



Une localisation inconnue d'une Phanérogame parasite méconnue de *Juniperus oxycedrus* L., *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb, sur les collines marno-calcaires attenantes au djebel Tadrart (Maroc)

Mustapha RHANEM

Unité de Botanique et Écologie montagnarde

Université Moulay Ismail

Faculté des Sciences

Département de Biologie BP 11201

Zitoune, Meknès, Maroc

mrhanem@gmail.com ou m.rhanem@fs.umi.ac.ma

En mémoire à l'éminent savant Louis Emberger (1897-1969) qui a eu le mérite de mettre en valeur de façon pertinente les spécificités phytogéographiques et auto-synécologiques des essences du Maroc, où par ailleurs les étages de végétation prennent toute leur expression. À ces derniers, il attribua une valeur bioclimatique par l'intermédiaire de son fameux indice pluviothermique, dont il étendra l'application à tous les pays soumis à des climats méditerranéens. Il fut par ailleurs le fondateur et le premier directeur du Centre d'études phytosociologiques et écologiques (CEPE) devenu, par la suite, le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE L. Emberger) où nous avons effectué deux stages de longue durée (1982-1985 et 1992-1995). Nous devons très vraisemblablement être le seul Marocain à avoir eu ce grand privilège.

Résumé. Parmi les parasites macroscopiques, végétaux et animaux, des arbres spontanés du Maroc, tant en montagne qu'en plaine ou en piémont, le Gui nain, *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb., est jusqu'ici l'un des plus méconnus. Cette très petite Viscaceae (ou Santalaceae) hémiparasite voisine du Gui (*Viscum* L.), lequel ne parasite jamais les genévriers au Maroc, s'en distingue par ses feuilles réduites à des écailles et l'absence de baie charnue ornithochore. Elle est en outre plus rare et infecte tout particulièrement le Genévrier oxycèdre (*Juniperus oxycedrus* L.). Une importante localité récemment découverte aux abords du Haut Atlas de Midelt constitue une de ses limites les plus méridionales et les plus occidentales de son aire de distribution méditerranéo-eurasatique où *A. oxycedri* provoque, dans certains pays, des dégâts considérables. Plus spécifiquement, au sein de la nouvelle localité, les conditions écologiques sont précisées ainsi que le type de répartition spatiale du Gui nain, sa distribution à l'intérieur du Genévrier oxycèdre qui lui sert d'hôte et les risques encourus.

Mots-clés : Gui nain, *Arceuthobium*, hémiparasite, Viscaceae, Genévrier oxycèdre, spécificité d'hôte, écologie, Maroc.

Abstract. Among the macroscopic parasites, plants and animals, of spontaneous trees of Morocco, whether in mountain or plain or piedmont, the Juniper dwarf mistletoe, *Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb., is so far one of the most unknown. This very small hemi-parasitic Viscaceae closely allied to mistletoe (*Viscum* L.) but which never lives as a parasite on the Juniper trees in Morocco, is also noticeable by its leaves, reduced to scales, and the absence of fleshy berry ornithochore. It is also rare and especially infects prickly Juniper (*Juniperus oxycedrus* L.). An important locality recently discovered near the Midelt High Atlas constitutes one of the most southern and western limits of its Mediterranean-Eurasian distribution range where *A. oxycedri*, in some countries, causes considerable damage. More specifically, within the new locality, the ecological conditions are specified as well as the type of spatial distribution of the Juniper dwarf mistletoe, its distribution inside the prickly Juniper which it serves as host and the risks incurred.

Keywords: Juniper dwarf mistletoe, *Arceuthobium*, hemiparasite, Viscaceae, prickly Juniper, host-specificity, ecology, Morocco

Introduction

Bien que certains parasites puissent être de taille assez grande et parfaitement visibles à l'œil nu, traditionnellement ils évoquent instinctivement des images de microorganismes tels les virus, bactéries et protozoaires souvent à l'origine de graves pathologies ; le fait est, par exemple bien connu sous l'angle de la biologie des invasions (Anderson et May, 1979 ; Vidaver, 2007 ; Poulin, 2011 ; Simberloff et Rejmanek, 2011 ; Rúa et Mitchell, 2011). Ceci est également vrai pour certains macroparasites (parmi les Helminthes et Arthropodes). Qu'il s'agisse de micro- ou de macroparasites, l'inféodation à un hôte reste le caractère saillant qui permet au parasite de détourner à son propre usage suffisamment d'énergie ou de nutriments, sans obligatoirement causer sa mort (Schmidt et Robert's, 2013 ; Combes *et al.*, 2018). Le mot « parasite », d'origine grecque, désigne d'ailleurs littéralement celui qui prend sa nourriture « à côté ».

Bien entendu, cela ne doit pas faire oublier que ce mode de vie particulier affecte de nombreux autres groupes, y compris les plantes sauvages ou cultivées dont les Phanérogames forment un ensemble impressionnant par sa diversité et sa complexité, du moins dans la nature actuelle (Takhtajan, 2009).

Cependant, si la grande majorité des plantes à fleurs sont autotrophes (Roberts, 2007), en revanche le mode hétérotrophe n'existe que chez un nombre restreint de plantes qui croissent pourtant dans des habitats radicalement différents. Cette modification fondamentale de stratégie nutritionnelle a permis l'émergence des Phanérogames parasites qui en ont acquis, au cours de l'évolution, l'une des plus réussies et des plus efficaces, donnant lieu à quelque 4458 espèces, à peine deux pour cent des 260 000 Spermatophytes connues (Thorne, 2002), inégalement réparties entre 270 à 275 genres et 20 à 28 familles (Heide-Jørgensen, 2008 et 2013 ; Nickrent et Musselman, 2017). Dans ce groupe, environ 4 100 espèces sont des hémiparasites contre environ 390 pour les holoparasites (Heide-Jørgensen, 2008, 2011 et 2013 ; Rubiales et Heide-Jørgensen, 2011).

Contrairement aux végétaux ancrés dans le sol par des vraies racines, les plantes parasites, qui ne peuvent vivre qu'aux dépens d'autres plantes, ont développé un organe de fixation et d'absorption hautement spécialisé visible au microscope, le suçoir ou haustorium (Kuijt, 1969 ; Press et Graves, 1995 ; Sallé *et al.*, 2000 ; Heide-Jørgensen, 2013 ; Joel, 2002 et 2013a, b ; Yoshida *et al.*, 2016), terme qui, à l'origine, a été introduit par de Candolle (1813) pour décrire le lien morphologique et physiologique entre *Cuscuta* et ses hôtes. Depuis, il est devenu l'essence même du parasitisme selon l'expression de Kuijt (1969).

De manière analogue, quoique plus rare, les plantes carnivores ont développé des dispositifs insolites leur permettant de se nourrir surtout d'insectes, d'arthropodes et de protozoaires et rarement de petits vertébrés (Heslop-Harrison, 2000 ; Joel, 2002 ; Bournérias et Bock, 2006 ; Roguenant et Reynal-Roques, 2012 ; Ellison et Adamec, 2018), alors que de leur côté les plantes mycohétérotrophes ont un cycle de vie qui dépend partiellement ou entièrement du carbone fongique (Sélosse et Roy, 2012 ; Merckx, 2013).

Or si ces trois catégories de plantes rivalisent d'ingéniosité pour subvenir à leurs besoins en substances carbonées, seules, par contre, les plantes parasites sont les plus importantes par le nombre de leurs espèces, mais aussi par leur intérêt économique et leur répartition géographique, laquelle s'étend dans presque tous les biomes et sur tous les continents sauf l'Antarctique et les écosystèmes aquatiques (Heide-Jørgensen, 2013).

Sur le plan systématique, les modalités parasitaires se rencontrent uniquement chez les Angiospermes Eudicotylédones les plus évoluées de la classification de Cronquist (1988), hormis le cas-limite de *Parasitaxus ustus* (Vieill.) de Laub., qui serait la seule Gymnosperme parasite (Cherrier, 1981 ; Feild et Brodribb, 2005 ; Heide-Jørgensen, 2008 et 2013) ; néanmoins, c'est l'ordre des Santalales qui offre le plus grand nombre d'espèces parasites groupées dans vingt familles, mais dont cinq seulement renferment des parasites aériens appelés communément guis (Mathiasen *et al.*, 2008 ; Nickrent *et al.*, 2010 ; Nickrent, 2011 et 2018).

Les études sur les Phanérogames parasites ont été majoritairement centrées sur les dégâts aux cultures. Mais ce sont les guis qui ont, depuis le milieu du siècle dernier, fait l'objet dans de nombreuses régions du monde, et en Amérique du Nord en particulier, d'une multitude de publications (plus de 5 700 articles sur le Gui nord-américain) embrassant diverses thématiques (Hawksworth et Wiens 1976 et 1996 ; Geils *et al.*, 2002). En effet, ces contrées connaissent le maximum de diversification de ces espèces étroitement apparentées. Pourtant, ainsi que l'ont souligné Joel *et al.* (2013), leur écologie n'a pas retenu particulièrement l'attention des chercheurs ; tel est par exemple le cas de certaines espèces au sein des *Arceuthobium*.

I. Objectif

Parmi les 42 espèces du genre *Arceuthobium* L. (Ciesla *et al.*, 2002 ; Nickrent, 2018), seule *A. oxycedri* (DC.) M. Bieb. (Gui nain, aussi connu sous le nom de Gui de l'oxycèdre ou encore « lhanna-n-Tiqqi », nom vernaculaire local berbère) existe au Maroc. Distinguée, puis décrite et figurée depuis de longue date (Jahandiez et Maire, 1931, 1932 et 1934 ; Emberger et Maire 1941 ; Maire, 1952-1987), elle y est assez rare et à stations très disjointes de *Juniperus oxycedrus* L. (Genévrier oxycèdre) dont il a un besoin absolu pour accomplir son cycle biologique. Dans ce contexte, son étude revêt donc un intérêt certain.

Quoi qu'il en soit, l'existence de ce tout petit gui est un fait établi depuis fort longtemps mais sans que l'importance écologique et phytogéographique de cette espèce aux caractères spécifiques pourtant bien établies soit relevée. Depuis, peu de travaux sont venus apporter des éléments nouveaux susceptibles de faire progresser notre connaissance de cet hémiparasite encore fort mal connu au Maroc, où pourtant elle offre un large champ d'investigation tant au niveau génético-taxonomique que biologique, physiologique et anatomique. Ce sont toutefois les nombreuses lacunes qui subsistent non seulement dans la connaissance de son écologie et de son aire nationale de répartition, mais aussi dans celle de son pouvoir pathogène et les dommages causés aux pieds de *Juniperus oxycedrus* L. qu'il parasite, qui nous ont incité à entreprendre son étude.

Or, bien que très connu, le Genévrier oxycèdre n'est généralement pas estimé comme il le mériterait car il est probable qu'il pourrait être utilisé à des fins beaucoup plus nombreuses qu'il ne l'est actuellement. 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 son importance relative parmi les essences arborées du Maroc où il constitue, à l'état spontané, une essence précieuse, tant comme essence climacique dans les peuplements forestiers que comme arbre pionnier (Rhanem, 2016).

Pour toutes ces raisons, une étude sur *Arceuthobium oxycedri* parasitant une essence peu intéressante du point de vue économique, de surcroît n'occupant en peuplements purs que quelques stations, pouvait paraître marginale à un forestier non averti. Outre l'approfondissement de nos connaissances sur cette espèce, son intérêt est double : elle est utile au praticien dans la mesure où elle permet la localisation de la symptomatologie macroscopique d'ensemble des oxycèdres gütés qui susciteront éventuellement des travaux de recherche sur les moyens de lutte appropriés et, d'autre part, de mieux saisir les facteurs abiotiques du milieu du site où sévit la maladie afin de faciliter la recherche du parasite.

Cet article énumère tout d'abord quelques-unes des particularités de cette emblématique Phanérogame parasite. Il analyse ensuite les facteurs édapho-topoclimatiques qui conditionnent sa répartition au sein de la nouvelle localité. Cela permettra, à la fois, de positionner les oxycédraies gütées dans le contexte des peuplements à *J. oxycedrus* et de mieux cerner leur position chorologique, ce qui conduira pour la première fois au tracé de l'aire potentielle dont le Gui nain dispose dans la région. Enfin, il dresse des enseignements pour une meilleure prise en compte des implications pathologiques dans les stratégies de gestion de ce patrimoine considéré comme nuisible et, au même temps, remarquable en termes de biodiversité, incontestablement d'une haute valeur scientifique et écologique. Il est à présumer que l'espèce une fois mieux connue, on constatera sa présence dans d'autres sites tels que ceux que nous avons eu la bonne fortune de rencontrer durant nos explorations consacrées à *Juniperus communis* L.

Précisons encore que la nomenclature et la classification utilisées pour les taxons parasites suivent le système de Nickrent (2018). Mais, leurs nombres sont toujours approximatifs et souvent sujets à des changements, d'où des chiffres parfois très différents ; ils ne sont donc donnés qu'à titres indicatifs et comparatifs. En effet, les connaissances sur la systématique végétale évoluent vite. Les espèces nouvellement découvertes viennent s'y ajouter. Par ailleurs, chaque fois qu'un taxon fait l'objet d'une révision, des entités de rang taxonomique inférieur peuvent se trouver regroupées ou séparées.

II. Matériel étudié

A – Quelques spécificité du genre *Arceuthobium*

Bien qu'appartenant à la même famille des Viscaceae (ou Santalaceae), les *Arceuthobium* ou Arceutobes (du grec *arkenthobium* : genévrier, et *biōs* : vie ; plante parasite sur les genévriers) sont beaucoup moins connus que les *Viscum* (du latin *viscus* qui veut dire glu formée de viscine) bien que le genre *Arceuthobium* L. soit l'hémiparasite le plus évolué et le plus largement répandu des végétaux parasites de la planète (Heide-Jørgensen, 2008) dont la plupart des espèces sont si petites qu'on les voit à peine de loin, mais leurs effets sur les hôtes sont, en revanche, bien visibles. Par ailleurs, toutes les espèces ont des feuilles opposées fortement réduites ressemblant à des écailles et la photosynthèse a été transférée aux tiges. Les fleurs mâles et femelles sont minuscules et simplifiées. Construites sur les types tri- et tétramère, elles sont réparties sur des pieds séparés (Geils et al., 2002).

Enfin, si l'ornithochorie est la règle chez la plupart des espèces de gui, le cycle de vie du Gui nain se distingue lui par la dispersion explosive des graines, sous contrôle hydrostatique, à une vitesse de près de 80 km par heure (Hinds et al., 1963 ; Toth et Kuijt, 1978 ; Heide-Jørgensen, 2008). Dans une forêt, les guis nains se répandent donc à longue distance de la plante-mère sans que les graines soient transportées par le vent ou les animaux. Les détails de la cytologie, de l'anatomie, de l'embryologie, de la génétique et de l'évolution qui sous-tendent ces caractéristiques sont décrits par Hawksworth et Wiens (1996).

Du point de vue chorologique, son aire de distribution naturelle s'étend de l'Amérique du Nord jusqu'à l'Himalaya en Asie occidentale en passant par l'Europe méridionale et l'Afrique du Nord. Il s'y développe strictement dans les écosystèmes forestiers où il possède une large gamme d'hôtes composés de conifères et d'autres plantes ligneuses (Hawksworth et Wiens, 1972, 1976 et 1996 ; Calder, 1983). Les hôtes spécifiques sont par contre plus rares et le seul exemple le plus souvent rapporté est celui d'*Arceuthobium minutissimum* Hook. (Gui nain de l'Himalaya) qui parasite exclusivement *Pinus griffithii* (Kuijt, 1969). C'était aussi le cas d'*A. oxycedri* (qui fait l'objet de cette étude) que l'on croyait être strictement liée à l'espèce *Juniperus oxycedrus* L. et d'ailleurs son nom d'espèce attribué par les botanistes systématiciens traduit directement ce lien en comprenant le terme : *oxycedri* (littéralement « de l'oxycèdre »). Ce nom est trompeur puisque, dans son aire de distribution naturelle, *A. oxycedri* infecte indifféremment un très grand nombre d'hôtes appartenant à des taxons botaniquement très éloignés, englobant aussi bien des espèces du genre *Juniperus* que d'autres hôtes de la famille des Cupressaceae. Néanmoins, au Maroc, cette espèce de Gui nain présente un spectre d'hôtes très étroit. En effet, parmi les quatre espèces du genre *Juniperus* présentes, il paraît plus particulièrement associé au Genévrier oxycèdre. Si le parasitisme parfois signalé sporadiquement sur *J. phoenicea* L. reste encore à prouver, il est en revanche totalement absent chez les deux autres genévriers (*J. thurifera* L. et *J. communis* L.).

C'est également l'espèce type du genre *Arceuthobium*, mais, bien qu'elle soit l'unique espèce nord-africaine (Ciesla et al., 2002), ce Gui nain, ainsi que l'a signalé Emberger (1938), est assez rare au Maroc où, contrairement à *V. album* L. (Gui blanc) et *V. cruciatum* Boiss. (Gui rouge), il passe plus souvent inaperçu en absence de floraison au point qu'il faille souvent de longues recherches avant de constater sa présence et encore moins à détecter son installation de manière précoce (Photos 1, 2 et 3).

B – *Arceuthobium oxycedri*

Irrégulièrement réparti, *A. oxycedri* possède la plus vaste aire de répartition naturelle de tous les guis nains reconnus à ce jour. De distribution principalement périméditerranéenne, ce taxon se déploie sur une partie de l'Europe sud-occidentale jusqu'à l'est de la région méditerranéenne ainsi que sur une portion de l'Afrique du Nord et du Proche-Orient ; de là il s'étend jusqu'à l'Himalaya et la Chine occidentale (Ciesla et al., 2002).

Par ailleurs, comme il vient d'être dit, *A. oxycedri* est la seule espèce du genre présente au Maroc où elle y atteint l'extrême limite méridionale de son aire globale de répartition. Mais la plus grande originalité de cette espèce paraît surtout tenir à la spécificité de son hôte, désormais représenté quasi exclusivement par *J. oxycedrus* et, dans une moindre mesure, à sa présence uniquement en quelques foyers épars çà et là dont la localisation est encore imprécise. Ces caractères traduisent bien la singularité phytogéographique de la population marocaine. Dans ce qui suit, nous décrirons succinctement l'espèce sous son aspect le plus courant.

Tout comme les autres espèces du genre *Arceuthobium*, la partie aérienne de l'*A. oxycedri* se présente, à première vue, à l'état de petites touffes qui restent verte toute l'année (Photo 1). À y regarder de plus près, une certaine stratification, du fait de la variété des classes d'âge, et une relative diversité existent pourtant : ses feuilles, réduites à de courtes écailles triangulaires connées en petites gaines, sont portées par de nombreuses petites tiges appelées « articles », qui se ramifient selon une fausse dichotomie ; en sorte que son aspect extérieur rappelle celui du port d'un *Salicornia* rabougré ou d'une mousse rugueuse ou encore d'un *Tetraclinis articulata* (Thuya de berbérie) de taille minuscule. Les articles se regroupent très souvent en bouquets ou en touffes de 5 à 10 cm, mais peuvent atteindre 20 cm de hauteur. Elles sont en outre plus ou moins compactes et



Photo 1. Magnifique touffe de Gui nain bien visible à l'œil nu et aisément reconnaissable ici à la couleur vert jaunâtre de ses minuscules boutons floraux terminaux. Il faut pourtant un œil exercé pour la remarquer au milieu des branches plus ou moins lâches de *Juniperus oxycedrus*, son hôte sur lequel on le trouve presque toujours au Maroc ; en effet, sa rareté et sa petite taille ne facilitent guère son repérage (25/08/2018), © M. RHANEM.



Photo 2. Phase juvénile d'attaque du Gui nain : à quelque distance de la touffe mère on aperçoit déjà l'apparition de splendides rejets minuscules en nombre considérable dont les extrémités se terminent en boutons floraux jaunâtres et qui poussent sur un genévrier oxycedre perpendiculairement à la branche parasitée. On assiste ainsi à des surinfections des sujets porteurs probablement par propagation végétative (25/08/2018), © M. RHANEM.



Photo 3. Phase d'individualisation de la touffe : *A. oxycedri* édifie annuellement de nouveaux articles jusqu'à devenir une petite touffe verte. Plus ou moins serrés sur les branches du genévrier oxycedre qu'elles parasitent, la présence de pieds de Gui nain, même en grand nombre, est rarement directement préjudiciable pour la vie de l'hôte (25/08/2018), © M. RHANEM.

C – Cadre de l'étude

Le Gui nain pousse isolé du sol, on pourrait alors penser qu'il n'est pas influencé par les conditions édapho-topoclimatiques des localités où on en trouve. Or, en dehors d'une première phase en général très brève de vie libre, il assure son alimentation minérale de façon préférentielle, ou même exclusive, à partir des tissus de *J. oxycedrus* qui représente l'équivalent du sol pour les plantes supérieures non parasitées. Aussi, il est intéressant de bien circonscrire les conditions édaphiques et plus généralement les spécificités écologiques où pousse son hôte.

Le Genévrier oxycedre se développe selon un mode diffus et apparaît rarement en peuplements purs et seulement sur de petites superficies sous la forme de lambeaux primaires clairsemés ; il se trouve le plus souvent mélangé à d'autres essences. Il est par contre 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 (Rhanem, 2016). Ainsi, il s'infiltré dans certains écosystèmes forestiers (comme les cédraies, les chênaies à *Quercus ilex* L. et les junipérais à *J. phoenicea* L.) et dans les formations à xérophytes épineux, notamment dans le Haut Atlas de Midelt.

En dehors de la grande localité tout récemment découverte (Figure 1 et Photo 4), nous avons cherché à savoir si d'autres

plus ou moins serrées les unes contre les autres sur les parties aériennes du genévrier oxycedre qui les masque presque totalement, alors que des sous-strates millimétriques de rejets sont fréquemment alignées le long des branches ou du tronc parasités (Photos 1, 2 et 3). Cette phanérogame hémiparasite semble lui être spécifique, a trouvé en lui un hôte favorable et s'y fixe parfois en nombre restreint, mais peut aussi devenir envahissante.

Sur le plan pathologique, *A. oxycedri* fait partie de la dizaine de parasites phytopathogènes susceptibles de causer le plus de dommages et qui se répartissent entre les genres *Arceuthobium*, *Cuscuta*, *Orobanche*, *Striga* et *Viscum* (Nickrent et Musselman, 2017). Leur abondance est parfois telle qu'elle aboutit à des altérations qui modifient aussi bien leur forme, leurs propriétés que leur structure, ce qui les fait dépérir et les déprécie fortement. En effet, leur pullulation entraîne, dans de nombreuses régions du monde, des dégâts économiques considérables sur les plantes hôtes dont certaines peuvent être des essences forestières (Hawksworth, 1996 ; Geils et Hawksworth, 2002). L'exemple des *Arceuthobium* est à cet égard particulièrement éloquent. Le signe le plus évident de la présence de ces parasites sur un arbre est la formation de balais de sorcière où les rameaux, normalement plagiotropes, se développent verticalement et se ramifient abondamment, ce qui rend souvent les parties de grumes inutilisables en déroulage ou en bois d'œuvre, pouvant rapidement mettre en péril la vie du peuplement. Il n'en reste pas moins que la multitude de formes de balais de sorcière induites par la grande majorité des guis nains et plusieurs autres parasites s'est avérée être un caractère taxonomique très utile (Kuijt, 1960 et 1969 ; Tinnin *et al.*, 1982 ; Tinnin et Knutson, 1985).

Précisons toutefois que la grande majorité des guis est bénigne, parfois certaines d'entre elles présentent même une action thérapeutique et un intérêt bénéfique pour l'homme ; l'exemple le plus souvent rapporté est celui du Gui blanc (*Viscum album* L.) connu pour sa préconisation comme cancérostatique, qui d'ailleurs lui a valu un regain d'intérêt (Sallé *et al.*, 1993 ; Büssing, 2000). En outre, certains guis peuvent être non seulement des espèces clés de voûte (Press et Phoenix, 2005 ; Nickrent 2011 ; Watson et Herring, 2012), mais aussi d'un grand intérêt pour mieux comprendre les relations co-évolutives et les radiations adaptatives qu'ils ont développées avec les oiseaux (Mathiasen *et al.*, 2008 ; Nickrent, 2011 ; Liu *et al.*, 2018). Plusieurs oiseaux et mammifères utilisent par ailleurs les balais de sorcière comme lieux de nidification (Mathiasen *et al.*, 2008).

oxycédras également à caractère climacique étaient parasitées par le Gui nain, ce qui pourrait également permettre de l'individualiser un peu mieux. Les prospections minutieuses réalisées lors de précédentes tournées ont montré que les oxycédras sont relativement peu nombreuses et petites ; elles sont principalement enclavées dans les chênaies à *Quercus ilex* et les junipéras à *J. phoenicea*. Elles ne se trouvent le plus souvent que dans un nombre très limité de sites, sous l'aspect de petits bosquets, et constituent le plus souvent des climax stationnels faisant partie des ensembles sylvatiques spontanés les plus remarquables de la région et les moins altérés par l'homme. Au total, nous en avons recensé quatre.

- Le plus fréquent de ces sites correspond à des secteurs mollement ondulés qui se localisent le plus souvent en fond de vallée en bordure des oueds (intermittents) sur des basses pentes marno-calcaires dominants leurs lits ; il est lié à ces affleurements jurassiques qui prennent là une grande extension (climax édaphique). Le cas est particulièrement net le long des deux rives de la vallée d'Ayt Bou-Arbi, au nord du tronçon occidental du djebel Tadrart (photo 5). Il en est de même dans la vallée d'Ayt Lehsayne, au nord de la portion orientale du djebel Maasker. Quelques stations à *Juniperus oxycedrus* du bassin-versant d'Imtchimen, poussant sur un substrat quasiment identique au type précédent, entrent également dans cette catégorie.

- Le deuxième type de site à Genévrier oxycède se trouve sur des versants aux expositions secondaires d'ouest des vallons qui entaillent le rebord du plateau attendant à la vallée d'Imtchimen, ainsi que sur les principales buttes témoins qui en ont été détachées et qui la bordent vers l'amont (climax topographique). C'est là que se trouve la plus grande junipéras à *J. oxycedrus* que nous avons rencontrée dans la région. Elle couvre plusieurs hectares de bas en haut des versants calcaro-gréseux et marno-gréseux exposé à l'OSO des vallons et des buttes précités (Photo 6).

- Le troisième des sites à Oxycède est constitué de stations en position subhorizontale, généralement en bas de pente sur un plateau ; l'oxycédras est un climax d'inversion thermique (Photo 7).

- En dehors de ces localisations, que l'on peut qualifier de périphériques par rapport à la chaîne au Haut Atlas de Midelt

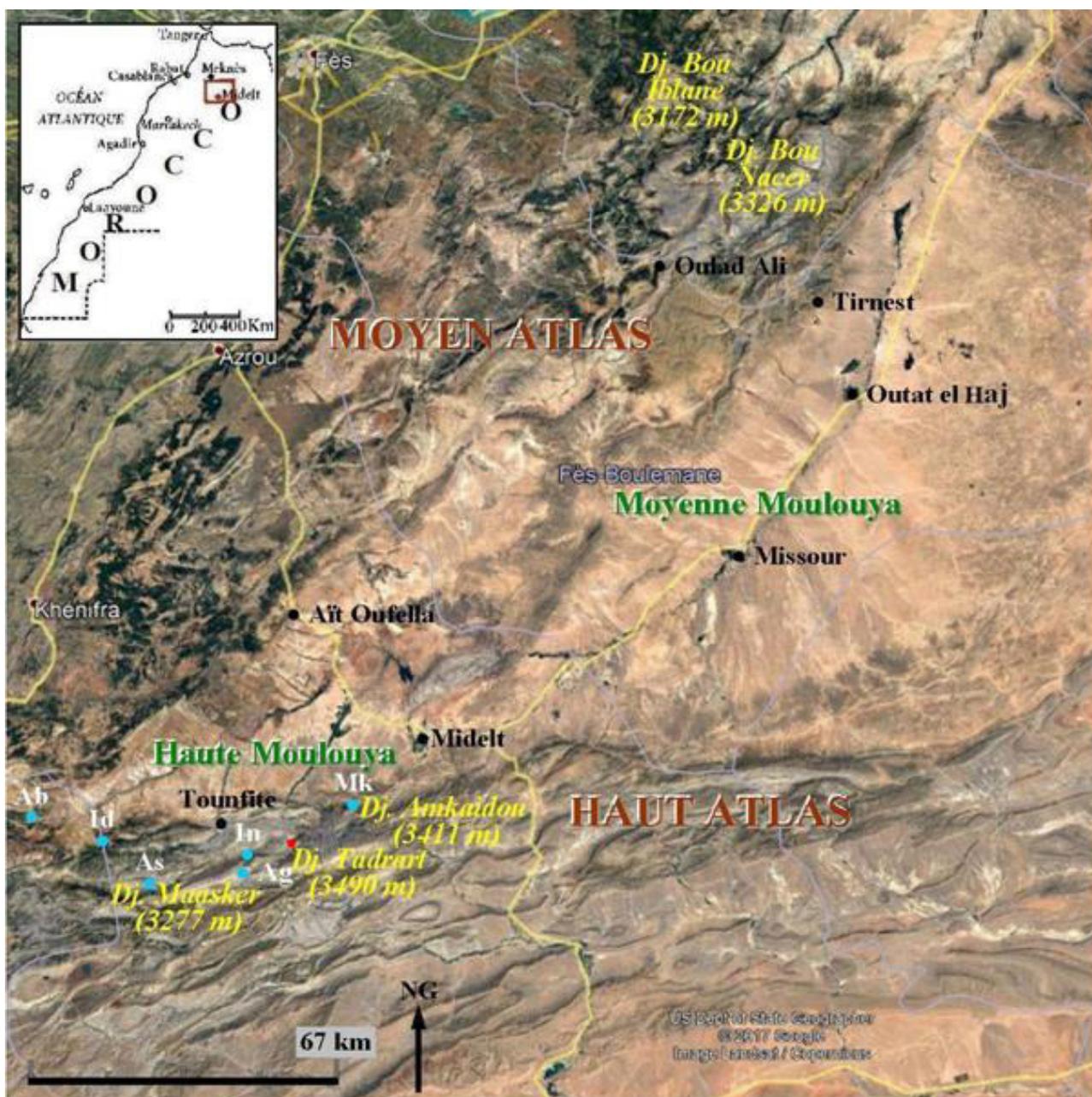


Figure 1. Situation géographique du nouveau site majeur du Gui nain (point rouge) dans le Haut Atlas de Midelt. Il s'agit d'un groupe de trois localités relativement isolées les unes des autres. Les points bleus signalent les postes pluviométriques cités dans le texte (Ab : Aghbala, Ag : Agoudim, As : Assaka, Id : Idikel, In : Iganzar N'Oufounass, Mk : Mitkane). *Source : image Google Earth.*



Photo 4. Forts ubacs enneigés soumis à une humidité atmosphérique élevée du djebel Tadrart dont les pentes peuvent atteindre les 40° et se dressent abruptement au sud du gigantesque bassin enclavé d'Ayt Bou-Arbi. C'est dans les thalwegs et leurs abords immédiats de cette grande dépression formée tantôt de grandes tables inclinées vers l'ouest, tantôt d'un ensemble de collines cernées de ravinelements que l'on trouve les bosquets d'Oxycèdre parasité par le Gui nain (Photo 5). Ils sont, sinon fréquents, du moins réguliers et confinés sur substrat marno-calcaire au milieu de vastes junipérides présteppiques clairsemées, xérophiles et thermophiles à *J. phoenicea* (23/01/2018), © M. RHANEM.



Photo 5. Le Gui nain se développe en foyers dispersés, surtout sur les individus de *J. oxycedrus*, à l'état de sujets plus ou moins jeunes, se trouvant soit sur les marno-calcaires, soit sur alluvions déposées aux abords des thalwegs des oueds souvent temporaires ; ainsi les bosquets prennent l'allure de rubans qui tapissent les entailles faites par les cours d'eau dans les collines caillouteuses qui les portent. Quant au Gui nain, ses petites touffes semblent se confondre au feuillage du Genévrier oxycèdre où il faut les montrer du doigt pour pouvoir constater leur présence. Fond de la vallée d'Ayt Bou-Arbi à 1 900 m d'altitude (25/08/2018), © M. RHANEM.



Photo 6. Oxycédraie cantonnée aux expositions secondaires d'OSO, à droite, alors que le versant qui lui fait face est occupé par une chênaie à *Q. ilex*, à gauche. Vallon au débouché duquel l'on devine le premier douar amont de la vallée d'Imtchimen. On peut aussi deviner sur le versant supportant l'oxycédraie au loin la faible épaisseur des grès calcaires rouges vis-à-vis des marnes gréseuses sous-jacentes plus tendres (30/08/2018), © M. RHANEM.



Photo 7. Oxycédraie à *Berberis hispanica* occupant un glaciais terrasse correspondant à un important cône de déjection torrentiel à 2 200 m d'altitude. Des graviers dans une matrice sablo-argileuse avec parfois des blocs plus imposants, le tout plus ou moins consolidé, constituent l'essentiel de cette formation superficielle de plus d'une dizaine de mètres d'épaisseur. Cette station au climat stationnel frais, à hygrométrie élevée, se cantonne à la retombée septentrionale du djebel Tasgount Niguersal, le seul grand relief d'avant-mont du djebel Tadrart (30/08/2018), © M. RHANEM.



Photo 8. Oxycédraie d'étendue minime, constituée de pieds à port tortueux et plus ou moins rabougris à nains ; ceux-ci croissent sur calcaires durs en bancs fortement fracturés, dont le pendage est subvertical à 2 500 m d'altitude. Elle se développe strictement sur une croupe surplombant le village de Tagoudit à mi-versant de l'adret du djebel Maasker où elle est directement soumise à l'action déformatrice des vents violents (29/08/2018), © M. RHANEM.

proprement dite, nous avons rencontré le Genévrier oxycèdre dans un dernier type de site constitué par des hauts de pente en col mollement convexe sur l'adret du Maasker ; il s'agit d'un climax de col de flanc (Photo 8).

Dans ces quatre localités, on a le plus souvent affaire à de jeunes et même très jeunes oxycèdres qui forment des petits peuplements isolés à recouvrement spatial très limité ((groupements linéaires ou ponctuel) au sein d'une végétation dominée essentiellement par *Quercus ilex* L. et/ou *Juniperus phoenicea* en compétition naturelle un peu partout ; le Genévrier oxycèdre s'y trouve néanmoins disséminé, mais jamais abondant.

Les trois premiers types sont situés en zone piémontaise, alors que le quatrième se cantonne en plein haut versant sud. L'absence ou l'abondance relative locale du Genévrier oxycèdre est, pensons-nous, davantage liée soit à un déterminisme édaphique, soit à des facteurs topoclimatiques (effet de col et/ou inversion thermique). C'est ce qui explique certainement le statut de climax stationnel du Genévrier oxycèdre dans ces quatre situations topo-écologiques privilégiées, rares certes. Dans toutes les autres situations topographiques et à toutes les expositions, les formations à *Q. ilex* et/ou à *J. phoenicea* représentent la quasi-totalité des climax régionaux, sauf dans la partie septentrionale de l'étage montagnard méditerranéen où se développe une frange importante de *Cedrus atlantica* Man. par sa forte individualisation et sa grande extension dans le massif du Tadrart. Toutefois, c'est le Chêne vert qui possède à la fois une grande importance spatiale et une large amplitude écologique, alors que le Genévrier rouge est plutôt abondant dans de nombreux secteurs piémontais, particulièrement en situation interne.

Quoi qu'il en soit, le déterminisme des peuplements de Genévrier oxycèdre localisés dans des aires très restreintes est fortement lié à des facteurs édapho-topoclimatiques stationnels. Remarquons enfin que les facteurs biotiques (et l'Homme en particulier) ne semblent pas jouer un rôle décisif pour expliquer la répartition actuelle de ces peuplements dans la région prospectée.

III. Méthode employée

Étant donné que chacune de ces oxycédraies possède une écologie bien tranchée, la comparaison des diverses données écologiques permet de dégager les conditions nécessaires au développement du gui nain.

Pour chaque arbre rencontré, nous avons par ailleurs noté plusieurs paramètres, notamment la présence du Gui nain, sa distribution à l'intérieur des genévriers oxycèdres actuellement atteints et leur type de répartition spatiale au sein du peuplement gité, ainsi que les niveaux d'attaque constatés et l'aspect, dépérissant ou non, du houppier. Pour obtenir des informations sur la présence du Gui nain, nous avons interrogé les populations riveraines et plus particulièrement les bergers locaux que nous rencontrons lors de notre parcours et qui sont en contact permanent avec les peuplements végétaux.

IV. Résultats

Par rapport à l'ensemble des oxycédraies prospectées, seule l'oxycédraie marno-calcaire présente une infestation par le Gui nain. L'examen de ses principales caractéristiques fait ressortir une situation tout à fait originale dont il va être question maintenant.

A – Rôle capital du contexte physiographique de la station

La station d'*Arceuthobium oxycedri* se localise dans la portion septentrionale du Haut Atlas de Midelt. Situé à l'est de la bourgade de Tounfite et au sud du barrage de Tamalout, ce nouveau site est limité au sud par le djebel Tadrart qui culmine à 3 490 m et constitue le plus haut sommet des principaux maillons externes des montagnes les plus élevées et les plus massives qui se dressent au sud-ouest de ses Midelt et de la haute plaine de la Moulouya (Figure 1). Le secteur étudié correspond plus précisément à la grande cuvette d'Ayt-Bou Arbi en contrebas du piémont de l'ubac de cet imposant relief montagneux. *A. oxycedris* a été également trouvé dans quelques portions des bassins versants contigus, en particulier dans les vallées adjacentes d'Imtchimen et d'Ayt Lehsayne. Dans ce qui suit, nous nous occuperons exclusivement de la localité d'Ayt-Bou Arbi proprement dite que nous avons suffisamment visitée et qui a fait l'objet d'investigations scientifiques assez précises.

Sur le plan géologique, l'examen de près du profil transversal de l'ubac du chaînon de Tadrart permet de repérer aisément la partie axiale dont le brusque soulèvement des affleurements de calcaires massifs du Lias (Studer, 1987) est d'autant plus marqué que l'altitude sera plus élevée ; celle-ci tranche nettement à sa base sur l'abaissement de la formation géomorphologique dite « roubine » des premiers contreforts marno-calcaires gris-bleu en plaquettes du Toarcien-Aalénien (Studer, 1987). C'est dans cette formation géologique finement litée, imperméable et particulièrement sensible aux ravinements qu'a été trouvée la population du Gui nain.

Si la géologie de la région est relativement simple, il en est tout autrement du point de vue géomorphologique. Ainsi par exemple, si le relief de la station envisagée ici est constitué de marno-calcaires d'aspect schisteux, il est cependant modelé en croupes mollement ondulées qui s'érodent abondamment en donnant des sols squelettiques recouverts d'une fine pellicule de gravillons (Photo 5). De point de vue pédologique, ce sont des lithosols très filtrants où la roche mère affleure sur 100 % de la surface.

Du point de vue climatique, les situations topographiques très contrastées précitées entraînent des conséquences remarquables. Alors que les basses pentes abritées de ce bassin à la charnière de deux grandes entités géomorphologiques (Haut Atlas et plaine de la Moulouya) appartiennent au domaine des faibles pluviosités où la sécheresse sévit pendant plusieurs mois de l'année, l'ubac du djebel Tadrart fait partie des territoires les plus humides de la région du Haut Atlas de Midelt par suite de la modification très brusque des dénivelés observés sur ses pentes dont les plus abruptes portent des groupements végét (1971) aux juxta-sommitaux de grand intérêt (Rhanem, 2016 et 2017). En effet, n'étant pas masqué directement par un massif montagneux important, ce dernier perçoit de plein fouet les vents humides du NO porteurs de pluie, auxquels s'ajoutent des précipitations occultes formées par les nuages fréquents en haute altitude. La plus grande partie des précipitations chute principalement sous forme de neige, mais une partie des pluies tombent durant l'été sous forme d'averses diluviennes, avec comme conséquence des phénomènes d'érosion intenses. Enfin, les hivers y sont froids à très froids (entre en décembre et février), il gèle fortement durant la nuit, alors que les étés restent relativement plus chauds»

Or, un tel climat est très fréquent en haute montagne, mais il est difficile de rassembler des données météorologiques locales. Cependant un travail récent (Rhanem, 2016 et 2017) permet de se faire une idée sur le climat de la localité concernée dont la flore et la végétation naturelles montrent indéniablement, à quelques exceptions près, des ressemblances avec celles existant près des minipostes météorologiques de moyenne altitude voisins des djebels Tadrart et du Maasker et qui disposent de quelques données chiffrées. Néanmoins, pour esquisser une analyse climatique aussi complète que possible, nous en sommes aussi réduit à formuler des hypothèses qui sont toutefois basées sur des observations de terrain.

Les particularités les plus marquantes du climat par rapport à ceux de ce chaînon sont une pluviosité plus faible. Tout comme lui, certes, les précipitations diminuent d'ouest en est, mais, au lieu de 1 000 à 1 200 mm, les précipitations annuelles moyennes ne sont plus par exemple à Aghbala (à 1 800 m d'altitude) que de 650 mm et 520 mm à Idikel (2 030 m) à l'ouest, 349 mm à Iganzar N'Oufounass (1 855 m) et 450 mm à Mitkane (1 937 m) plus à l'est. Cette décroissance résulte de l'épuisement des vents pluvieux dominants soufflant d'ouest.

Au centre, la cuvette de Tounfite, dont la végétation est quasi similaire à celle de la vallée d'Ayt Bou-Arbi, reçoit des précipitations annuelles moyennes de 350 mm à 1 940 m d'altitude. Offrant des altitudes comprises entre 1 880 et 2 080 m correspondant à l'optimum de développement de *J. oxycedrus* et une situation enclavée quasi similaire à celle de Tounfite (le second repère réside bien sûr dans la présence de *J. oxycedrus*), la nouvelle localité où prospère *A. oxycedri* doit vraisemblablement enregistrer des valeurs moyennes au moins égales, sinon supérieures à 300 mm par an.

Pour ce qui est des températures, elles ne sont mesurées dans cette zone que pour Midelt (Rhanem, 2009). La grande localité à *A. oxycedri*, située à des altitudes nettement plus élevées, doit connaître des hivers plus froids et des étés moins chauds au sens d'Emberger-Sauvage.

B - Place de l'oxycédraie gîtée au sein de la végétation environnante

En élaborant la synthèse écologique des données précédentes concernant le secteur piémontais et le flanc septentrional du djebel Tadrart, l'ambiance bioclimatique et l'étagement altitudinal semblent offrir trois niveaux se relayant successivement, avec bien entendu une certaine variabilité à l'intérieur de chaque étage en fonction de la variation locale des facteurs écologiques (essentiellement topoclimatiques du fait de la topographie et de l'exposition), ainsi que l'existence de paliers intermédiaires :

- un étage méditerranéen supérieur avec un horizon inférieur à *J. phoenicea* et, localement, *J. oxycedrus* parasité par *A. oxycedri* qui renforce l'originalité et la particularité floristique de cet écosystème ; bien qu'occupant des superficies fort appréciables colonisant surtout les basses pentes, le Genévrier rouge et le Genévrier oxycède ne forment guère que des peuplements très lâches, croissant sous un bioclimat semi-aride inférieur ; cette forêt présteppe est limitrophe d'un horizon supérieur dominé par une formation clairsemée dominée soit par *J. phoenicea*, soit par *Quercus ilex* L. ; selon les expositions ces deux peuplements s'étendent de 1 950 à 2 100 m sous un bioclimat semi-aride supérieur ;

- un étage montagnard méditerranéen présentant également deux horizons : chênaie à *Q. ilex* à *Astragalus ibrahimianus* Maire entre 2 100 à 2 300 m et une cédraie à *J. communis* de 2 300 à 2 500 m aux bioclimats respectivement sub-humide inférieur et supérieur ;

- un étage oroméditerranéen avec là aussi deux horizons : junipéraie de Genévrier commun depuis 2 500 jusque vers 2 600 m et une alyssaie d'*Alyssum spinosum* au-delà de 2 600 m où la rigueur du climat interdit le développement de végétaux ligneux ; les bioclimats s'échelonnent entre l'humide et le perhumide respectivement. Le plafond de cet étage coïncide avec le sommet du djebel Tadrart.

C - L'écologie du Gui nain

Les observations effectuées sur les trois autres oxycédraies climaciques décrites plus haut nous ont permis d'appréhender les grands contours de l'écologie du Gui nain proprement dit.

Si le Genévrier oxycèdre peut se rencontrer sous des climats assez variés et coloniser divers substrats, leur comparaison montre à l'évidence que les peuplements gâtés sont tous situés dans la tranche altitudinale 1 880-2 080 m et uniquement sur substrat marno-calcaire. Ils se singularisent aussi par leur localisation préférentielle sur les premiers contreforts du djebel Tadrart, mais seulement par places.

Concernant les autres oxycédraies, celle à *Berberis hispanica* qui se trouve vers 2 200 m d'altitude sur des dépôts torrentiels d'une grande épaisseur n'est nullement touchée par le Gui nain (Photo 7). La situation est similaire sur l'adret du djebel Maasker surmontant le village de Tagoudit, vers 2 500 m d'altitude ; là aussi les pieds du Gui ne sont pas contaminés (Photo 8). Il en est de même de l'oxycédraie calcaro-gréseuse et marno-gréseuse des vallons débouchant sur la vallée d'Imtchimen (Photo 6).

En dépit du fait que le schéma précédent de la disposition relative des trois oxycédraies considérées est beaucoup trop sommaire, il n'en demeure pas moins que les facteurs examinés ci-dessus permettent d'avancer que le Gui nain est probablement sensible au froid et son terrain d'élection semble être les oxycédraies sur marno-calcaires en plaquettes, conditions qui semblent donc lui être les plus favorables. Cette observation est cependant d'une valeur toute relative étant donné l'insuffisance des données concernant ses autres localités.

Au vu de ces constatations, *A. oxycedri* présente donc une aire de répartition considérablement plus étroite dans le Haut Atlas de Midelt par rapport à son hôte principal et sa distribution omniprésente est plutôt sporadique. Autrement dit, la présence du Genévrier oxycèdre n'induit pas forcément la colonisation par le Gui nain.



Photo 9. Pied multicaule (ramifié dès la base) de Genévrier oxycèdre défolié en grande partie dont les tiges du tiers supérieur se terminent par des cimes multiples, en candélabres, dues au Gui nain. En même temps, ce dernier a entraîné le début de formation de « balais de sorcières » et un faible développement des parties des branches latérales de *J. oxycedrus* situées en aval du point de fixation du Gui nain. Une autre manifestation des ponctions opérées par cet hémiparasite est la réduction de l'accroissement en diamètre de ces mêmes branches (oxycédraie de fond de vallée à 1 862 m d'altitude) (25/08/2018), © M. RHANEM.

D - Répartition spatiale de l'infestation au sein de l'oxycédraie gûitée et distribution du Gui nain à l'intérieur du Genévrier oxycède

Du point de vue pathologique, la mise en évidence de son activité de parasite est un élément nouveau, resté aussi largement méconnu jusqu'à présent.

Concernant la répartition d'*Arceuthobium oxycedri* dans l'oxycédraie gûitée, si les divers pieds contaminés de *J. oxycedrus* sont séparés les uns des autres par des intervalles dans lesquels tous les oxycèdres sont sains, cette dissémination sporadique n'en est pas moins strictement localisée dans les thalwegs et les basses pentes des alentours ; c'est un trait physiologique frappant. Il y a lieu toutefois de préciser qu'en termes de superficie la station découverte constitue une importante localité. Malgré l'absence de chiffres qui permettraient d'appréhender le niveau de l'infestation par le Gui nain, l'effectif des oxycèdres parasités pourrait vraisemblablement approcher la centaine, voire plus selon les dires des populations locales.

Par ailleurs, il ne parasite pas tous les pieds avec la même fréquence. Il est banal sur certains pieds, très rare sur d'autres, avec bien évidemment tous les cas intermédiaires. Quoi qu'il en soit, les effets de la contamination sont relativement discrets et passent le plus souvent inaperçus pendant de longues années. En effet, les oxycèdres porteurs de Gui ne présentent pas de signes évidents de dépérissement dans la très grande majorité des cas. Cependant, chez les sujets abondamment envahis par *A. oxycedri*, l'infection entraîne clairement un dépérissement des arbres et des pertes de vigueur sont perceptibles en particulier par une baisse de la croissance radiale (Photo 9). D'après ce que l'on sait maintenant de ce parasite, il est fort probable que les arbres infestés par ce parasite l'étaient depuis longtemps, ce qui peut réduire leur capacité à résister à des à-coups climatiques tels que les sécheresses.

Malgré les plus ou moins forts degrés d'infestation atteints pour certains oxycèdres, tous, à l'exception d'un seul sujet abondamment infesté et dépérisant (Photo 9), de la localité de fond de vallée à substrat marno-calcaire schisteux gris-noir, présentent un état sanitaire satisfaisant.

Conclusion

Bien qu'encore incomplète, cette étude succincte permet pour la première fois de signaler la présence de populations de plusieurs centaines d'individus d'*Arceuthobium oxycedri* dans le Haut Atlas de Midelt, une région déjà réputée pour son hébergement d'un lot très appréciable d'espèces endémiques ou rares et qui sont de très haute valeur biogéographique (Quézel, 1952 et 1957 ; Rhanem, 2015, 2016 et 2017). Elle a en outre permis d'esquisser une ébauche de l'écologie du Gui nain au Maroc à travers celle de l'oxycédraie infestée.

De ce point de vue, et quoique les travaux que nous menons sur le gui nain ne soient pas terminés, nous pouvons d'ores et déjà tirer un certain nombre de conclusions. Nos observations ont confirmé que ce Gui est un parasite courant de l'Oxycède. Il fait clairement partie uniquement des écosystèmes à base de Genévrier oxycède. Par ailleurs, la comparaison des quatre peuplements de genévriers oxycèdres purs montre que seule l'oxycédraie de moyenne montagne marno-calcaire est atteinte avec plus ou moins d'intensité, les trois autres sont saines. Dans la première situation, si quasiment tous les âges sont touchés, l'infestation, par contre, se maintient à un niveau faible, sans trop de conséquences pour l'avenir du peuplement. En effet, la très grande majorité des arbres sur lesquels on observe des touffes de Gui nain ne sont pas dépérisant.

Les oxycédraies gûitées qui ne semblent, en l'état des prospections, individualisées que sur substrat marno-calcaire sont surtout confinées aux stations à bioclimat semi-aride à hiver tempéré. À cet égard, les observations sur le terrain font ressortir *A. oxycedri* comme une espèce plutôt thermophile et méso-xérophytique.

Ces conditions locales devraient être spécifiquement prises en compte par les gestionnaires forestiers dans la préparation des plans de gestion. Il conviendrait toutefois d'approfondir et de compléter leur étude avant d'en proposer. Le Genévrier oxycède semble être une essence ne présentant jusqu'à présent aucun problème sanitaire alarmant. Il est néanmoins nécessaire de surveiller le phénomène de très près afin de prévenir toute pullulation du parasite. Ce patrimoine naturel unique doit bénéficier d'une gestion différenciée où prime la vocation de conservation.

La localité que nous avons découverte sur les collines préatlasiques n'est pas aussi isolée que nous aurions pu le penser au premier abord, mais elle fait partie d'un ensemble de stations se trouvant dans les secteurs piémontais marno-calcaires du Haut Atlas de Midelt. Si trois d'entre elles sont désormais connues, il est manifeste qu'il doit en exister d'autres sur tous les reliefs ne dépassant pas 2 100 m d'altitude.

De cette étude, il ressort enfin que la connaissance des groupements infestés de *Juniperus oxycedrus* peut constituer une base solide pour une étude plus large portant sur l'ensemble des oxycédraies marno-calcaires des zones limitrophes du Haut Atlas de Midelt. Il va sans dire que des prospections ultérieures en vue de trouver d'autres sites seraient souhaitables pour mieux connaître cette petite et discrète espèce difficilement repérable sur le terrain.

Bibliographie

- Anderson R.M. & May R.M., 1979 - Population biology of infectious diseases: part I. *Nature* **280** : 361-367.
- Bournérias M. et Bock Ch., 2006 - *Le génie des végétaux. Des conquérants fragiles*. Belin, Paris, 287 p.
- Büssing A., 2000 - *Mistletoe: The Genus Viscum*. Harwood Academic Publishers, 261 p.
- Calder D.M., 1983 - Mistletoes in focus: an introduction. In M. Calder & P. Bernhardt (eds.), *The biology of mistletoes*, Academic Press, Sydney : 1-17.
- Candolle A.P. (de), 1813 - *Théorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux*. Deterville, 500 p.
- Cherrier J.-F., 1981 - Le *Parasitaxus ustus* (Vieillard) de Laubenfels. *Rev. Forest. Française* **6** : 445-448.
- Ciesla W.M., Geils B.W. & Adams R.P., 2002 - Hosts and geographic distribution of *Arceuthobium oxycedri*, [Online]. RMRS-RN-11WWW. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain (version 1.1). Research Station. Available: http://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs_rn11/.

- Combes C, Gavotte L., Moulia C. & Sicard M., 2018 - *Parasitisme. Écologie et évolution des interactions durables*. Dunod, Paris, 332 p.
- Cronquist A., 1988 - *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. 2nd Edition, The New York Botanical Garden, 555 p.
- Ellison A.M. & Adamec L. (eds), 2018 - *Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution*. Oxford University Press, 510 p.
- EMBERGER L., 1971 - , Considération complémentaire au sujet des recherches bioclimatiques et phytogéographiques-écologiques. Travaux de Botanique et d'Ecologie, livre jubilaire, Masson et Cie, 519p.
- Emberger L., 1938 - *Les arbres du Maroc et comment les reconnaître*. Larose, Paris, 317 p.
- Emberger L. & Maire R., 1941 - *Catalogue des plantes du Maroc*. **IV**, supplément aux volumes **I**, **II** et **III**, Minerva, 1181 p.
- Feild T.S. & Brodribb T.J., 2005 - A unique mode of parasitism in the conifer coral tree *Parasitaxus ustus* (Podocarpaceae). *Pl. Cell Environ.* **28** : 1316-1325.
- Geils B. W., Tovar J. et B. Moody, tech. Coords., 2002 - *Mistletoes of North American conifers*. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98, 123 p.
- Geils B. W. et Hawksworth F. G., 2002 - Damage, effects, and importance of dwarf mistletoes. In B. W. Geils, J. Tovar, and B. Moody, *Mistletoes of North America Conifers.*, tech. coords. U.S. Dep. Agric. For. Plant Disease / July 2008 1003 Serv. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98, 57-65 p.
- Hawksworth G. et Wiens D., 1972. *Biology and classification of dwarf Mistletoes (Arceuthobium)*. Agriculture handbook No. 401. U.S.D.A. Forest Service, Washington DC., 234 p.
- Hawksworth G. et Wiens D., 1976 - *Arceuthobium oxycedri* and its segregates *A. juniperi-procerae* and *A. azoricum* (Viscaceae). *Kew Bulletin*. **31** : 71-80.
- Hawksworth G. et Wiens D., 1996 - *Dwarf mistletoes: Biology, Pathology and Systematics*. Agriculture handbook No. 709. U.S.D.A. Forest Service, Washington DC, 410 p.
- [online] Available: http://www.rms.nau.edu/publications/ah_709.
- Heide-Jørgensen H.S., 2008 – *Parasitic Flowering Plants*. Brill, 438 p.
- Heide-Jørgensen H.S., 2011 - Parasitic plants. In Simberloff D, Reymànek M(eds) *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley, : 504–510.
- Heide-Jørgensen H.S., 2013 – Introduction : The Parasitic Syndrome in Higher Plants. In Joel et al. (ed), *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic Mechanisms and Control Strategies*. Springer : 1-18.
- Heslop-Harrison Y., 2000 – *Les plantes carnivores*. Pour la Science, 106-107.
- Hibberd J.M., Bungard R.A., Press M.C., Jeschke W.D., Scholes J.D. & Hinds T.E., Hawksworth J.D. et McGinnies W.J., 1963 - Seed Discharge in *Arceuthobium*: a Photographic study. *Science*, **140** : 1236-1238.
- Jahandiez E. et Maire R., 1931 - *Catalogue des plantes du Maroc*. Volume I, Minerva, 159 p.
- Jahandiez E. et Maire R., 1932 - *Catalogue des plantes du Maroc*. Volume II, Minerva, 557 p.
- Jahandiez E. et Maire R., 1934 - *Catalogue des plantes du Maroc*. Volume III, Minerva, 913 p.
- Joel D.M., 2002 - Carnivory and Parasitism in Plants. In K. Kondo (ed.) *Proceedings of the 4th International Carnivorous Plant Conference*, Tokyo, Japan. Hiroshima University, Japan : 55-60.
- Joel D.M., 2013a - The Haustorium and the Life Cycles of Parasitic Orobanchaceae. In Joel D.M. et al., *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer : 21-23.
- Joel D.M., 2013b - Functional Structure of the Mature Haustorium. In Joel D.M. et al., *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer, : 25-60.
- Joel D. M., Gressel J. & Musselman L. J., 2013 - *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer, 513 p.
- Kuijt J., 1960 – *Morphological aspects of parasitism in the dwarf mistletoes (Arceuthobium)*. Publ.Botany 30, Berkeley, CA : University of California : 337-436.
- Kuijt J., 1969 - *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. University of California Press, Berkeley, 248 p.
- Liu B., Le C. T., Barrette R. L., Nickrent D. L., Chen Z., Lu L. et Vidal-Russell R., 2018 - Historical biogeography of Loranthaceae (Santalales): Diversification agrees with emergence of tropical forests and radiation of songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **124** : 199-212.
- Maire R., 1952-1987 - *Flore de l'Afrique du Nord*. 16 volumes, Ed. Lechevalier, 366/374/399/333/307/397/329/303/300/336/335/407/365/397/309/302 p.
- Maire R., 1961 - *Flore de l'Afrique du Nord*. Le Chevalier, Paris. Vol. 7 : 211-216.
- Mathiasen R.L., Nickrent D.L., Shaw D.C. et Watson D.M., 2008 – Mistletoes. Pathology, Systematics, Ecology, and Management. *Plant Disease*, Vol **92**, 7 : 988-1006.
- Merckx V., 2013 – Microheterotrophy : An Introduction. In Merckx V., *Microheterotrophy : The Biology of Plants Living on Fungi*. Springer : 1-17.
- Nickrent D. L. 2002 - Plantas parásitas en el mundo. Capítulo 2 : 7-27 In J. A. López-Sáez, P. Catalán and L. Sáez [eds.], *Plantas Parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Mundi-Prensa Libros, S. A., Madrid.

- Nickrent D. L., 2008 - Parasitic Plants : 251-253. In McGraw-Hill *Year book of Science & Technology*.
- Nickrent D. L., 2011 - Santalales (Including Mistletoes). In John Wiley & Sons, *Encyclopedia of Life Science*. Ltd.: Chichester [DOI: 10.1002/9780470015902.a0003714.pub2], 6 p.
- Nickrent D.L., 2018 - *The parasitic plant connection*. Last Updated May 14, 2018 from <http://www.science.siu.edu/parasitic-plants/index.html>
- Nickrent D.L., Garcia M.A., Martin M.P. & Mathiasen R.L., 2004 - A phylogeny of all species of *Arceuthobium* (Viscaceae) using nuclear and chloroplast DNA sequences. *Amer. J. Bot.* **91** : 125-138.
- Nickrent D.L., Malécot V., Vidal-Russel R. & Der J.P., 2010 - A revised classification of Santalales. *Taxon* **59** : 538-558.
- Nickrent D.L. & Musselman L.J., 2017 - Parasitic plants. In B.H. Ownley & R.N. Trigiano (eds.), *Plant Pathology: Concepts and Laboratory Exercises*, 3rd ed., CRC Press, Boca Raton : 277-288.
- Poulin R., 2011 - The many roads to parasitism: A tale of convergence. In D. Rollinson & S.I. Hay (eds.), *Advances in Parasitology*, Academic Press, **74** : 1-40.
- Press M.C. & Graves J.D. (eds), 1995 - *Parasitic Plants*. Chapman & Hall, 292 p.
- Press M.C. & Phoenix G.K., 2005 - Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol.* **166** : 737-751. doi : 10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x
- Quézel P., 1952 - Contribution à l'étude phytogéographique et phytosociologique du Grand Atlas calcaire. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* **L** : 1-56.
- Quézel P., 1957 - *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Essai de synthèse biogéographique et phytosociologique*. Paul Lechevalier, Paris, 463 p.
- Roguenant A. & Raynal-Roques A., 2012 - Les plantes presque carnivores. *Pour la Science* **77** : 62-65.
- 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., 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.
- Rhanem M., 2016 - 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). *Evaxiana* **3** : 12-59.
- Rhanem M., 2017 - Aperçu des formes de croissance de l'irradiation de *Juniperus communis* L. au Maroc au sein de stations-refuges écologiquement marginales. *Evaxiana* **4** : 19-33.
- Roberts K. (ed.) 2007 - *Handbook of Plant Science*. Wiley, 2 volume Set, 1597 p.
- Rua M.A. & Mitchell C.E., 2011 - Pathogens plant. In D Simberloff & M. Rejmanek (eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*, University of California Press : 520-525.
- Runiales D. & Heide-Jørgensen H.S., 2011 - Parasitic Plants. In *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, DOI: 10.1002/9780470015902.a0021271
- Salle G., Frochot H. & Andary C., 1993 - Le gui. *La Recherche* **24** : 1334-1342.
- Salle G., Raynal-Roques A. & Neumann U., 2000 - *Les plantes parasites. Pour la Science*, « De la graine à la plante » : 102-105.
- SCHMIDT G.D. et ROBERT'S L.S., 2013 - *Foundations of Parasitology*. Ninth ed., McGraw hill, 670p.
- Selosse M.-A. & Roy M., 2012 - Les plantes qui mangent les champignons. *Pour la Science* **77** : 102-107.
- Simberloff D.D. & Rejmanek D.M., 2011 - *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, 765 p.
- Takhtajan A., 2009 - *Flowering Plants*. 2nd edition, Springer, 869 p.
- Thorne R.F., 2002 - How many species of seed plants are there? *Taxon* **51** : 511-512.
- Tinnin R.O., Hawksworth F.G. & Knutson D.M., 1982 - Witches' broom formation in conifers infected by *Arceuthobium* spp.: an example of parasitic impact upon community dynamics. *Amer. Midl. Natur.* **107** : 351-359.
- Tinnin R.O. & Knutson D.M., 1985 - *How to identify brooms in Douglas-fir caused by dwarf mistletoe*. Res. Note PNW- 426. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, 8 p.
- Toth R. & Kuijt J., 1978 - An illustration study of the abscission zone of the explosive fruit of *Arceuthobium*. *Bot. Gaz.* **139** : 158-164.
- Vidaver A.K., 2007 - Phytopathology. In K Roberts (ed.), *Handbook of Plant Science* **2** : 1429-1432.
- Watson D.M. & Herring M., 2012 - Mistletoe as a keystone resource: an experimental test. *Proc. Roy. Soc., B*, **279** : 3853-3860.
- Yoshida S., Cui S., Ichihashi Y. & Shirasu K., 2016 - The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annual Rev. Pl. Biol.* **67** : 643-667.