. Il est aussi singulier de voir ses nombreuses touffes rampantes prospérer sur les éboulis périglaciaires où il se montre particulièrement envahissant et dont l'implantation se fait par noyaux à partir de pieds isolés. Il s'y multiplie activement par voie végétative, mais présente également une relative abondante « floraison » au point de créer de larges plages, sous forme monospécifique à paucispécifique, parfois supérieures à vingt mètres carrés, bien installées et présentant chaque année de nouvelles pousses. En effet, il se marcotte et drageonne facilement, ce qui lui permet de prendre place souvent en première installation sur des substrats neufs très variés comme les éboulis de gravité, les cônes de déjection et les dépôts torrentiels. Son mode de progression est souvent varié, alliant des phases de piquetage arbustif, d'extension et de coalescence des taches progressivement constituées, mais aussi des phénomènes d'extension insérés dans des complexes structuraux mosaïqués avec des formations arborescentes en contact avec les systèmes forestiers. Il les colonise et les fixe, facilitant l'implantation secondaire d'autres espèces qui souvent l'éliminent sur la colluvion consolidée. Mais, comme les essences pionnières, il résiste difficilement à la concurrence.

Si en Europe on ne peut pas vraiment parler de peuplements de genévrier commun, au Maroc il ne forme jamais de peuplements purs ; il s'agit au maximum de plages éparées çà et là sur quelques milliers d'ares. Bien mises en évidence sur le terrain, ces plages plus ou moins distantes les unes des autres, d'aspect toujours prostré et rampant, présentent une architecture caractéristique en touffes de branches tortueuses descendantes très imbriquées et plus ou moins coalescentes qui poussent tantôt à l'état pur (forme monospécifique), tantôt en mélange avec d'autres espèces morphologiquement ou/et fonctionnellement proches (forme paucispécifique où le genévrier reste toutefois très dominant). Elles occupent la plupart du temps le fond et les flancs de dépressions et impriment au paysage végétal une structure en mosaïque très originale. Elles marquent en général un paysage permanent, comme elles peuvent parfois correspondre à des stades en cours d'évolution, en particulier à la suite de la consolidation des éboulis mobiles. On les trouve le plus souvent à l'étage supraforestier, mais plus rarement en sous-bois.

À ces traits s'ajoute son aptitude à produire des racines adventives, d'où ses capacités, nous l'avons dit, à un développement végétatif par marcottage ou drageonnement, induisant une structure clonale. Ceci lui procure une grande beauté et une valeur paysagère considérable. Ce phénomène semble plus fréquent en haute montagne où règnent de fortes contraintes édapho-climatiques, traduisant l'efficacité de cette stratégie végétative initialement pionnière puis colonisatrice. Cette aptitude favorise par là-même ses potentialités de régénération, ce qui fait de lui l'un des rares ligneux marocains encore aptes à se développer dans des biotopes similaires, surtout dans des géomorphosites fortement enneigés. Et dans une certaine mesure, les touffes de genévrier peuvent, elles aussi, être considérées comme typiquement édificatrices, puisqu'associées à l'accumulation des éboulis et piégeant aussi bien la matière organique que minérale dans l'enchevêtrement de leurs ramures, représentant donc le stade précurseur d'une colonisation. Les genévriers s'installent et se développent en touffes sur les éboulis nus déjà établis et contribuent à leur exhaussement. D'autre part, cela lui permet aussi d'héberger d'autres espèces végétales, comme le font les chaméphytes épineux en coussinet ; mais, contrairement à ces derniers, lui peut aussi abriter des espèces de plus grandes tailles comme le cèdre par exemple. Il est donc de ces points de vue particulièrement instructif. En tout état de cause, ce sont des dispositifs caractéristiques de milieux, une fois encore, marginaux aux contraintes extrêmes.

Cet attribut biologique est en grande partie à l'origine de la formation de populations plus denses, de leur consolidation et de la réussite de sa dynamique locale. C'est donc une unité de paysage très originale que réalisent ses plages marquées par deux caractères constants partout où on les rencontre. D'abord, leur densité élevée les rend difficiles à traverser et interdit pratiquement l'existence de toute autre espèce. Ensuite, la nature extrêmement grégaire de cette forme végétale dotée d'importants réseaux de racines adventives conduit à la constitution de colonies quasiment monospécifiques. Cette vitalité de croissance est toutefois moins rapide que chez certains arbustes caducifoliés, en particulier *Berberis hispanica* (épine-vinette) et *Ribes uva-crispa* (groseillier à maquereau). Les raisons de son recul et de son effacement devant ceux-ci, outre le fait que cette essence est en limite bioclimatique de son aire de répartition, tiennent dans sa croissance plus lente et sa maturation beaucoup plus tardive. Cette particularité rend compte de ses potentialités d'amplitude spatiale assez réduites, en particulier sous couvert forestier.

C'est dans un tel contexte, presque totalement dépourvu de cortège arboré, que ce genévrier rampant côtoie par ailleurs les chaméphytes en coussinet dans des conditions de milieu rappelant, à bien des égards, celles dans lesquelles se développent ces derniers ; il est d'ailleurs bâti comme eux selon presque la même configuration architecturale pulviniforme à disposition dense des tiges aériennes.

En somme, plutôt qu'une essence susceptible de constituer de vastes groupements purs sur de grandes étendues, le genévrier commun existe à l'état spontané par îlots isolés et apparaît plutôt comme une essence secondaire de complément, mais une essence précieuse, qui cherche à se mêler aux autres végétaux de l'étage de haute montagne, partout où ceux-ci lui en laissent la possibilité, et qui n'arrive à dominer dans le paysage végétal que là où toute autre concurrence fait défaut à cause soit du topoclimat, soit des caractères édaphiques de la station. Concernant ce dernier point, tributaire d'une grande humidité dans son habitat fondamental, il occupe le plus souvent la totalité des situations possibles sur éboulis grossiers mobiles, mais aussi, dans une moindre mesure, sur les pseudo-éboulis plus ou moins fixés. En fait, ce sont surtout les premières formations superficielles qui jouent un rôle sélectif important. C'est aussi le premier cas qui correspond à la situation optimale des colonies de genévrier commun se présentant quasiment à l'état pur ; celles-ci sont par contre d'autant moins typiques dans le second qu'elles sont plus pénétrées par des chaméphytes épineux en coussin et d'autres espèces laurifoliées ou caducifoliées précitées.

De fait, il joue un rôle mineur comparé aux autres genévriers de notre pays. Cependant, par son impressionnante vitalité, sa grande robustesse face aux contraintes édapho-climatiques et sa capacité à moduler sa croissance, le genévrier commun témoigne de la grande résistance du genre *Juniperus* aux conditions stationnelles difficiles. En effet, à cette latitude méridionale, le topoclimat de ces géomorphosites concaves des massifs calcaires concernés aboutit à l'obtention de conditions analogues à celles observées bien plus au nord dans des stations moins élevées. Remarquons immédiatement à cet égard que leur risque

d'extinction est très faible en l'état actuel du fait de leur bonne persistance temporelle liée sa longévité et à la multiplication végétative. Le genévrier commun apparaît bien ainsi comme une relique en même temps que comme un pionnier actuel de végétation.

Ces observations préliminaires nous amènent à nous interroger aussi sur le degré de rareté de ces populations relictuelles. L'examen des préférendums écologiques et l'analyse détaillée de la distribution de *J. communis* montrent que l'espèce peut s'intégrer au type de rareté III de Rabinowitz, caractéristique d'un taxon à aire de distribution restreinte mais occupant divers types d'habitats et possédant des populations localement abondantes (Rhanem, 2014). Si dans l'ensemble le genévrier commun n'est donc pas une espèce immédiatement menacée, sa distribution spatialement restreinte impose un suivi de ses populations, notamment celles de l'étage montagnard méditerranéen. En effet, ces dernières comportent souvent des effectifs très réduits et se maintiennent parfois uniquement de façon végétative. Enfin, toutes ces populations constituent probablement des populations-refuges dotées d'une identité génétique propre qu'il convient de conserver.

F - Position privilégiée du Haut Atlas de Midelt, refuge de premier ordre ayant assuré la survie de *J. communis* au Maroc

Ainsi qu'il ressort des pages précédentes, l'étude biogéographique du genévrier commun au Maroc où sa localisation est strictement orophile, n'est compréhensible que par sa mise en perspective avec l'ensemble de son aire de distribution. L'examen de sa répartition sur le pourtour méditerranéen (Figure 2) montre, de ce point de vue, que c'est au Maroc et, à un degré moindre, en Algérie qu'il présente les seules stations de son aire méridionale méditerranéenne qui relèvent de la dislocation de ses ultimes aires secondaires disséminées çà et là en zones montagneuses. Le Maroc en contient à lui seul une grande partie se répartissant inégalement sur les trois chaînons présentement étudiés, dont seulement les deux chaînons du Haut Atlas de Midelt abritent les plus fortes concentrations de colonies de *J. communis* qui sont surtout bien représentées à l'étage supraforstier. Malgré sa présence en moins grand nombre sur le troisième chaînon du Tichchoukt, ils présentent néanmoins d'incontestables affinités tant physiologiques que floristiques et biogéographiques, mais aussi certains traits écologiques ainsi que leur disposition d'avant-garde si caractéristique. L'ensemble de ces territoires correspond du reste à la quasi-totalité de l'aire marocaine (Figure 1).

Cependant, envisagées à l'échelle de l'aire globale de répartition, les colonies du genévrier commun ne représentent plus que des avants ou des arrières-postes, de très faibles étendues et qu'on peut considérer d'un point de vue phytogéographique comme l'une des dernières étapes de l'appauvrissement de ses populations sur la rive sud de la Méditerranée où elles n'arrivent à survivre que dans quelques refuges en îlots résiduels à la faveur de conditions écologiques particulières. Il en est ainsi actuellement au Maroc où les plus belles populations relictuelles de genévrier se localisent pour l'essentiel dans des hautes dépressions de l'étage de haute montagne. Elles y participent à des groupements permanents où l'influence climatique est donc certaine. Ces particularités placent le genévrier commun dans un contexte original en limite d'aire de répartition méridionale où il reste d'ailleurs cantonné en îlots de populations relictuelles de faible taille sur des surfaces toujours restreintes pouvant entraîner une dérive génétique et qui n'ont rien de comparable avec les masses si abondantes déployées plus au nord.

L'existence de telles populations isolées du centre de gravité plus septentrional laisse place à l'hypothèse d'une extension ancienne plus généralisée dans cette zone, ce qui laisserait supposer qu'il a dû y être autrefois prédominant ou, tout au moins, abondant. En effet, éloignées de quelques centaines de kilomètres de distance des plus proches stations européennes ou algériennes, il est difficile d'interpréter l'isolement de ces populations au milieu d'une végétation méditerranéenne en évoquant les causes actuelles de dispersion de l'espèce, en particulier le transport des galbules du genévrier commun par des oiseaux ; celles-ci ne sont vraisemblablement que l'aboutissement de migrations qui se sont poursuivies au cours des temps et particulièrement à la faveur des fluctuations climatiques de l'ère quaternaire, et ce sont des particularités topographiques déterminant sur une certaine étendue un climat local favorable qui leur ont permis de persister. Bien entendu, comme il est dit ci-dessus, ce phénomène de la disjonction arctico-alpine n'est pas limité à l'Europe et à la région périméditerranéenne, mais on l'observe aussi en Asie et en Amérique du Nord. Il y a aussi lieu de signaler que la connaissance de l'effet des glaciations doit beaucoup à celle des aires des espèces arctico-alpines.

Dans ce qui suit, nous nous efforcerons de dégager quelques grands traits de la mise en place des populations de *J. communis* grâce aux travaux chaque jour plus nombreux en biogéographie (Adams, 2014). Il est vraisemblable que la présence du genévrier commun dans cette partie du monde ait un caractère relictuel et, si des colonies ont pu subsister ici depuis le Tardiglaciaire, c'est sans doute grâce à des circonstances spéciales où ne pouvaient prendre pied les concurrents du genévrier, notamment une humidité quasi permanente élevée, tant atmosphérique qu'édaphique, et surtout la rigueur des conditions imposées dans ces stations de survivance par les éboulis mobiles, à réserve hydrique assez élevée, dont nous rappellerons ci-dessous l'intérêt.

F.1 - Bref aperçu de l'effet des glaciations et intérêt biogéographique

Outre l'histoire géologique tertiaire de la région méditerranéenne, liée à la tectonique des plaques, qui a permis la coexistence de fonds floristiques d'origines très diverses, locaux, septentrionaux, tropicaux et asiatiques (Quézel & Médail, 2003), la dynamique quaternaire d'extinction et de recolonisation contemporaine des oscillations climatiques glaciaires et interglaciaires constitue une autre cause probable de la répartition actuelle du genévrier commun parallèlement à la fragmentation de ses populations méridionales sur le pourtour de la Méditerranée.

Les distributions actuelles des espèces arctico-alpines sont donc l'héritage d'une longue histoire intimement liée aux bouleversements climatiques du Pléistocène. Il importe donc, de ce point de vue, d'examiner comment le genévrier commun a réagi à ces événements qui n'ont pas manqué d'avoir des influences sur son comportement et qui se sont notamment traduites par des transformations radicales dans son aire de distribution. Chaque glaciation ayant dans une large mesure oblitéré les effets des précédentes, c'est évidemment la dernière qui est la mieux connue et dont l'importance est capitale pour comprendre son histoire récente.

Très en limite, ces populations disjointes d'Afrique du Nord représentent vraisemblablement les vestiges de migrations septentrionales parvenues dans certaines de leurs hautes montagnes durant la dernière glaciation würmienne. Bien qu'on n'en ait pas de preuves formelles, il est néanmoins logique de penser qu'ils n'ont pu se développer que dans un contexte climatique un peu plus froid et plus humide qu'aujourd'hui, alors que leur immigration est probablement contemporaine des grandes glaciations, période au cours de laquelle les espèces arctico-alpines, dont notamment le genévrier commun, se sont assez largement répandues dans toute la Numidie, grâce à l'existence de communications entre l'Afrique du Nord et l'Italie ou

les îles Tyrrhéniennes (Quézel, 1957). Par conséquent, il semble admissible d'interpréter l'ensemble de ces îlots du pourtour méditerranéen comme des populations résiduelles d'une aire autrefois plus vaste, probablement très large à la fin de l'ère tertiaire (au Miocène et au Pliocène), avant d'être disjointe par le réchauffement post-glaciaire ; l'orogénèse alpine a aussi contribué au morcellement de son aire méditerranéenne de distribution en de nombreuses populations.

Pendant les périodes pléni-glaciaires, les conditions climatiques étaient telles que la plus grande partie de l'Europe était couverte de toundras et de steppes plus ou moins boisées jusqu'aux confins de l'aire méditerranéenne. Le genévrier commun, dont l'étendue était plus vaste qu'aujourd'hui, s'abaissait assez profondément au Maroc pour occuper des portions de terrain de moyenne altitude dans l'étage montagnard méditerranéen. À l'inverse, au cours des interglaciaires chauds et pluvieux, suite à son retrait vers le nord sans que les paysages végétaux méditerranéens perdent leur aspect fondamental, il n'a pu se maintenir qu'à de plus hautes altitudes, que seules les montagnes du Moyen, et surtout du Haut Atlas pouvaient lui offrir. Cependant, les conditions ont alors dû être réalisées pour que, localement au moins, le genévrier commun puisse résister à ces vicissitudes climatiques. Il lui suffisait de trouver, sous des formes plus ou moins discontinues et exiguës des biotopes plus frais et moins ensoleillés d'ubacs lui permettant d'entretenir des populations assez abondantes pour être viables. La survie locale, à l'échelle des temps géologiques, du genévrier en compagnie d'autres espèces qui se sont réfugiées dans ces géomorphosites très singuliers pendant les périodes interglaciaires (comme celle dans laquelle nous sommes actuellement) expliquerait en tout cas la coexistence, dans des portions de terrains restreints, d'espèces végétales d'origines biogéographiques diverses qui s'y sont toutes regroupées, profitant du kaléidoscope de milieux que permettait la diversité physiographique de ces biotopes. Les isolements géographiques répétés au cours du Pléistocène, l'extrême complexité paléogéographique et paléoclimatique du Maroc et sa diversité orographique qui provoque un étagement altitudinal et une zonation latitudinale ont fortement contribué à la création de ces isolats bioécologiques. Notons enfin que ce concours de circonstances a également autorisé au Maroc d'une manière générale l'existence d'une mosaïque de formations végétales très variées. Tenant compte de toutes ces considérations, on peut même avancer que le genévrier commun en limite d'aire au Maroc n'a probablement subi que de légères contractions et réexpansions rythmées par les vicissitudes climatiques répétées.

D'autre part, sur ces hauts reliefs étudiés ici où l'on compte parfois plus de deux mois secs, il faut envisager l'hypothèse que des écotypes plus résistants à la sécheresse se sont développés dans ces montagnes. Cette hypothèse est d'ailleurs indirectement validée par l'existence d'une radiation adaptative extrêmement importante, c'est-à-dire qu'il y a individualisé une forme rampante très caractéristique, processus de spéciation somme toute faible. L'appauvrissement du nombre d'individus est dû à la position excentrée de son aire méditerranéenne par rapport aux grandes masses septentrionales formant le centre de gravité de son aire naturelle. Par contre, à l'échelle de son aire de répartition, ce taxon allopatrique est hautement polymorphe, ayant manifesté localement une forte variation intraspécifique. Il constitue de ce point de vue un remarquable exemple de remplacement géographique. Son évolution dans ces hauts massifs montagneux étudiés, où ont pu se développer les processus dynamiques de divergence (conduisant finalement à la spéciation), n'ont donné encore qu'un taxon intermédiaire très proche de l'espèce-souche arctico-alpine, repliée vers le nord, très minoritaire, qui reste subordonnée à la végétation proprement méditerranéenne. Notons à cet égard qu'aucune de ses sous-espèces n'est authentiquement méditerranéenne sur le plan taxonomique comme le montre une étude phylogénique récente qui combine des marqueurs génétiques et des données morphologiques (Adams *et al.*, 2015), bien que le genévrier commun rampant méditerranéen ait été longtemps intégré, d'une manière vague au demeurant, dans la sous-espèce *hemisphaerica* que l'on pensait encore tout récemment être un taxon à part entière, du moins dans notre pays. Nous ne connaissons d'ailleurs aucune référence bibliographique justifiant scientifiquement une telle affectation.

F.2 - Sur l'importance phytogéographique des éboulis

Au cours du Quaternaire, la région méditerranéenne a été épargnée de l'influence glaciaire (Riser, 1999). Au cours de cette ère, le climat méditerranéen a par ailleurs subi des fluctuations tout en conservant l'essentiel de ses caractères. Le climat évoluant progressivement vers un climat proche de celui que nous connaissons actuellement, le genévrier commun a reculé vers le nord mais a pu se maintenir au Maroc dans l'étage de haute montagne des ubacs d'Amkaidou et du Maasker, essentiellement en relation avec les conditions climatiques actuelles.

Du point de vue géomorphologique, il ressort toutefois de la lecture du modelé de ces deux chaînons que le genévrier n'est à la fois le plus étendu et n'a le plus grand effectif qu'au niveau des dépressions juxta-sommitales ; celles-ci fonctionnent en véritables réceptacles nivaux et sont encombrées superficiellement d'éboulis plus ou moins stables. Dans ces isolats, il végète aisément aussi bien sur les éboulis mobiles que sur la roche nue, où il rencontre relativement peu de concurrence.

Ainsi que nous venons de le voir, de tels refuges ont facilité la persistance des populations du genévrier commun en leur offrant un habitat favorable lors des multiples bouleversements climatiques passés. Le façonnement de versants raides calcaires y a fortement contribué en entretenant une éboulisation quasi permanente. Constituant une illustration spectaculaire de l'instabilité de ces longs versants, et à ce titre strictement localisé à l'étage de haute montagne, ce phénomène n'est fonctionnel que pour autant que les pentes des corniches subverticales qui les surmontent sont supérieures à 40°, seuil à partir duquel les fragments isolés par la météorisation de ces parois rocheuses sont susceptibles de se mettre en mouvement sans aucune intervention de l'eau (Biro, 1981). Toujours selon cet auteur, les pierres tombées peuvent toutefois cheminer sur des pentes plus faibles que 40°, jusqu'au moment où elles s'arrêtent définitivement pour participer à la construction d'un tablier ou d'un cône d'éboulis qui s'épaissit si l'écoulement liquide ou nival dans le talweg est incapable de les prendre en charge. Rappelons à cet égard que les tabliers d'éboulis sont, par définition, approximativement plans et proviennent d'une paroi rectiligne, alors que les cônes *stricto sensu* sont issus d'une anfractuosités où la désagrégation de la roche est plus rapide (Biro, 1981 ; Selby, 1993). Excluons de fait les cônes de déjection où le mode de transport résulte d'un ruissellement concentré dans un talweg élémentaire, simple mais brutal, suite aux orages d'été, même si la mise en place de ses alluvio-colluvions dans de véritables bassins de réception se fait également coup par coup. Ce sont ces épisodes, rares mais brutaux, typiquement méditerranéens, qui confèrent son style à la morphogénèse, tout spécialement en haute montagne. À ces hautes altitudes, ces traits géomorphiques prolifèrent donc tout autant ; par effet topographique, ou par situation climatique régionale, l'énergie même du relief et l'ampleur du creusement y induisent ces phénomènes où la détente aux flancs des grandes incisions joue un rôle majeur.

Comme l'éboulisation, cette torrentialité est fondamentalement discontinue. L'une et l'autre de ces manifestations ont profondément marqué le modelé. Il n'en reste pas moins que ces trois types d'éboulis *lato sensu* et leurs combinaisons constituent autant de substrats favorables à l'installation du genévrier commun. Il convient enfin de souligner que la surface topographique est soumise aux trois actions cumulées de la neige, du gel, de la pluie. Celle-ci peut provoquer, à chaque orage estival, des glissements d'éboulis.

Ces deux traits de l'instabilité morphogénique propre ici à l'étage supraforestier se trouvent donc ici réunis, quasi à l'état pur, sur les flancs nord escarpés en Amkaidou et Maasker. Les modalités de leur fonctionnement intermittent illustrent par ailleurs parfaitement les particularités de la dynamique du genévrier commun au point de compromettre la continuité de ses colonies qui se modifient donc par à-coups, de sorte que la structure en mosaïque de la végétation si caractéristique revêt des aspects multiples. Le genévrier commun y trouve aussi perpétuellement de nouvelles niches écologiques favorables, grâce à la régularité sur les pentes fortes des perturbations apportées surtout par les chutes d'éboulis, qui éliminent la végétation présente ou qui les déstabilisent suffisamment pour permettre son installation. Les débordements des crues torrentielles jouent également un rôle important dans l'entassement des pierres et l'entretien de cette structure, ce qui favorise une rapide colonisation vers l'aval, en particulier au sein des écotones supraforestiers. De ce fait, le groupement formé est climacique, incapable d'évoluer par suite du rajeunissement permanent des pentes à fortes inclinaisons qui les hébergent (Rhanem, 2013a, 2014 et 2015). A cet égard et en dépit de la couche superficielle de « sol » ou de « rocaïlle mouvante », le genévrier rampant se comporte comme un véritable chasmophyte enfonçant ses longues racines dans les anfractuosités du substrat. C'est la raison pour laquelle cette espèce est la seule qui puisse se développer vers le bas des cônes d'éboulis et dans les couloirs d'ébouilisation où l'épaisseur du matériel ne permet guère aux autres espèces d'atteindre la roche sous-jacente. Par suite, le processus d'évolution parallèle sol-végétation est donc toujours remis en question et le groupement décrit correspond à peine à un groupement permanent.

En arrière des touffes du genévrier commun, le matériel mobile s'accumule d'abord en micro-replats. Ensevelies par l'arrière, entraînées vers l'aval, les touffes ne peuvent désormais se développer que latéralement, d'où allongement du replat et constitution des « banquettes » si caractéristiques que l'on perçoit de loin sur l'Amkaidou (Rhanem, 2014). Si les pentes sont trop abruptes, l'édification des banquettes devient aléatoire par suite de l'ensevelissement pur et simple ou du glissement généralisé de leurs branches rasant.

Il est donc indéniable que les éboulis jouent un rôle de premier ordre dans la détermination de ces niches relictuelles qui auraient ainsi résisté grâce aussi à l'exposition favorable et à l'isolement des populations du genévrier commun par rapport à la flore ambiante où la concurrence est nettement plus considérable. Les conditions bioclimatiques accroissent encore ces particularités, car l'hiver la neige peut se maintenir longtemps du fait de la concavité des géomorphosites aux versants raides et de l'effet de masque qui en découle. Ces singularités concourent à donner un haut degré d'individualité à ses populations installées en conditions mésohygrophiles sur des éboulis possédant une économie en eau suffisante pour limiter les excès de sécheresse. Si leur extension ne présente actuellement aucun signe de ralentissement, leur conservation nécessite, par contre, le maintien de la mobilité des éboulis sous lesquels la sécheresse estivale est atténuée par une humidité édaphique préservée grâce aux argiles résiduelles, cela d'autant plus que ces dernières sont protégées de l'action directe du rayonnement solaire. Les phénomènes de condensation à la partie inférieure des éboulis accentuent encore plus le maintien d'une humidité suffisamment importante. Au Maroc, une telle spécialisation fait attribuer au genévrier commun une valeur de relique géomorphologique à caractère périglaciaire (Rhanem, 2014 et 2015). Cependant, bien que l'ensemble de toutes ces populations semble offrir les caractères d'une extension qui tend à reconquérir le terrain perdu, la phase optimale de leur activité a dû être atteinte lors de la période glaciaire. De cette époque date l'avancée vers le sud des espèces septentrionales. Nulle part au Maroc, l'élément ligneux boréo-montagnard n'a trouvé des conditions aussi propices à son installation et à son maintien que dans les vastes et froides hautes dépressions de cette région montagneuse.

Conclusion générale

Au terme de cette étude, il ressort que le genévrier commun apparaît bien comme une espèce encore méconnue au Maroc. Les stations récemment découvertes, en particulier dans le Haut Atlas de Midelt et plus récemment (juillet 2006) sur le flanc sud du massif de Bou-Nacer dans le Moyen Atlas d'Outat-El-Haj, de cet arbuste, aux caractères différentiels pourtant bien tranchés, en sont une nouvelle preuve.

Beaucoup plus instructive encore est la fragmentation de son aire actuelle de distribution au Maroc en un certain nombre de stations d'importance très inégale, qui présentent la particularité de ne guère s'éloigner des deux principaux axes montagneux encadrant la haute Moulouya. Il est donc légitime de poser la question des relations existant entre ces différents groupements à genévrier commun : y-a-t-il une dynamique sous-jacente à ce schéma de répartition mis en évidence dans ce travail ? La connaissance des populations présentes sur les monts étudiés ici, de par leur forte individualisation et leur grande extension locale, en particulier sur les ubacs du Maasker et d'Amkaidou et leur prolongement, peut constituer une base solide pour une étude plus large portant sur les autres populations satellites de ce territoire. De ce fait, il serait intéressant de prospecter de façon systématique ces grands massifs montagneux de proche en proche, d'un chaînon à l'autre pour voir si, dans des conditions similaires, d'autres stations de genévrier commun existent dans ces chaînons ou dans des chaînons voisins comme ceux qui surmontent la plaine de la Moulouya au nord. Cette partie contient aussi de hauts massifs montagneux, et en particulier le Bou-Iblane et le Bou-Nacer, qui possèdent une couverture végétale assez semblable à celle des chaînons qui font l'objet du présent travail, avec notamment la présence supposée du genévrier commun.

Si les considérations précédentes permettent, au moins en première approximations, de corriger et de préciser d'une manière assez satisfaisante la configuration de l'aire de répartition du genévrier commun dans sa partie marocaine, elles interviennent également pour expliquer certaines particularités que présentent *a priori* les populations de cette espèce dans cette aire, qui sont par leur localisation méridionale extrême, soumises à des conditions de stress importantes, souvent aux marges des exigences stationnelles requises pour ce conifère, mais qui restent toutefois favorables à son installation et à sa croissance.

Au plan biogéographique, à la lumière de tous les éléments discutés, il convient tout d'abord de mettre en exergue la dualité latitude *versus* altitude qui représente une caractéristique dynamique essentielle opérant à différentes échelles spatiales du nord au sud tant au plan quantitatif - en réduisant notablement les effectifs du genévrier commun - qu'au plan qualitatif en modifiant l'amplitude de son aire de distribution spatiale et l'architecture de son appareil aérien. Parallèlement, ses exigences deviennent plus élevées vis-à-vis des facteurs hydriques et thermiques. Pour les mêmes raisons, le genévrier ne se rencontre plus au Maroc que selon un mode contracté, en situation mésohygrophile, d'où son confinement à une très faible portion d'espace. Ainsi, contrairement à ce qu'on peut observer à propos de ses populations plus septentrionales, les préférences du genévrier commun pour l'étage de haute montagne et, à un degré moindre, pour le montagnard méditerranéen s'affichent clairement ici, encore qu'il n'y occupe qu'une place discrète. On peut considérer, d'un point de vue biogéographique, que ces populations représentent l'une des dernières étapes de sa présence raréfiée sur la rive sud-ouest de la Méditerranée. En conséquence la rareté du genévrier commun dans notre pays provient directement des limitations climatiques induites par les sécheresses estivales ou le manque de froid hivernal.

Sur le plan écologique, alors que les trois massifs étudiés sont situés sous des latitudes méditerranéennes à climats plus secs que leurs vis-à-vis européennes, on ne peut guère s'étonner du fait que le genévrier puisse localement s'y développer, en particulier au niveau des chaînons d'Amkaidou et du Maasker qui, seuls, permettent l'existence d'importants pôles de condensation et reçoivent de ce fait des précipitations et une humidité atmosphérique plus élevées. L'altitude, bien plus haute, et une topographie de crêtes exposées surplombant des dépressions ébouleuses aux pentes raides contribuent aussi efficacement à ce développement. Toutefois, la combinaison de ces facteurs ne suffit pas à elle seule pour rendre compte de la présence du genévrier ; encore faut-il que l'importance et la durée du manteau neigeux soient très prononcées, phénomènes d'autant plus accusés que l'on s'élève en altitude. Ceci explique son extension dans les étages élevés et son intolérance à l'accroissement des phénomènes de continentalité, aussi maintient-il essentiellement en situation sous influence océanique. Dans ce dernier cas, le genévrier bénéficie de l'important surplus d'humidité atmosphérique lié aux précipitations occultes engendrées par les brouillards fréquents à ce niveau et qui représentent un apport complémentaire important au bilan hydrique total.

Ces hautes montagnes fonctionnent donc comme des îles biogéographiques continentales abritant les ultimes localités de genévrier. Leur intérêt chorologique est d'autant plus important que l'analyse des espèces végétales caractérisant les principaux groupements auxquels participe le genévrier commun montre un mélange complexe d'éléments d'origine et de valeurs géographiques différentes :

- des éléments sylvatiques eurasiatiques et médio-européens relativement peu nombreux, présents surtout par suite des caractères spéciaux des stations elles-mêmes qui ont permis le maintien et le mélange de flores de diverses origines à travers une assez longue histoire : (i) topo- et microclimats compensateurs et conditions générales du climat méditerranéen très favorables ; (ii) conditions écologiques régionales harmonieusement graduées ; (iii) influences océaniques accusées auxquelles s'ajoutent des particularités géomorphologiques d'une remarquable singularité. Dans ces reliefs montagneux fortement accidentés, en raison de la juxtaposition de microclimats franchement distincts les uns des autres et des abris qu'ils peuvent offrir, ces taxons de souche septentrionale, à la fois rares et en limite d'aire, présentent, comme le genévrier commun, une spécialisation stationnelle très stricte et trouvent dans ces dépressions alticoles d'excellentes conditions écologiques. Un bel exemple de limite d'aire sud-occidentale d'une espèce à répartition typiquement eurasiatique est donné par *Cotoneaster nummularia* qui, partant de l'Asie occidentale, n'atteint, au Maroc, le Haut Atlas de Midelt qu'en quelques rares stations où il côtoie assez souvent le genévrier commun. C'est ici qu'interviennent, dans un sens modérateur très favorable pour le développement de *Daphne laureola*, les conditions microclimatiques créées à la fois par les rideaux arbustifs successifs des cépées de cotonéaster et les plages bien venantes de genévrier ;

- des éléments méditerranéo-montagnards, favorisés au contraire par ces mêmes conditions de climat méditerranéen, là où existent toutefois des compensations hydriques à la faible hygrométrie régionale. Dans ces milieux, des intrications se réalisent très souvent entre les populations de genévrier commun et les xérophytes épineux qui recouvrent les plus grandes surfaces et représentent, sur le territoire concerné, l'étage de végétation asylvatique le plus haut en altitude.

À l'échelle du chaînon, nous avons vu des travaux antérieurs (Rhanem, 2013a ; 2014 et 2015) comment des observations simples comme l'altitude, la forme du modelé, l'inclinaison des pentes, la nature de substrat et la végétation globale des stations permettaient de mettre en évidence des différences importantes dans l'écologie des populations de *J. communis*. Ce canevas typologique, dans lequel les deux facteurs édapho-topoclimatique et géomorphologique se trouvent mis en parallèle, détermine une originalité floristique se distinguant par des caractères écologiques tout particuliers.

Si, depuis le Tichchoukt jusqu'au Maasker et Amkaidou dans le Moyen et le Haut Atlas respectivement, le genévrier commun participe, entre 2 200 et 3 150 m d'altitude, à des groupements relativement variés, il n'en reste pas moins que c'est au niveau de l'étage oroméditerranéen, dans des conditions très particulières, là où le climat est très humide (en général plus de 1 000 mm de précipitations annuelles), que le genévrier déploie ses plus belles stations marocaines sous l'une ou l'autre de ses formes prostrées. Il convient toutefois de préciser que sa localisation fondamentale et sa vitalité remarquable, à l'échelle du versant, se trouvent limitées à une bande altitudinale juxta-sommitale assez étroite entre 2 700 et 2 900 m, plutôt sur versant nord.

Sur le plan topographique, partout, le genévrier occupe, au pied d'escarpements rocheux, les pentes fortes à très fortes d'ensemlements frais à facettes triangulaires plus ou moins étirées, où il est soumis à un ensoleillement réduit et bénéficie d'un apport permanent d'eau de fonte des neiges. C'est là où, quasiment tout au long de l'année, existe un taux très élevé d'humidité atmosphérique, ce supplément d'humidité, surtout estivale, lui étant indispensable.

La comparaison entre les différents géomorphosites au bon bilan hydrique souligne combien le genévrier commun possède une assez large amplitude édaphique, avec toutefois une nette préférence pour les éboulis encore mobiles d'apparence secs, fortement drainés. La limite inférieure de ses plages les plus denses et les plus étendues se confond d'ailleurs, aux environs de 2 700 m d'altitude, avec celle de ces éboulis mouvants d'origine périglaciaire ; ceci confère au genévrier commun une valeur de relique géomorphologique évidente. Dans tous les cas, l'évolution de ces éboulis semble fort lente et les colonies de genévrier commun donnent l'impression d'un climax édaphique de très longue durée.

À l'échelle du vallon, du moins au Maasker, les résultats de nos recherches, obtenus par des approches variées (paramètres et échelles abordés), mettent bien en valeur le caractère orophile du genévrier commun et soulignent l'influence prépondérante de la méso-exposition dans la plus ou moins grande fréquence de magnifiques spécimens. En même temps, ils ont permis de mettre davantage l'accent sur la microtopographie comme facteur de répartition différentielle des groupements végétaux co-organisés par le genévrier et, corrélativement, de définir une toposéquence où l'on peut distinguer un mode nival (en situation concave) et un mode thermique (en situation de croupes ou épaulements à faible pente).

En dehors de ces géomorphosites spéciaux, le déficit hydrique estival dû aux faibles précipitations et aux températures assez élevées - qui coïncide avec la période de végétation - détermine un plus grand développement des xérophytes épineux en coussin. La rupture de pente commande ce contraste, conséquence de conditions géomorphologiques, édaphiques et climatiques nettement différentes.

En définitive, il apparaît que l'une et l'autre de ces composantes ne peuvent être séparées, elles se conditionnent mutuellement et concourent à créer précisément les exigences propices à l'installation du genévrier. Cependant, cette simultanéité n'est que rarement réalisée, ce qui représente autant d'obstacles sur le terrain à la présence de milieux potentiellement colonisables par le genévrier commun, d'autant qu'il est écologiquement en situation marginale. D'où la diminution du pourcentage des surfaces occupées par les populations de ce genévrier ailleurs que dans le doublet Amkaidou-Maasker. C'est ce qui explique qu'au Tichchoukt le genévrier commun est peu fréquent et n'est plus représenté que sous la forme de populations à très faible effectif et, de surcroît, très éparées. Les conditions dans lesquelles le genévrier commun se développe au Tichchoukt sont assez

différentes de celles qu'il adopte dans le reste de son aire ; il est surtout localisé au bas du versant, végétant sur substrat colluvionné ou rocheux très fissuré (Rhanem, 2014).

Bien que très localisé et en situation périphérique sur le plan chorologique, avec une distribution disjointe et isolée, le genévrier est parfaitement adapté à vivre ici en populations réduites : par ses fortes capacités expansionnistes et son caractère pionnier accusé, le genévrier montre une grande aptitude à se maintenir dans des géomorphosites édaphiquement favorables. Toutefois, les populations ayant le plus grand nombre d'individus sont celles de l'étage de haute montagne dans des milieux constamment bouleversés. Elles sont alors assez souvent éparées et présentent au plan phytosociologique une organisation quasi monospécifique. Elles révèlent par contre quelle peut être la dynamique de la végétation : malgré sa longévité, le genévrier n'a paradoxalement qu'un pouvoir d'expansion très limité en raison de la concurrence d'autres espèces. En l'absence d'arguments paléogéomorphologiques et palynologiques qui peuvent le confirmer, on a tout lieu de penser que les conditions bioclimatiques étaient donc certainement peu différentes de celles qui règnent aujourd'hui à ces altitudes. Or, si l'évolution des colonies du genévrier commun a été sans doute influencée par les légères fluctuations climatiques qui se sont succédé durant les périodes postglaciaires, il n'en reste pas moins vrai que leur dynamique récente révélée par le spectaculaire piquetage en genévrier commun fut très fortement marquée par le climat actuel, mais aussi par leur confinement à ces géomorphosites en creux, ce qui corroborerait les déductions faites par ailleurs (Rhanem, 2014 et 2015).

Ainsi nous assisterions actuellement à une légère recolonisation de la part du genévrier commun. Les unes et les autres de ses populations sont manifestement en voie d'extension dans ces géomorphosites particuliers où sa vitalité semble s'accroître, surtout à très haute altitude. Doté d'un fort pouvoir de colonisation, son mode de progression par voies clonale et sexuée au sein de ces nappes de xérophytes épineux est par ailleurs souvent varié, alliant des phases de piquetage arbustif, d'extension et de coalescence des taches progressivement constituées.

Ces stations à haute altitude sont d'accessibilité réduite et ce conifère n'est pas exploité par les montagnards qui ne lui connaissent aucun usage ; il est en outre assez épargné par le bétail, car ses feuilles piquantes, peu appétantes, lui confèrent une résistance à la dent des caprins essentiellement. Ses populations s'avèrent donc peu menacées, même si quelques individus sont ponctuellement coupés ou brûlés par les bergers. Cependant, comme elles dépendent de conditions hydriques assez importantes pour la région et que localement elles occupent surtout des biotopes liés à une forte humidité, certaines populations pourraient être mises en péril à moyen terme par les changements climatiques s'ils engendrent des durées de sécheresse plus longues.

De cet ensemble de faits, nous pouvons aussi conclure que la valeur des différentes populations qui ont été décrites ne doit pas être mésestimée, même si elles n'occupent qu'une place fort exiguë dans le paysage végétal de la haute montagne marocaine. Il n'en est que plus essentiel que ces stations reliques qui ont été toujours été rares soient protégées. La rareté du genévrier et la marginalité, chorologique et écologique, de ses populations, vraisemblablement relictées de périodes climatiques anciennes un peu plus froides et plus humides qu'aujourd'hui, amènent à le placer au rang d'essence patrimoniale, avec tout ce que cette singularité implique en termes d'enjeux de conservation de la biodiversité et des ressources génétiques.

Sur le plan de la conservation, deux points importants méritent d'être rappelés avec insistance. En premier, il faut éviter la destruction malencontreuse des stations du genévrier commun qui ne bénéficie actuellement d'aucun statut de protection. Cette mesure implique la mise en œuvre d'une collaboration étroite entre tous les acteurs concernés. Dans un second temps, il importerait de prolonger cet effort de préservation du milieu par la prise en compte d'impératifs propres à la conservation des ressources génétiques du genévrier. Une analyse génétique comparative des populations actuelles serait d'ailleurs, de ce point de vue, très intéressante et utile pour choisir une stratégie de conservation du pool génétique présent. Mais la délimitation de ses populations sur le terrain est loin d'être terminée. L'implication des forestiers pourrait aider à en savoir plus sur sa répartition.

Il convient enfin d'observer que les trois massifs montagneux étudiés, tant par l'originalité de leur héritage botanique et périglaciaire que par l'intensité de leur dynamique actuelle, offrent ainsi un excellent laboratoire de recherches qui se prêterait parfaitement à des analyses non plus seulement qualitatives, mais aussi quantitatives concernant la cinétique d'évolution des populations de genévrier commun. Par ailleurs, des études complémentaires, notamment de nature écophysiological, réalisées aussi bien en plantation expérimentale qu'en conditions contrôlées, sont souhaitables en vue d'améliorer nos connaissances sur le genévrier commun.

Bibliographie

Cette bibliographie est volontairement limitée à quelques titres, qui correspondent aux références citées dans le texte. On trouvera un complément d'informations bibliographiques dans nos deux publications sur le genévrier commun parues dans *Evaxiana* 1 et 2.

Adams R.P., Rhanem M & Schwarzbach A.E., 2015 - *Juniperus communis* in Morocco : analyses of nrDNA and cpDNA regions. *Phytologia* 97 (2) : 23-28.

Arno S.F. & Hammerly R.P., 1985 - *Timberline mountain and arctic forest frontiers*. The Mountainers, 304 p.

Aubert S., Boucher F., Lavergne S., Renaud J. & Choler P., 2014 - 1914-2014: a revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alp Botany* 124 : 59-70, DOI 10.1007/s00035-014-0127-x.

Bagnouls F. & Sébastien C., 1959 - Conditions climatiques du genévrier de Phénicie et du genévrier thurifère au Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc* 39 : 41-58.

Bailey R. G., 2009 - *Ecosystem geography: from ecoregions to sites*. Ed. Springer, 251 p.

Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D., Gillian F.S. & Schwartz M.W., 1998 - *Terrestrial plant ecology*, 3rd edition. Benjamin Cummings, 700 p.

Biot P., 1981 - *Les processus d'érosion à la surface des continents*. Masson, Paris, 605 p.

Blondel J., Aranson J., Bodieu J.-Y. & Boeuf G., 2010 - *The Mediterranean region. Biological diversity in space and time*, 2nd edition. Oxford University Press, 376 p.

Bonham Ch.D., 2013 - *Measurements for terrestrial vegetation*. Wiley & Sons, Chichester, 246 p.

Breckle S., 2002 - *Walter's vegetation of the earth: the ecological systems of the geobiosphere*, 4th edition. Springer, 547 p.

- Brown J.H., Stevens G.C. & Kaufman D.M., 1996 - The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **27** : 597-623.
- Brussard P.F., 1984 - Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15** : 25-64.
- Callaway R.M., 2007 - *Positive interactions and interdependence in plant community*. Springer, 404 p.
- Daget Ph., 1977a - Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio* **1** : 1-20.
- Daget Ph., 1977b - Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio* **2** : 87-103.
- Daget Ph., 1980 - Un élément actuel de la caractérisation du monde méditerranéen : le climat. *Natur. Monspel.* h.s.. : 101-126.
- Daget Ph. & David P., 1982 - Essai de comparaison de diverses approches climatiques de méditerranéité. *Ecol. Médit.* **1-2** : 33-48.
- Daget Ph. & Godron M., 1982 - *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris, 163 p.
- Dresch J. & Raynal R., 1953 - Note sur les formes glaciaires et périglaciaires dans le Moyen Atlas, le bassin de la Moulouya et le haut Atlas oriental et leurs limites d'altitude. *Notes et Mémoires du service des Mines* **117** : 111-121.
- Eberhardt L.L., 1978 - Transect methods for population studies. *J. Wild. Manag.* **42** (1) : 1-31.
- Emberger L., 1938 - *Les arbres du Maroc et comment les reconnaître*. Larose éd., 317 p.
- Emberger L., 1955 - Une classification biogéographique des climats. *Rev. Trav. Lab. Bot. Zool. Fac. Sci. Montpellier*, sér. Bot. **7** : 3-43.
- Emberger L., 1964 - La position phytogéographique du Maroc dans l'ensemble méditerranéen. *Al Awamia* **12** : 1-15.
- Farjon A. & Filer D., 2013 - *An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status*. Brill ed., 512 p.
- Fennane M. & Ibn Tattou M., 1998 - Catalogue des plantes vasculaires rares, menacées ou endémiques du Maroc. *Bocconea*, **8** : 5-252.
- Fennane M., Ibn Tattou M., Mathez J., Ouyahya A. & El Oualidi J., 1999 - *Flore pratique du Maroc, manuel de détermination des plantes vasculaires, 1 - Pteridophyta, Gymnospermae, Angiospermae (Lauraceae-Neuradaceae)*. *Trav. Ins. Sci. Rabat* **36**, 558p.
- Fennane M., Ibn Tattou M. & El Oualidi J., 2014 - *Flore pratique du Maroc, manuel de détermination des plantes vasculaires, 3 - Dicotylédones (p.p.), Monocotylédones*. *Trav. Ins. Sci. Rabat* **40**, 793 p.
- Fennane M., Ibn Tattou M., Ouyahya A. & El Oualidi J., 2007 - *Flore pratique du Maroc, manuel de détermination des plantes vasculaires, 2 - Angiospermae (Leguminosae-Lentibulariaceae)*. *Trav. Ins. Sci. Rabat* **38**, 636 p.
- Gaston K.J., 2003 - *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, 280 p.
- Gausson H., Debrach J. & Joly F., 1958 - *Précipitations annuelles*. Atlas du Maroc, planche 4a, 36 p. + carte.
- Gibson D.J., 2002 - *Methods in comparative plant population ecology*. Oxford University Press, 344 p.
- Gillison A.N. & Brewer K.R.W., 1985 - The use of gradient directed transects or gradsects in natural resource surveys. *J. Envir. Manag.* **20** : 103-127.
- Godron M., 1984 - *Écologie de la végétation terrestre*. Masson, Paris, 196 p.
- Godron M., Daget Ph., Emberger L., Le Floc'h E., Long G., Poissonet J., Sauvage Ch. & Wacquant J.-P., 1968 - *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu (principes et transcription sur cartes perforées)*. CNRS, Paris, 292 p.
- Godron M., Daget Ph., Emberger L., Le Floc'h E., Long G., Poissonet J., Sauvage Ch. & Wacquant J. P., 1969 - *Vade-Mecum pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. CNRS, Paris, 169 p.
- Gounot M., 1969 - *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- Guinochet M., 1973 - *Phytosociologie*. Masson & Cie, Paris, 227 p.
- Gurevitch J., Scheiner S.M. & Fox G.A., 2006 - *The ecology of plants*, 2nd edition. Sinauer Associates, 574 p.
- Holt R.D. & Keith T.H., 2005 - Species borders: a unifying theme in ecology. *Oikos* **108** : 3-6.
- Howard J.A. & Mitchell C.W., 1985 - *Phytogeomorphology*. Ed. John Wiley & Sons, 222 p.
- Kawecki T.J., 2008 - Adaptation to marginal habitats. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **39** : 321-342.
- Kent M., 2012 - *Vegetation description and data analysis: a practical approach*, 2nd ed. Wiley & Sons, Chichester, 414 p.
- Kruckberg A.R., 2002 - *Geology and plant life. The effects of landforms and rock types on plants*. University of Washington Press, Seattle, 362 p.
- Lambers H., Chapin F.S. & Pons T.L., 2000 - *Plant physiological ecology*. Springer, New York, 640 p.
- Lawton J.H., 1993 - Range, population abundance and conservation. *Tree* **8** (11) : 409-413.
- Lemoine-Sébastien C., 1965 - Écologie des genévriers au Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc* **45** : 49-116.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. & Brown J.H., 2010 - *Biogeography*, 4th edition. Sinauer Associates, 878 p.
- Long G., 1974 - *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire, I - Principes généraux et méthodes*. Masson et Cie, Paris, 252 p.
- M'Hirit O. & Benzyane M. (coord.), 2006 - *Le Cèdre de l'Atlas : mémoire du temps*. Éditions Mardaga, 288 p.
- M'Hirit O. & Blerot Ph. (coord.), 1999 - *Le grand livre de la forêt marocaine*. Éditions Mardaga, 280 p.
- Mueller-Dombois D. & Ellenberg H., 1974 - *Aims and Methods of vegetation ecology*. Blackburn Press, New Jersey, 547 p.
- Mueller-Dombois D., Little M.A. & van der Hammen T., 1989 - *Manual of methods for mountain transect studies (first*

- approximation). *Comparative studies of tropical mountain ecosystem*. International Union of Biological Sciences, decade of the tropics, 67 p.
- Ozenda P., 2002 - *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Éd. PPUR, 195 p.
- Perry D.A., Oren R. & Hart S.C., 2008 - *Forest ecosystems*, 2nd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 606 p.
- Peyre C., 1983 - Étagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain. *Bull. Fac. Sci. Marrakech* (sect. Sci. Vie) **2** : 87-139.
- Pugnaire F.I., 2010 - *Positive plant interactions and community dynamics*. Edit. Fundación BBVA / CRC Press, Bilbao / New York, 156 p.
- Pugnaire F.I. & Valladares F., 2007 - *Functional plant ecology*, 2nd edition. CRC Press, 724 p.
- Quézel P., 1957 - *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Essai de synthèse biogéographique et phytosociologique*. Paul Lechevalier, Paris, 463 p.
- Quézel P., 1965 - À propos des xérophytes épineux en coussinet du pourtour méditerranéen. Colloque de morphologie végétale 5-6 avril : 173-180.
- Quézel P., Barbéro M., Benabid A., Loisel R. & Rivas-Martínez S., 1992 - Contribution à la connaissance des matorrals du Maroc oriental. *Phytocoenologia* **21** (1-2) : 117-174.
- Quézel P. & Médail F., 2003 - *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 572 p.
- Rabinowitz D., 1981 - Seven forms of rarity. In H. Synge (ed.) : *The biological aspects of rare plants conservation*, John Wilkey & Sons, New York : 205-217.
- Rhanem M., 2008a - Quelques résultats obtenus par l'analyse de l'information mutuelle sur les observations phyto-écologiques recueillies dans la vallée des Aït-Bou-Guemmez (Haut Atlas, Maroc). *Flora Medit.* **18** : 471-512.
- Rhanem M., 2008b - Contribution à une typologie topo-climatique en montagne méditerranéenne. Application à une vallée du Haut Atlas central, Aït-Bouguemmez (Maroc). *Quad. Bot. Amb. Appl.* **19** : 161-173.
- Rhanem M., 2008c - Quelques aspects topo-climatiques de l'étagement de la végétation spontanée en montagne méditerranéenne, avec référence aux montagnes du Moyen et Haut Atlas (Maroc). *Quad. Bot. Amb. Appl.* **19** : 183-202
- Rhanem M., 2009 - L'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) dans la plaine de Midelt (Haut bassin versant de la Moulouya, Maroc), éléments de climatologie. *Physio-Géo* **III** : 1-20.
- Rhanem M., 2010a - Étude climatique en moyenne montagne méditerranéenne : le cas de la localité de Midelt dans le haut bassin versant de la Moulouya (Maroc) pour des fins bioécologiques. *Quad. Bot. Amb. Appl.* **21** : 195-217.
- Rhanem M., 2010b - Esquisse d'une typologie géomorphologique de quelques cédraies à *Cedrus atlantica* Man. dans le Haut-Atlas oriental de Midelt (Maroc). Menaces et perspectives de conservation, de gestion et de restauration. *Quad. Bot. Amb. Appl.* **21** : 141-159.
- Rhanem M., 2010c - Approche de la conservation et de la restauration du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) au Maroc à travers l'exemple de la vallée des Aït-Bou-Guemmez (Haut Atlas). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, NS, **41** : 99-138.
- Rhanem M., 2011 - Aridification du climat régional et remontée de la limite inférieure du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) aux confins de la plaine de Midelt (Maroc). *Physio-Géo* **V** : 143-165.
- Rhanem M., 2012a - Gradients et causes de mortalité du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Man.) en marge supérieure de l'écotone infra-forestier limitrophe de la haute plaine de Midelt. L'exemple de la forêt d'Aït-Oufella dans le Moyen Atlas méridional du Maroc. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, NS, **43** : 185-204.
- Rhanem M., 2012b - La topo-climatologie, un thème de cartographie approprié à l'écologie des forêts d'altitude. Exemples pris dans les montagnes marocaines du Moyen- et Haut-Atlas. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, NS, **43** : 325-366.
- Rhanem M., 2013a - De l'écologie, de la répartition et de la structure spatiale du genévrier commun hémisphérique : *Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica* (Presl) Nyman au Maroc. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, NS, **44** : 301-316.
- Rhanem M., 2013b - La topo-climatologie, un outil au service de l'écologie. Applications et implications possibles au niveau de la gestion des forêts d'altitude des montagnes du Moyen et Haut Atlas. *Quad. Bot. Amb. Appl.* **24** : 77-107.
- Rhanem M., 2014 - Sur la rareté du genévrier commun (*Juniperus communis* L.) au Maroc et ses relations avec la triade arbustive d'éboulis (*Berberis hispanica* Boiss. & Reut., *Buxus balearica* Willd. et *Ribes uva-crispa* L.) au sein et à la périphérie de l'écotone supraforestier dans les hauts massifs de l'Ayachi et du Tichchoukt ; intérêt de la géomorphologie. *Evaxiana* **1** : 30-69.
- Rhanem M., 2015 - Compléments à la distribution et au statut de relique géomorphologique de *Juniperus communis* L. au Maroc à la lumière de la découverte d'un géomorphosite remarquable sur le mont Maasker. *Evaxiana* **2** : 23-41.
- Riser J., 1999 - *Le Quaternaire, géologie et milieux naturels*. Dunod, Paris, 320 p.
- Sagarin R.D. & Gaines S.D., 2002 - The 'abundant center' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecol. Lett.* **5** : 137-47.
- Sauvage Ch., 1978 - *Étude des communautés végétales*, 3^e édition. Cours post-universitaire, UNESCO, 119 p.
- Selby M.J., 1993 - *Hillslope materials and processes*. Oxford University Press, 451 p.
- Schultz J., 2004 - *The ecozones of the world: ecological divisions of the geosphere*, 2nd edition. Springer-Verlag, 252 p.
- Schulze E.D., Beck E. & Müllert-Hohenstein K., 2005 - *Plant ecology*. Springer, 702 p.
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L. & Rice K.J., 2009 - Evolution and ecology of species range limits. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **40** : 415-436.
- Tuhkanen S., 1980 - Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suecica* **67** : 1-105.
- Woodward F.I., 1987 - *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, 188 p.
- Westhoff V. & van der Maarel E., 1978 - The Braun-Blanquet approach. In : R.H. Whittaker (ed.), *Classification of plant communities*, W. Junk, The Hague : 617-726.