

La Commission Silva mediterranea, qui réunit autour de la FAO des représentants des administrations forestières de tous les pays à climat méditerranéen, proches de la Méditerranée (à l'exclusion du Chili, des Etats Unis d'Amérique, de l'Afrique du Sud et de l'Australie) avait lancé une étude monographique complète sur le cèdre.

Celle ci n'a pas été éditée et on nous a demandé de le faire, ce que nous avons accepté bien volontiers tant cette demande nous honore.

Au lieu d'éditer les articles en un seul numéro, ce qui demanderait que la tâche éditoriale ait été accomplie en totalité, il nous a paru plus pratique de les publier au fur et à mesure qu'on nous les communique, quitte à ce qu'un jour, si le besoin s'en fait sentir, nous les regroupons en un seul volume.

Nous commençons cette série par les articles de nos amis Armand Pons et Pierre Quézel, notre Président d'honneur. (N.D.L.R.)

L'HISTOIRE DU GENRE *CEDRUS* D'APRES LES DONNEES PALEOBOTANIQUES DISPONIBLES

*par Armand PONS **

Deux sortes de restes rencontrés dans des dépôts sédimentaires d'âges variés permettent de tracer l'histoire du cèdre.

Les **macrorestes**, bois et cônes surtout, mais aussi aiguilles et cuticules, se prêtent à une identification plus ou moins assurée, en général d'autant plus sûre que le sédiment est plus récent. Ils attestent de la présence sur place de représentants du genre ou de l'un de ses prédecesseurs.

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, URA CNRS 1152, Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme, 13397 Marseille cedex 20.

Les **grains de pollen** permettent d'identifier en toute certitude les représentants du genre, mais les différentes espèces sont difficiles à caractériser. Naturellement, seule l'observation d'un bon nombre de grains dans un assemblage pollinique permet d'affirmer l'existence de représentants du genre à proximité du lieu de dépôt du matériel ancien : quelques grains isolés peuvent provenir d'une longue distance, surtout si le pollen qui accompagne les grains de *Cedrus* relève d'une végétation locale ouverte, principalement herbacée, pauvre productrice elle-même en grains de pollen.

Les plus anciens restes macroscopiques auxquels ont été attribuées des dénominations évoquant le genre *Cedrus* proviennent de sédiments de faciès wealdien, considéré comme un faciès de la base du Crétacé, sur les rebords du massif ardennais. A. Féron-Glagon (Nord) il s'agit de cônes (*Cedrostrobus Corneti* Coemans) et de bois fossilisé (*Protocedroxylon araucarioides* Gothan) (CARPENTIER, 1927). A Bernissart (Hainaut Belge) des cônes de pinacées, correspondant à *Cedrostrobus Corneti*, ont été dénommés *Pityostrobus Cornetii* par Alvin (1953) pour éviter toute assimilation à un genre actuel (*Pityites* étant le nom

de tous les fossiles attribués à des Pinacées dont l'identité ne peut être précisée (EMBERGER, 1968), ce qui souligne le caractère discutable de certaines dénominations de matériel ancien. Dans la craie du Crétacé inférieur indéterminé (allant du Néocomien au Cénomanien inférieur?) des environs du Havre, ont été découverts (SAPORTA, 1877) des cônes de *Cedrus lennieri* Sap. et du bois (*Cedroxylon reticulatum* Sap.).

Le Néocomien a livré dans l'Argonne (Haute-Marne) (Fliche, 1899) un *Cedroxylon barremianum* Fl. qui correspond peut-être au *Cedrus oblongua* Lundl. et Hutt., représenté par très nombreux cônes dans l'Albocénomanien de la même région (Fliche, 1892 et 1896), même si ceux-ci sont associés à des bois fossilisés qui ont été dénommés *Cedroxylon reticulatum* Sap. et *C. menehildense* Fl. Dans le Maryland (flores de PATUXENT, BERRY, 1911) *Cedrus* est cité.

Mais comme «les représentants fossiles de la famille des Pinacées, qui paraît avoir été en pleine évolution à cette époque, ne correspondent à aucun des membres vivant actuellement» (DEPAPE, 1963, p. 352), toutes ces dénominations demeurent problématiques. Cependant l'ensemble des données paléobotaniques du wealdien et du Crétacé inférieur du bassin parisien suggère à G. DEPAPE (*Ibidem*, p. 353) que «l'abondance des strobiles d'Abiétaées permet d'entrevoir la présence de vastes forêts de Cèdres et de pins cantonnées sur les montagnes assez hautes pour présenter une végétation différente de celle des plaines inférieures et distribuées sur le pourtour de l'ancien golfe».

Il faut souligner que, pratiquement, tous les documents macropaléontologiques rapportés au genre *Cedrus* se limitent à cet ensemble restreint et ancien, alors que les données polliniques sont beaucoup plus nombreuses.

Ces dernières reposent sur la forte particularité pollinique du genre. Le grain de pollen biaillé des Cèdres se distingue en effet de celui de toutes les autres Pinacées par la conjonction absolument originale de quatre caractères très constants : contour équatorial très «uni» (ballonnets enveloppants par rapport au corps du grain),

crêtes marquées à la marge dorsale des ballonnets et du corps du grain, structure des ballonnets très différente de celle du corps du grain, taille de 70 à 75 μ .

Cependant, à l'image du végétal dans son ensemble, le pollen de chacun des quatre taxons existants se différencie malaisément. D'après les données d'AYTUG (1961), le grain de *C. deodara* se singularise le mieux par un ensemble de quatre caractères : mensurations toutes les plus petites, ballonnets dépassant le moins le corps du grain, grandes mailles des ballonnets les plus profondes par rapport au dépassement des ballonnets, petites mailles des ballonnets relativement peu profondes par rapport aux grandes. Par contre, aucun ensemble net de caractères ne permet d'établir une distinction franche - même sur la base de l'observation d'une centaine de grains - entre les trois espèces du pourtour de la Méditerranée. Tout au plus *Cedrus brevifolia*, avec des dimensions souvent les plus fortes et une faible profondeur maxima des grandes mailles des ballonnets s'individualise-t-il très légèrement. Encore faudrait-il multiplier le nombre des populations naturelles de chacun des taxons pour vraiment affirmer ces différences.

Quo qu'il en soit, du pollen ressemblant à celui des *Cedrus* a été trouvé dans le Jurassique et le Crétacé de l'Oural et d'autres parties de la Russie (FERGUSON, 1967) et au Paléogène en Asie, et même en Amérique où, curieusement, du pollen de *Cedrus* a été signalé dans le Pliocène de l'Orégon (GRAY, 1964). Cependant ces données anciennes, qui suggéreraient une large extension boréale du genre jusqu'au milieu du Tertiaire, avec une persistance tardive sur le continent américain, appellent de nouvelles confirmations : les affinités du matériel le plus ancien ne sont pas univoques et les contaminations par du pollen actuel ne sont pas tout à fait à exclure.

Par contre, une extension ancienne du genre sur le continent européen ne fait guère de doute. Si les sédiments wealdiens du Nord (DELCOURT et SPRUMONT, 1955 et 1957) n'ont livré aucun pollen nommément rapporté au genre *Cedrus*, de nombreux grains lui sont attribués dans le Paléogène en

Europe (FERGUSON, 1967) : à l'Eocène dans les Carpathes centrales, à l'Oligocène depuis la région de Turgai jusqu'aux environs de Cologne en passant par la Roumanie et les Carpathes, au Miocène dans l'Europe centrale, Ukraine, Pologne, Roumanie, Tchécoslovaquie et Serbie.

Au Miocène terminal, les trouvailles de pollen esquiscent une répartition se rapprochant du domaine méditerranéen actuel où se cantonnent aujourd'hui trois des quatre espèces vivantes. Quelques témoignages sont encore extérieurs à ce domaine (Hesse, Tchécoslovaquie, Hongrie, Roumanie, Bosnie, Grèce septentrionale : FERGUSON, 1967, Velay : ABLIN, 1991; Galice : NONN ET MÉDUS, 1963), mais les fréquences polliniques continues les plus substantielles et les variations les plus significatives se situent en Europe du sud-ouest... mais hors de l'aire nord-africaine et proche-orientale actuelle des *Cedrus* qui, malencontreusement, n'a encore livré aucun document paléontologique. Il en résulte que les nombreuses données polliniques d'Espagne, de France et d'Italie enregistrent un épisode de l'histoire des Cèdres qui va du Miocène terminal au Pléistocène moyen sans aucune connection - temporelle ou spatiale - avec les espèces actuelles.

Elles concernent un *Cedrus* dont l'identité précise n'est pas évidente. Dans le Pliocène de la vallée du Rhône (PONS, 1964), il s'agit d'un matériel pollinique homogène qui ressemble surtout à *C. atlantica* mais avec deux traits de *C. libani* et *C. brevifolia* (fort dépassement des ballonnets par rapport au corps du grain, contour équatorial relativement peu allongé). Comme la faible individualité actuelle des trois taxons (QUÉZEL, ce volume) autorise à situer leur différenciation dans un passé récent (le Pléistocène ?) rien n'interdit de voir un représentant de leur souche commune dans le Cèdre néogène européen. Plus vraisemblablement, en datant cette différenciation des débuts du Néogène, il s'agit d'un taxon propre à l'Europe, aujourd'hui éteint et aussi faiblement caractérisé que ses congénères actuels. En l'absence du moindre reste macroscopique, toute hypothèse demeure risquée mais la seconde paraît moins aventureuse

lorsqu'on sait que feuilles et fructifications ont solidement établi des réalités du même ordre pour plusieurs genres d'arbres : *Picea omorikoïdes* Weber, *Fagus pliocenica* Sap. et *Liquidambar europaeum* Al. Br. sont effectivement des espèces endémiques européennes encore vivantes au Néogène et disparues depuis.

Quoi qu'il en soit, l'ensemble des données néogènes et pléistocènes anciens du nord-ouest de la Méditerranée peut se résumer à quatre évidences majeures :

1. Les sites dans lesquels les témoignages de *Cedrus* sont les plus constants sont proches des reliefs et le matériel sporopollinique qu'on y observe traduit nettement un étagement altitudinal de la végétation (SUC, 1989). Cependant, le pollen de *Cedrus*, comme tous les grains biaillés, étant transporté préférentiellement par l'activité fluviale - et donc transféré vers la mer, des dépôts côtiers et marins peuvent aussi en contenir (SUC et DRIVALIARI, 1991).

2. Dans les sites les plus proches des reliefs, les courbes polliniques de Cèdre montrent des variations significatives et cohérentes (LONA, 1950; LONA *et al.*, 1971; LONA et BERTOLDI, 1972; SUC, 1989; COMBOURIEU-NEBOUT, 1993; RAVAZZI, 1993; BERTINI, 1994) : le Cèdre fait alors partie du groupe des végétaux (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Artemisia*, Composées, Graminées) dont les fréquences élevées signalent les épisodes d'abord seulement froids puis froids et secs qui marquent périodiquement le cours des variations cycliques du climat qui ont prévalu à partir de 2,3 millions d'années avant aujourd'hui (SUC et ZAGWIJN, 1983; SUC, 1984).

3. Une analyse pollinique à haute résolution de la partie inférieure de la séquence calabraise «Semaforo», bien datée du Pliocène terminal-Pleistocène inférieur, a montré (COMBOURIEU-NEBOUT, 1993) que chaque cycle Glaciaire-Interglaciaire s'exprimait par la succession répétée de la dominance de quatre assemblages polliniques correspondant respectivement à une végétation ouverte riche en *Artemisia*, une forêt décidue riche en chênes, une forêt humide subtropicale, une forêt de conifères d'altitude et que, durant la phase à conifères, le maximum de Cèdre se

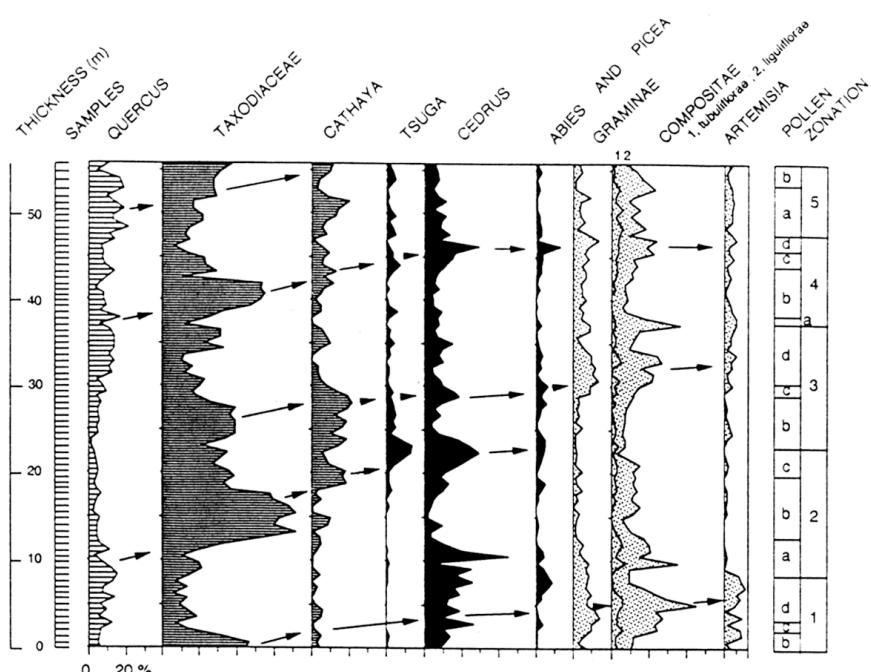


Fig. 1a : Remplacements cycliques de la végétation dans la séquence Pliocène de Semaforo. Les zones polliniques (a, b, c, et d) correspondant aux différentes phases de chaque cycle sont indiquées à droite. les successions de taxons au cours de chacun des cycles (numérotés de 1 à 5) et représentées par des flèches impliquent une évolution dissociée des paramètres climatiques : hausse de la température avant humidité (pics de Quercus suivis de ceux des Taxodiaceae et de Cathaya) et baisse de la température avant humidité (pics d'arbres de haute altitude, Tsuga, Cedrus, Abies et Picea, suivis de ceux d'éléments herbacés et steppiques). Les pourcentages sont basés sur une somme de grains de pollen excluant Pinus. (Extrait de Combourieu-Nebout, Quaternary Research, 1993, 40, p. 233).

situait entre le maximum de *Tsuga* et celui d'*Abies* (Cf. Fig. 1).

Ce résultat souligne, à condition d'admettre que la chute des températures devançait celle des précipitations, comme c'est bien le cas dans le cours des cycles récents (GUIOT *et al.*, 1989), une assez bonne conformité de l'écologie du Cèdre européen néogène avec celle des *Cedrus atlantica* et *C. libani* qui se localisent en bioclimat humide dans ses variantes froides, surtout très froides et même extrêmement froides (QUÉZEL, ce volume). Cependant, compte tenu de la latitude du site (39°) et de l'altitude modeste des plus hauts reliefs d'où provient le pollen des conifères montagnards (Le Mont Sila n'atteint alors que 1500 m), rien n'interdit aussi d'évoquer pour ce Cèdre une préférence pour un bioclimat moins froid et moins humide, comme c'est aujourd'hui le cas pour *C. brevifolia*.

4. La disparition du Cèdre néogène européen est encore difficile à situer. Les données du bassin de Mercure, en région lucano-calabraise (LONA et RICCIARDI, 1961) - qui demanderaient à être actualisées - montrent son absence dans la partie «médiane» du Pléistocène, caractérisée par la disparition d'un premier contingent d'arbres aujourd'hui exotiques (*Tsuga*, *Pinus t. haploxyylon*, *Carya*), alors que *Zelkova* subsiste encore avec de forts pourcentages. Mais les données disponibles ne permettent guère de préciser ni le moment de ces premières disparitions pléistocènes qui ne remontent certainement pas à moins de quelques 5 à 700 000 ans ni la nature du ou des facteur(s) climatique(s) responsable(s) de la disparition du Cèdre néogène européen.

Les données se rapportant directement aux espèces actuelles se répartissent en trois domaines.

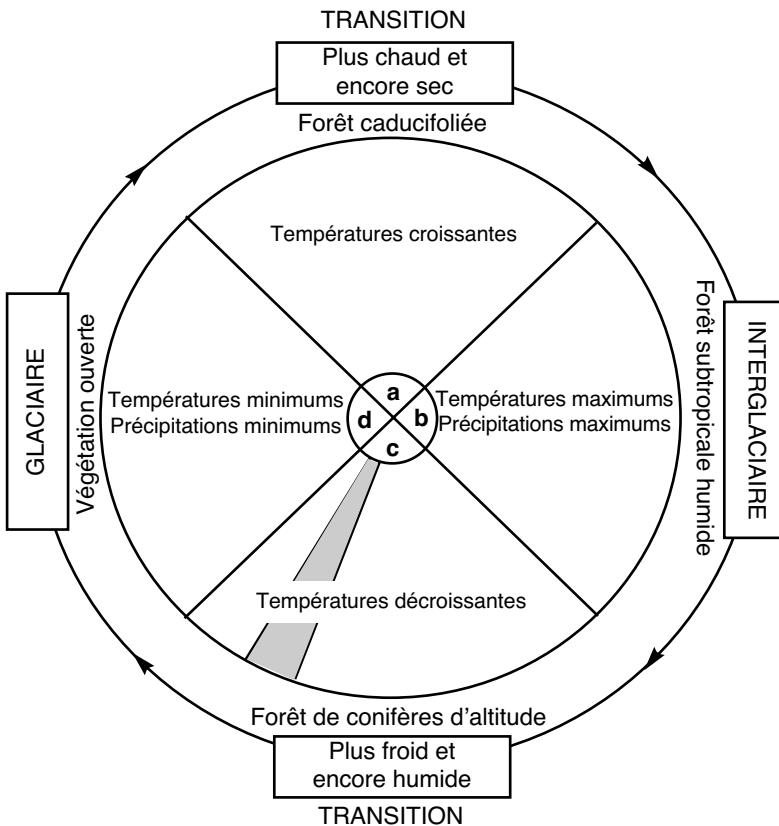


Fig. 1 b : Représentation schématique d'un cycle Glaciaire - Interglaciaire d'après l'enregistrement pollinique de Semafora. Les formations végétales et leurs sous-zones polliniques correspondantes (Fig. 1 a) sont indiquées au centre de la figure. Le secteur grisé correspond à la phase la plus favorable à *Cedrus*. (Inspiré de N. Cambourieu-Nebout, 1993)

Quelques grains de pollen signalés dans la vallée de l'Indus, au Cachemire, du Pliocène terminal et d'un ancien Interglaciaire (PURI, 1957 ; WISHNUMITRE *et al.*, 1963), ne constituent que l'enregistrement de l'ancienneté du *C. deodara* dans son aire.

Dans le domaine de *C. libani*, les grains de pollen les plus anciens sont connus du lac de Ghab (NIKLEWSKI et VAN ZEIST, 1970), dans le nord-ouest de la Syrie. Ils donnent une courbe continue avec des fréquences atteignant 15% dans un épisode du dernier Glaciaire qui se situe autour de 45 650 B.P¹. Cet épisode, dont l'équivalent est d'ailleurs bien enregistré dans les sites proches du littoral : Tenaghi Philippon (WIJMSTRA, 1969) et Xinias

(BOTTEMA, 1979), correspond à un climat relativement clément, comme en témoignent aussi des fréquences soutenues de *Juniperus*, *Quercus* type *calliprinos* et *Carpinus orientalis-ostrya* et un taux de pollen arboréen voisin de 60%. Le diagramme de Ghab montre la perennité ultérieure du Cèdre qui connaît une brève période faste au Tardiglaciaire (entre 13 000 et 10 000 B.P.) après deux périodes très difficiles (l'une immédiatement avant le Tardiglaciaire et l'autre vers 20 000 B.P. si l'on en juge en admettant une vitesse de sédimentation constante entre les niveaux ayant fait l'objet de datages ¹⁴C). Au Postglaciaire, les fréquences enregistrées sont régulièrement faibles jusqu'à ce que le Cèdre disparaît dans les spectres superficiels, marqués par un très faible pourcentage de pollen d'arbre, conséquence vraisemblable de l'action humaine qui prévaut depuis trois millénaires au moins au Proche- Orient.

Une série de 25 sites turcs (BOTTEMA, 1986) concernant les 25 derniers millénaires apporte une documentation complémentaire. Elle montre que de vastes forêts de Cèdre se sont développées dans le sud-ouest de la Turquie - où l'essence avait dominé les Pins pendant le Tardiglaciaire - au début de l'Holocène. Durant cette période, de faibles fréquences de pollen de Cèdre s'observent bien au delà de cette partie du pays dans la plupart des sites, mais elles correspondent le plus vraisemblablement à un transport à longue distance : rien ne prouve une extension holocène du Cèdre nettement au-delà de son aire actuelle et le problème demeure, dans le nord de la Turquie, de la nature des populations aujourd'hui isolées de la région de Ladik : résidus d'anciens postes avancés ou plantations par l'homme ?

La documentation historique concernant *Cedrus atlantica* n'est guère plus riche. Les premiers éléments en sont originaires de Kroumirie (BEN TIBA et REILLE, 1982). Dans une région actuellement dépourvue de Cèdres, à quelque 350 km à l'est et au nord-est des peuplements les plus proches, le pollen de Cèdre est presque toujours présent au cours d'une période centrée sur 33 700 ans B.P., et par trois fois il forme une courbe continue attestant de l'existence d'un peuplement local de l'arbre. De fortes fréquences continues de *Quercus canariensis* indiquent pour cet épisode un climat frais et humide.

Toutes les autres données se rapportant au passé antérieur au Postglaciaire sont périphériques au Maghreb, donc indirectes et d'interprétation délicate.

Les sédiments du site européen le plus proche, Padul, dans le voisinage de Grenade (PONS & REILLE, 1988), n'enregistrent qu'un écho aléatoire, résultat d'un transport lointain, puisque le pollen de Cèdre y est erratiquement présent de la même façon, quelle que soit la situation climatique, depuis le Préglaciaire jusqu'au dernier Pléniglaciaire. Cependant, le pollen de Cèdre est significativement plus rare durant le dernier Pléniglaciaire et, au contraire, légèrement mieux représenté au cours des deux épisodes frais mais relativement secs du Dryas ancien et du Dryas récent qui encadrent la phase d'amélioration climatique du Tardiglaciaire.

1 Before Present (avant le présent, en années radiocarbone).

D'autres indications découlent de l'analyse pollinique de deux séquences de sédiments marins provenant d'une centaine de kilomètres au large du littoral atlantique marocain (HOOGHIEMSTRA *et al.*, 1992). A la latitude d'Ouezzane, dans une séquence (comprise entre 121 700 et 6000 B.P.) couvrant le dernier cycle climatique, les fréquences, et surtout les flux polliniques de *Cedrus* sont plus soutenus entre 50 et 30 000 B.P., autour de 23 300 B.P. et entre 14 500 et 12 000 B.P. (le Tardiglaciaire). A la latitude d'Agadir, une séquence (comprise entre 142 000 et 12 100 B.P.) remontant légèrement dans l'avant-dernier cycle climatique révèle principalement une absence de pollen de Cèdre durant le dernier Interglaciaire (entre 128 500 et 105 500 B.P.) et un apport un peu renforcé entre 42 500 et environ 20 000 B.P.

Enfin, il n'est guère possible de tirer enseignement de quelques grains de pollen erratiques dans le golfe de Gabès depuis le Pléniglaciaire jusqu'à dans une phase avancée de l'Holocène (BRUN, 1992).

Les données continentales en provenance directe du Maghreb concernent seulement les dix-huit derniers millénaires (REILLE, 1976 et 1977 ; BERNARD et REILLE, 1987 ; LAMB *et al.*, 1984 et 1991 ; BALLOUCHE et DAMBLON, 1988 ; SALAMANI, 1991 et 1993 ; THINON, 1992).

Presque toutes s'appliquent à des altitudes moyennes (1200 m) et concourent au schéma historique suivant, cohérent et compatible avec les données indirectes précédemment exposées.

Le Cèdre, très rare durant le dernier Pléniglaciaire - qui a dû le confiner à de précaires refuges dont la localisation demeure difficile à cerner - a connu une première période favorable au Tardiglaciaire, avec une éclipse durant la phase médiane de cette période (phase dont les températures élevées ont vraisemblablement généré une sécheresse dommageable à l'essence). Cette période faste s'est prolongée sur les débuts du Postglaciaire avec des populations plus fournies et une extension plus large que celles d'aujourd'hui. Elle rend compte de la présence de grains de pollen de *Cedrus* dans de nombreux spectres du Tardiglaciaire et du début du Postglaciaire en Corse et dans les

Alpes du Sud (BEAULIEU & REILLE, 1973). Deux coups d'arrêt climatiques, vers 9650 et vers 8000 B.P., l'ont ramené à des populations et une extension proches des actuelles. Celles-ci sont nettement esquissées vers 5000 B.P. par une évolution dont les raisons climatiques et/ou anthropiques sont difficiles à débrouiller. Depuis, populations et extension actuelles se sont établies essentiellement sous l'impact humain et selon plusieurs cheminement régionaux.

Un diagramme pollinique de plus haute altitude (1625 m), provenant du Moyen Atlas marocain (Tigalmamine : LAMB *et al.*, 1989 et 1991) fournit un tout autre scénario historique :

- absence de Cèdre depuis 18 000 B.P. (début de la sédimentation) jusqu'à 5000 B.P. ;

- croissance rapide des taux de Cèdre autour de 4000 B.P., soit 3000 ans après le premier développement postglaciaire des chênes à feuillage caduc (alors qu'à moyenne altitude le Cèdre précède le chêne) ;

- à partir de 4000 B.P., courbe pollinique de Cèdre attestant d'un substantiel et permanent peuplement régional non entamé par l'impact humain ;

- de plus *Cedrus* semble s'être régénéré plus librement ces 450 dernières années. («*Cedrus appears to have regenerated more freely within the last 450 years*») (LAMB *et al.*, 1991, p. 531).

L'altitude (qui se reflète par des taux élevés d'*Artemisia* durant le Tardiglaciaire et jusque vers 8500 B.P., inconnus à moyenne altitude), la surreprésentation pollinique du Cèdre en milieu d'altitude surpâturé où il demeure souvent le seul ligneux, enfin l'existence de lacunes et de remaniements dans la séquence sédimentaire (EL HAMOUTI *et al.*, 1991) semblent pouvoir rendre compte des particularités de cet enregistrement dont toutes ne sont pas confirmées dans un site voisin (N'Hacha : LAMB *et al.*, 1991). Cependant, en l'état des données il représente une alternative irréductible au schéma général.

Au total, l'histoire connue de *Cedrus atlantica* se résume à quelques points majeurs :

- éclipse vraisemblable durant le dernier Interglaciaire (125-110 000 ans B.P.) ;

- développement durant deux épi-

sodes climatiquement mal tranchés (relativement frais et humides du dernier glaciaire (entre environ 50 et 30 000 B.P. environ ; autour de 23 000 B.P.),

- crise majeure durant le dernier Pléniglaciaire (entre 23 000 et 15 000 B.P.),

- développement au Tardiglaciaire (sauf pendant l'optimum chaud de cet épisode) qui se prolonge au début du Postglaciaire avec réduction à la situation actuelle en trois paliers (vers 9500 B.P., 8000 B.P. et 5000 B.P.), puis ajustements anthropiques.

L'ensemble des données paléobotaniques concernant les Cèdres comporte donc quatre volets :

1. Au Crétacé inférieur (120 millions d'années), des taxons rapportés au genre mais ne correspondant à aucun de ses membres vivants se localisent en Europe sur des reliefs prononcés mais se manifestent peut-être aussi en Asie et en Amérique.

2. Au Tertiaire ancien (entre 65 et 25 millions d'années), le matériel pollinique témoigne d'une répartition de représentants du genre dans une large bande latitudinale allant du Rhin au Turgaï.

3. Du Miocène terminal au Pleistocène moyen (entre 25 et 1 million d'années), un Cèdre européen - souche immédiate ou très proche parent des espèces actuelles - connaît une histoire qui atteste d'une écologie qui recouvre celle des trois espèces péri-méditerranéennes.

4. Au cours du dernier cycle climatique (les 120 derniers millénaires), les variations de *C. libani* et *C. atlantica*, en bonne harmonie avec leur écologie présente, révèlent (développement au cours du Glaciaire moyen, rétraction anthropogénique) un plus large potentiel que ne l'indiquent leur extension et leur place actuelle dans la végétation.

En conclusion, les données paléobotaniques prouvent l'ancienneté du genre *Cedrus* qui a fait preuve au cours des temps d'une adaptabilité et d'une diversité reflétant un dynamisme partiellement occulté aujourd'hui : le sylviculteur doit prendre en compte cette donnée paléobotanique pour tirer le meilleur parti possible des cèdres.

A.P.

REFERENCES

- ABLIN D., 1991. Analyse pollinique de dépôts lacustres de Ceyssac, Plio-Pleistocene du Velay (Massif Central, France). Cahiers de Micropaléontologie, N.S., 6, 1, 21-38.
- ALVIN K., 1953. Three abietaceous cones from the Wealden of Belgium. Mém. Mus. r. Sc. nat. Belgique, mém. 125, 42 p., 9 pl.
- AYTUG B., 1961. Etude des pollens du genre cèdre (*Cedrus* Link.). Pollen et Spores, 3, 1, 47-54.
- BALLOUCHE A., DAMBLON F., 1988. Nouvelles données palynologiques sur la végétation holocène du Maroc. Inst. fr. Pondichéry, trav. sect. sci. tech., 25, 83-90.
- BEAULIEU J.L. de, REILLE M., 1973. L'interprétation des spectres polliniques de périodes froides : à propos du Cèdre au Quaternaire en Europe. IX^e Congrès INQUA, Christchurch, 198-199.
- BEN TIBA B., REILLE M., 1982. Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats. Ecologia Mediterranea, 8, 4, 75-86.
- BERNARD J., REILLE M., 1987. Nouvelles analyses polliniques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. Pollen et Spores, 29, 2-3, 225-240.
- BERTINI A., 1984. Messinian-Zanclean vegetation and climate in north-central Italy. Historical Biology. In press.
- BERRY E.W., 1911. The lower Cretaceous deposits of Maryland. Maryland Geol. Survey, 89-172 et 214-508.
- BOTTEMA S., 1979. Pollenanalytical investigations in Thessaly (Greece). Paleohistoria, 21, 19-40.
- BOTTEMA S.; 1986. Late-Quaternary and modern distribution of forest and some tree taxa in Turkey. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 89E, 103-111.
- BRUN A., 1992. Pollens dans les séries marines du golfe de Gabès et du plateau des Kerkennah (Tunisie) : signaux climatiques et anthropiques. Quaternaire, 3, 1, 31-34.
- COMBOURIEU-NEBOUT N., 1993. Vegetation response to Upper Pliocene Glacial-Interglacial cyclicity in the Central Mediterranean: Quaternary Research, 40, 228-236.
- CARPENTIER A., 1927. La flore wealdienne de Feron-Glagon (Nord). Mém. Soc. Géol. Nord, 10, 1, 151 p., 25 pl.
- DELCOURT A., SPRUMONT G., 1955. Les spores et grains de pollen du Hainault. Mém. Soc. belg. Geol. (N.S.), 5, 74 p.
- DELCOURT A., SPRUMONT G., 1957. Quelques microfossiles du Wealdien de Feron-Glagon. Bull. Soc. belge Geol., 66, 1, 57-67.
- DEPAPE G., 1963. Les flores infracrétacées de la France et des pays voisins. Colloque Intern. «Crétacé inférieur», BRGM édit. Orléans, p. 349-371.
- EL HAMOUTI N., LAMB M., FONTES J.Ch., GASSE F., 1991. Changements hydroclimatiques abrupts dans le Moyen Atlas marocain depuis le dernier maximum glaciaire. C.R. Ac. Sci. Paris, 313, sér. II, 259-265.
- EMBERGER L., 1968. Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Masson et Cie, Paris, 758 p.
- FERGUSON D.K., 1967. On the phytogeography of coniferales in the European Cenozoic. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 3, 73-110.
- FLICHE P., 1892. Flore fossile de l'Argonne (Albien Cénomanien). C.R. Acad. Sc., 114, 1084-86.
- FLICHE P., 1896. Flore fossile de l'Argonne (Albien Cénomanien). Bull. Soc. Sc. Nancy, 2e série, 14, XXX, 114-306, 17 pl.
- FLICHE P., 1899. Contribution à la flore fossile de la Haute-Marne (infracrétaçé), environs de Wassy et de Saint-Didier. Bull. Soc. Sc. Nancy (1900), 23 p., 3 pl.
- GRAY J., 1964. Northwest-American Tertiary palynology : the emerging picture. Ancient Pacific Floras (L.M. Cranwell edit.); Univ. Hawai Press, Honolulu, p. 21-30.
- GUIOT J., PONS A., BEAULIEU J.L. de, REILLE M., 1989. A 140,000-year continental climate reconstruction from two European pollen records. Nature, 338, 6213, 309-313.
- HOOGHIEMSTRA H., SALLING H., AGWU O.C., DUPONT L., 1992. Vegetational and climate changes at the northern fringe of the Sahara 250,000-5000 years B.P.: evidence from marine pollen records located between Portugal and Canary islands. Rev. Palaeobot. Palynol., 74, 1-53.
- LAMB H.F., EICHER U., SWITSUR V.R., 1989. A, 18,000-year record of vegetation, lake-level and climatic change from Tigalmamine, Middle Atlas, Morocco. Journ. Biogeogr., 16, 65-74.
- LAMB H.F., DAMBLON F., MAXTED R.W., 1991. Human impact on the vegetation of the Middle Atlas, Morocco, during the last 5000 years. Journ. Biogeogr., 18, 519-532.
- LONA F., 1950. Contributi alla storia della vegetazione e del clima nella val Padana. Analisa pollinica del giacimento villafranchio di Leffe (Bergamo). Atti della Soc. Sc. Naturali, Milano, LXXXIX, 123-178.
- LONA F., RICCIARDI E., 1961. Reperti pallinologici nei depositi pleistocenici del bocino lacustre del Mercure (Italia meridionale, Regione Lucana-Calabria). Pollen et Spores, III, 1, 85-92.
- LONA F., BERTOLDI R., RICCIARDI E., 1971. Synchronization of outstanding stages of Italian Upper Pliocene and Lower Plesitocene sequences, especially by means of palynological researches. Ve Congrès du Néogène méditerranéen. Lyon 1971, Pavia; 9 p.
- LONA F., BERTOLDI R., 1972. La storia del Plio-pleistocene italiano in alcune sequenze vegetazionali lacustri et marine. Atti Acad. Sc. dei Lincei, Roma, VIII, 11, 1, 45 p., 13 pl.
- NISKLEWSKI J., VAN ZEIST W., 1970. A late-Quaternary pollen diagram from northwestern Syria. Acta Bot. Neerl., 19, 5, 737-754.
- NONN H., MEDUS J., 1963. Primeros resultados geomorfologicos y palinológicos referentes a la cuenca de Puentes Garcia Rodriguez (Galicia). Nostas comun. Inst. Geol., 71, 87-94
- PONS A., 1965. Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocènes de la région rhodanienne. Ann. Sc. Nat. Bot., ser.12, 5 (3), 499-722.
- PONS A., REILLE M., 1988. The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain) : a new study. Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol., 66, 243-263.
- REILLE M., 1976. Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains : premiers résultats. Ecologia Mediterranea, 2, 153-170.
- REILLE M., 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). Suppl. Bull. Ass. Fr. Et. Quaternaire, 50, 53-76.
- PURI G.S., 1957. Preliminary observations on the phytogeographical changes in the Kashmir Valley during the Pleistocene. Paleobotanist, 6, 1, 16-18.
- RAVAZZI C., 1993. Répartition cyclique de la succession de la végétation aux marges méridionales des Alpes au Pléistocene inférieur. Association des Palynologues de Langue Française. Colloque de Besançon, 20-24 IX.93. Programme et résumés, p. 52.
- SALAMANI M., 1991. Premières données palynologiques sur l'histoire holocène du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie) Algérie. Ecologia Mediterranea, 17, 145-159.

- SALAMANI M., 1993. Premières données paléophytogéographiques du Cèdre de l'atlas (*Cedrus atlantica*) dans la région de Grande Kabylie (NE Algérie). *Palynosciences*, 2, 147-156.
- SAPORTA G. de, 1877. Notice sur les végétaux fossiles de la craie inférieure des environs du Maine. *Mém. Soc. Géol. Normandie. C.R. Exposition 1877*, 22 p., 4 pl.
- SUC J.P., 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and cli-
- mate in Europe. *Nature*, 307, 5950, 429-432.
- SUC J.P., 1989. Distribution latitudinale et étagement des associations végétales du Cénozoïque supérieur dans l'aire ouest-méditerranéenne. *Bull. Soc. Géol. France*, 8, V (3), 541-550.
- SUC J.P., DRIVALIARI A., 1991. Transport of bisaccate coniferous fossil pollen grains to coastal sediments : an example from the earliest Pleistocene Orb rio (Languedoc, southern France).
- Rev. Palaeobot. Palynol., 70, 247-253.
- THINON M., 1992. L'analyse pédothracologique. Aspects méthodologiques et applications. Thèse Université Aix-Marseille III, 297 p.
- VISHNU MITRE, SING G., SAKARRO K.M.S., 1963. Pollen-analytical investigations of the Lower Karevras. *Paleobotanist*, 11, 1-2, 92-95.

Résumé

De lointains ancêtres, un peu incertains, des Cèdres, se manifestent, en Europe principalement, à partir du Crétacé inférieur (120 millions d'années). Entre 60 et 20 millions d'années (Tertiaire ancien) des représentants du genre existent du Rhin au Turgai. Entre 25 millions et 1 million d'années, voire 700 et même 500 000 ans, (Néogène et Pléistocène ancien) un Cèdre européen, souche immédiate ou très proche des espèces actuelles, correspond déjà à l'écologie d'ensemble de ces dernières. Au cours du dernier cycle climatique (les 120 derniers millénaires) *Cedrus libani* et *C. atlantica* révèlent, par leur développement au cours du Glaciaire moyen, un large potentiel finalement oblitéré par l'action humaine, laquelle interdit aujourd'hui la pleine expression du dynamisme du genre.

Summary

The history of the genus *Cedrus*, based on the available paleobotanical evidence

The distant ancestors of today's cedars, while somewhat uncertain, appeared in the lower Cretaceous (120 million years ago), mainly in Europe. Between 60 and 20 million years ago (upper Tertiary), representatives of the genus grew from the Rhine to the Turgai. Between 25 million and 1 million years, or perhaps 700 or even 500 000 years ago (Neocene and upper Pleistocene), a European Cedar, direct antecedent or very close relative of today's species, already shared the overall ecological requirements of today's trees. Throughout the latest climatic cycle (last 120 millennia), *Cedrus libani* and *C. atlantica* showed by their development during the intermediate ice age, a considerable potential but this has since been thwarted by human activity which has prevented the genus from achieving its full dynamic growth.

Riassunto

Avi remoti, un poco incerti, dei cedri, si manifestano, in Europa principalmente, cominciando dal cretaceo inferiore (120 milioni di anni). Tra 60 e 20 milioni di anni (terziario antico) rappresentanti del genere esistono dal Reno al Turgai. Tra 25 milioni e 1 milione di anni, perfino 700 e anche 500 000 anni (neogene e pleistocene antico), un cedro europeo, stirpe diretta o vicinissima delle specie attuali, corrisponde già a l'ecologia d'insieme di queste ultime specie. Durante l'ultimo ciclo climatico (i 120 ultimi millenni) *Cedrus libani* e *C. atlantica* rivelano, dal loro sviluppo durante il glaciale medio, un largo potenziale finalmente cancellato dall'azione umana, la quale proibisce oggi l'intera espressione del dinamismo del genere.