

THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de Recherche : GEOPAC

Structure de Recherche : Laboratoire de Géophysique et Risques Naturels

Discipline : Géosciences et Changements Climatiques

Spécialité : Géosciences, Paléo-environnements et Paléoclimats

Présentée et soutenue le : **15/12/2023** par :

Yassine EL HASNAOUI

**RECONSTITUTION DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET
ENVIRONNEMENTAUX AU MAROC DURANT LES DEUX DERNIERS
MILLENAIRES A PARTIR DES SEQUENCES FOSSILES DANS LE LAC
DE TAMEDA (MAROC)**

JURY

<i>Mohammed FEKHAOUI</i>	<i>PES, Institut Scientifique, Université Mohammed V - Rabat</i>	<i>Président</i>
<i>Oumnia HIMMI</i>	<i>PES, Institut Scientifique, Université Mohammed V - Rabat</i>	<i>Rapporteur/Examineur</i>
<i>Larbi BOUDAD</i>	<i>PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V - Rabat</i>	<i>Rapporteur/Examineur</i>
<i>Ali RHOJJATI</i>	<i>PES, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cadi Ayyad - Marrakech</i>	<i>Rapporteur/Examineur</i>
<i>Adam ALI</i>	<i>PES, Institut des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier - France</i>	<i>Examineur</i>
<i>Rachid CHEDDADI</i>	<i>PES, Institut des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier - France</i>	<i>Co-directeur de Thèse</i>
<i>Nadia MHAMMDI</i>	<i>PES, Institut Scientifique, Université Mohammed V - Rabat</i>	<i>Directeur de Thèse</i>

Année Universitaire : 2022/2023

Dédicace

Je dédie ce travail :

A mon cher père

A ma chère mère

Qui n'ont jamais cessé, de formuler des prières à mon égard, de me soutenir et de m'épauler pour que je puisse atteindre mes objectifs, Qu'ils trouvent ici le témoignage de ma profonde reconnaissance.

A ma petite famille

Pour leur présence, leur soutien moral et leurs conseils précieux tout au long de mes études, je vous aime !

A mes frères

Ils m'ont chaleureusement supporté et encouragé tout au long de mon parcours.

A mon grand-père et ma grand-mère Allah irahmhoum

A toute ma famille et ma belle-famille

A Ceux qui ont partagé avec moi tous les moments d'émotion lors de la réalisation de ce travail. Ils m'ont chaleureusement supporté et encouragé tout au long de mon parcours.

A mes chers parents

A ma famille

Jui

REMERCIEMENTS

Qui pourrait le croire ! Enfin c'est fini. Un long voyage avec plusieurs arrêts pour mettre en ordre les idées et faire sortir le bon fruit au bon moment. En effet, ce travail de thèse a été réalisé au sein du laboratoire de Géophysique et Risques Naturels de l'Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat, sous l'encadrement du Professeure **Nadia MHAMMDI** et le co-encadrement du Professeur **Rachid CHEDDADI**.

Pour cela, je tiens à remercier en premier lieu, ma Directrice de thèse le **Pr. Nadia MHAMMDI** ; Professeur de l'enseignement supérieur, et cheffe de département du physique du globe et Directeur du laboratoire de Géophysique et Risques Naturels à l'Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat, pour la confiance qu'elle m'a accordée en acceptant de m'encadrer et pour l'inspiration, l'aide et le temps qu'elle a bien voulu me consacrer tout au long de ce travail de thèse. Je la remercie de m'avoir toujours impliquée dans toutes les activités du laboratoire et de m'avoir fait bénéficiée de plusieurs projets comme Vulpes, Cbdamm, et Scolamar. Elle était toujours là à encourager mes initiatives, en m'autorisant une grande liberté d'actions et en me dotant de compétences multidisciplinaires en géosciences. Enfin, j'ai été extrêmement sensible à ses qualités humaines d'écoute et de compréhension. Sa gentillesse, son sens de l'humour et son esprit d'équipe. J'ai eu beaucoup de chances de l'avoir comme Directeur de thèse.

Bien entendu, je n'aurais également pas pu réaliser cette thèse sans mon Co-directeur et co-encadrant, le Professeur **Rachid CHEDDADI**, directeur de recherche à l'Institut des Sciences de l'Evolution de l'Université de Montpellier qui m'a toujours épaulé, conseillé, encouragé pour soutenir mon dossier au lancement, et aussi pour m'avoir encadré tout au long de ces années. Mes vifs remerciements lui sont adressés pour avoir accepté de codiriger ce travail, de m'accueillir dans son unité de recherche à l'Université de Montpellier, d'avoir permis le financement des missions de terrain au Maroc, les analyses de laboratoire et faciliter la mobilité entre le Maroc et la France. Je souhaite également le remercier chaleureusement pour sa disponibilité, son optimisme et son enthousiasme. Avec lui j'ai pu bénéficier d'un encadrement efficace, sérieux et humain, auquel je dois une bonne partie de ma progression, l'aboutissement de cette thèse et l'envie de poursuivre l'aventure.

Mes remerciements les plus sincères vont aussi vers les membres du jury, qui m'ont fait l'honneur de bien vouloir étudier avec attention mon travail et d'avoir accepté de participer à mon jury de soutenance.

Au **Pr. Mohammed EL FAKHAOUI** ; Professeur de l'enseignement supérieur au laboratoire de Géo-biodiversité et Ex-Directeur de l'Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat et Président du jury de thèse, pour sa disponibilité ainsi que ses remarques et conseils bien avisés.

Au **Pr. Oumnia HIMMI** ; Professeur de l'enseignement supérieur l'Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat, qui a accepté d'être un rapporteur de cette thèse et dont les remarques et commentaires m'ont permis de corriger certaines erreurs et d'améliorer la compréhension de ce mémoire.

Au **Pr. Larbi BOUDAD** ; Professeur de l'enseignement supérieur et chef du département des Sciences de la Terre de la Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat, pour sa participation à mon jury de thèse en qualité de rapporteur de mon travail, pour le temps consacré à la lecture de cette thèse et pour les suggestions et les remarques judicieuses qu'il m'a indiquées.

Au **Pr. Ali RHOUJJATI** ; Professeur de l'enseignement supérieur à la Faculté des Sciences et Techniques, Université Cadi Ayyad de Marrakech, pour sa participation à mon jury de thèse en qualité de rapporteur de mon travail.

Mes remerciements vont tout particulièrement au **Pr. Adam ALI** de l'Institut des Sciences de l'Evolution de l'Université de Montpellier pour l'intérêt qu'il montre pour ce travail en acceptant de l'examiner et siéger à mon jury, qu'il trouve ici ma profonde reconnaissance.

J'exprime ma gratitude envers le **Pr. Laurent DEZILEAU** ; actuellement Professeur à l'Université de Caen, pour avoir accepté de m'accueillir dans son laboratoire de Géosciences à l'Université de Montpellier, pour le temps consacré et les conseils avisés lors de la formation au laboratoire.

J'exprime ma gratitude envers le **Pr. Alain HAMBUKERS** ; actuellement Professeur à Faculté des Sciences de l'Université de Liège, pour son aide, pour le temps consacré et les conseils avisés lors des missions de terrains dans le Rif et le Moyen Atlas.

RÉSUMÉ

Le sujet de ma thèse traite de la localisation des microrefuges en zone montagneuses et de leur pertinence dans la protection des écosystèmes fragiles au Maroc et des espèces qui seraient potentiellement menacées par les changements climatiques en cours et futurs. La zone d'étude choisie est le NE du Moyen Atlas. Cette zone a été choisie pour la faible présence humaine ce qui rend cet impact extrêmement faible (aucune habitation ni culture) à cause de l'escarpement du terrain, pour ses écosystèmes bien préservés et pour son histoire géologique intéressante. Dans cette zone d'étude, nous avons exploré la guelta de Tameda située à plus de 1400m d'altitude, dont les montagnes environnantes sont considérées comme une zone refuge potentielle future pour des espèces forestières menacées par le changement climatique. Nous y avons prélevé un sondage pour reconstituer les changements environnementaux qui l'ont affectée durant les deux derniers millénaires en relation avec le climat local. Les analyses pollinique, sédimentologique, géochimique et minéralogique montrent, dans un contexte bien daté, que le site a connu une alternance de périodes plus et moins arides ou humides qu'aujourd'hui. Cependant, la guelta Tameda semble être moins affectée par l'augmentation de l'aridité observée depuis plusieurs siècles en Méditerranée et plus particulièrement au NW de l'Afrique, ce qui pourrait confirmer son microclimat décalé par rapport au climat régional et donc son rôle potentiel de microrefuge pour les espèces forestières menacées telles que le cèdre de l'Atlas au Maroc.

Mots-clefs : géochimie, éléments traces, climat passé, Quaternaire récent, Maroc

ABSTRACT

The subject of my thesis treat the location of microrefuges in mountainous areas and their relevance in the protection of fragile ecosystems in Morocco and species that would be potentially threatened by ongoing and future climate change. The study area chosen is the NE of the Middle Atlas. This area was chosen for the low human presence which makes this impact extremely low (no habitation or culture) because of the steep terrain, its well preserved ecosystems and its interesting geological history. In this study area we explored guelta Tameda located with an altitude of more than 1400 m, whose surrounding mountains are considered a potential future microrefuge area for forest species threatened by climate change. We collected a borehole at Tameda to reconstruct local environmental and hydrological changes over the past two millennia in relation to local climate. Sedimentological, geochemical, mineralogical and pollen analyses show in a well-dated context, that the site had alternating periods of more and less moisture than today. However, the study area seems to be less affected by the increase in aridity observed in recent centuries in the Mediterranean region and especially in Northwest Africa, which could confirm its microclimate offset from the regional climate and thus its potential role as a microrefuge for endangered forest species such as the Atlas cedar in Morocco.

Keywords: geochemistry, trace elements, past climate, late Quaternary, Morocco

LISTE DE FIGURES

Figure 1 : Fonctionnement du système lacustre et liens avec les paramètres climatiques et les flux en entrée et sortie (inspirée de Garcin et Casanova, 2013)	10
Figure 2 : Localisation de la zone d'étude et du carottage prélevé (TAM01) dans la guelta de Tameda délimité à l'aide d'un modèle numérique de terrain.	13
Figure 3 : Vue panoramique de la zone d'étude montrant la morphologie et la situation de la guelta Tameda et les cédres de l'Atlas sur ses versants.	14
Figure 4 : Coupe géologique simplifiée NW-SE de la région d'étude (modifiée d'après Sabaoui, 1998).....	15
Figure 5 : Carte géologique simplifiée du moyen atlas oriental (inspirée de Robillard, 1978).	16
Figure 6 : Coupe transversale de l'oued Ighrane à l'amont et à l'aval de la guelta de Tameda montrant la lithologie et la nature des colluvions déposées au niveau de la guelta de Tameda, ainsi que le substratum rocheux affleurent au niveau du bassin versant de la guelta (inspirée de El Fella, 1994)	17
Figure 7 : Carte de répartition des précipitations annuelles du bassin versant de Melloulou pendant la période de 1963-1997 (modifiée d'après Obda, 2009)	19
Figure 8 : Vue panoramique du Parc National de Tazekka montrant la richesse du parc en écosystèmes forestiers.....	21
Figure 9 : Photos montrant la diversité forestière du Parc National de Tazekka qui abrite de vastes étendues de forêts de cédres, de chênes verts, de chênes-zène, chenes kermès, et de chênes-lièges (AMEPN, 2020).	22
Figure 10 : Emplacement et appareillage de carottage utilisé pour la séquence de TAM01. A : site de carottage au niveau de la guelta Tameda (33°48'51"N, 4°5'1"W, 1470m snm). B : carottier russe de 50 cm de longueur et 8 cm de section. C : section de 50 cm de la carotte TAM01 montrant les sédiments argileux de la guelta avec des niveaux noirâtres ligneuses.	27
Figure 11 : Schéma des approches méthodologiques adoptées dans l'étude dans le but de reconstruire le paléoclimat et le paléo-environnement de Tameda à travers la caractérisation	

de la séquence sédimentaire TAM01 par la granulométrie laser, XRF, XRD et l'analyse des pollens. La chronologie a été faite par Les mesures du ¹⁴ C.....	28
Figure 12 : Granulomètre Beckman Coulter LS 130 à diffraction laser du laboratoire des Géosciences de l'Université de Montpellier, utilisé pour analyser les particules sédimentaires dans la gamme allant jusqu'à 2000 µm. Les classes granulométriques utilisées sont : Argile < 2 µm Limons fins 2 µm à 20 µm, Limons grossiers 20 µm à 50 µm, Sables fins 50 µm à 200 µm, Sables grossiers 200 µm à 2 000 µm.	29
Figure 13 : Diffractomètre XRD-6100 Shimadzu de la Faculté des Sciences de Rabat, utilisé pour caractériser les matériaux des sédiments obtenus, l'analyse a été réalisée sur les poudres obtenues par broyage des échantillons de la carotte TAM01	30
Figure 14 : A : Laboratoire de Géosciences à l'Université de Montpellier. Les mesures XRF ont été effectuées tous les 2 cm avec un temps de comptage de 120s et une intensité d'accélération de 50 kV. L'appareil émet un rayonnement de fluorescence X capté par un détecteur XRF placé à 45° par rapport à la surface du sédiment. B : Générateur à fluorescence-X mobile Niton XL3t GOLDD+	32
Figure 15 : Analyse des pollens de la séquence TAM01 au laboratoire (C) de l'Institut des Sciences de l'Evolution à l'Université de Montpellier. Les grains de pollen fossile ont été extraits selon une procédure standard (A), Le résidu de chaque échantillon de sédiment fossile a été monté sur une lame de microscope (E) et les grains de pollen (B) ont été identifiés et comptés à l'aide d'un microscope optique (D) Leica DM750.	35
Figure 16 : Carte de la zone étudiée dans les montagnes du Moyen Atlas au Maroc (Google Earth, 2018), montrant la localisation et la morphologie de Guelta Tameda et le site de carottage de TAM01. Les lignes colorées donnent une élévation approximative autour du site	40
Figure 17 : Indice de rugosité du terrain (TRI) de la partie nord-ouest des montagnes du Rif (panneau du haut), TRI du bassin versant de la Guelta Tameda dans la partie nord-est du Moyen Atlas (panneau inférieur), et l'occurrence de cèdre dans les deux sites. Les pourcentages de pollen des deux sites situés dans les montagnes du Rif (Mhad et Bab El Karn, Cheddadi et al., 2017) sont présentés dans le panneau supérieur.	42
Figure 18 : Moyenne mobile des z-scores du rapport Sr/Ca. Le score z est une mesure des écarts-types qui décrit la distance d'un élément par rapport à la valeur moyenne. Il est calculé	

selon la formule suivante : $z = (x - \mu) / \sigma$ où, x = variable, μ = valeur moyenne, σ = écart-type).

..... 44

Figure 19 : Diagramme pollinique de la séquence TAM01 montrant les abondances relatives des principaux taxons d'arbres et d'arbustes, les pourcentages de marqueurs polliniques anthropiques (API = Anthropogenic Pollen Index ; RPI = indicateurs pastoraux régionaux ; ANH= Anthropogenic nitrophilous herbs ; OJCV = Olea-Juglans- Castanea - Vitis , voir Cheddadi et al. (2019)), les taxons de pollen arboricole (AP) et le regroupement hiérarchique contraint..... 45

Figure 20 : La fluorescence X a permis de mesurer le cuivre (Cu), le plomb (Pb), le fer (Fe), le potassium (K), le calcium (Ca) et le strontium (Sr) normalisés par l'aluminium (Al). La ligne noire en pointillé montre le chevauchement entre les données XRF et polliniques..... 46

Figure 21 : Modèle âge/profondeur pour TAM01 à l'aide du logiciel CLAM (Blaauw, 2010). Le modèle linéaire correspond à sept dates acceptées (bleu). Quatre dates (en rouge) dévient du modèle polynomial âge/profondeur..... 47

Figure 22 : Diagramme de structure montrant le résultat granulométrique de la carotte TAM01 57

Figure 23 : Lithostratigraphie, granulométrie et chronologie de la séquence TAM01, DL : Dépôts limoneux, DS : Dépôts sableux. 58

Figure 24 : Diffractogrammes des Sédiments (1: TAM190, 2: TAM210, 3: TAM280, 4: TAM310, 5: TAM390, 6: TAM425, 7: TAM460, 8:TAM530) (K=kaolinite; Q=quartz; C=calcite; I=illite; M=mica; F=feldspath). 60

Figure 25 : (A) Régression linéaire de Ca par Sr. (B) Biplot des éléments chimiques Ca/Sr (C) Rapport Sr/Ca de la séquence TAM01. 62

Figure 26 : Profils géochimiques des éléments chimiques le long de TAM01..... 63

Figure 27 : Profils géochimiques des éléments chimiques normalisés par Al le long de TAM01. 66

Figure 28 : Biplot de l'axe F1 par rapport à l'axe F2 sur la base de l'analyse en composantes principales des principaux éléments géochimiques. 67

Figure 29 : Profile Ti, K et rapport Zr/Rb 69

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Régime mensuel des précipitations dans les stations proches de la guelta situées au niveau du bassin versant du Haut Melloulou (Exemple de l'année 1997)	18
Tableau 2 : Classification de terrain utilisée par l'indice de rugosité du terrain (TRI), correspond à une mesure de la différence d'altitude entre une cellule de la grille et ses huit cellules adjacentes sur une zone maillée numérique déduite à partir d'un MNT (Riley et al., 1999)..	31
Tableau 3 : les éléments chimiques de la séquence de Tameda retenus par analyse XRF.....	32
Tableau 4 : Onze dates ¹⁴ C obtenues pour La séquence de TAM01. Le modèle âge/profondeur développé dans les figures 20 et 21 est basé sur sept dates (bleu) et exclut quatre dates (rouge) car elles montrent des inversions avec le schéma chronologique suggéré par sept dates (bleu). Les tranches d'âges calibrées sont à des intervalles de confiance de 95 %	33
Tableau 5 : Variation de la composition en éléments majeurs des sédiments de la séquence de TAM01.	61
Tableau 6 : Matrice de corrélation des éléments géochimiques de TAM01.....	65

LISTE DES ACRONYMES

ACP	=	Analyse par Composante Principale
ANH	=	Anthropogenic nitrophilous herbs (Herbes Nitrophiles d'origine anthropique)
API	=	Anthropogenic Pollen index (Indicateur pollinique des activités anthropiques)
CC	=	Cultures and crops
KBA	=	Key Biodiversity Area (Key Biodiversity Area)
MO	=	Matière organique
OJCV	=	Olea Juglans Castanea Vitis.
RPI	=	Regional Pastoral indicators (Indicateurs pastoraux régionaux)
SIG	=	Système d'information géographique
TRI	=	Indice de rugosité du terrain
UICN	=	Union internationale pour la conservation de la nature
XRD	=	X Ray Diffraction (Diffraction des rayons X)
XRF	=	X Ray Fluorescence (La fluorescence des rayons X)
DMG	=	Dernier maximum glaciaire

PRODUCTION SCIENTIFIQUE

Articles :

El Hasnaoui, Y., Mhammdi, N., Bajolle, L., Nourelbait, M., Bouimetarhan, I., Cheddadi, R., 2020. Locating North African microrefugia for mountain tree species from landscape ruggedness and fossil records. *Journal of African Earth Sciences* 172, 103996. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103996>.

Hambuckers A, Trolliet F, Dury M, Henrot A-J, Porteman K, **El Hasnaoui Y**, Van den Bulcke J, De Mil T, Remy CC, Cheddadi R, et al. Towards a More Realistic Simulation of Plant Species with a Dynamic Vegetation Model Using Field-Measured Traits: The Atlas Cedar, a Case Study. *Forests*. 2022; 13(3):446. <https://doi.org/10.3390/f13030446>.

Communications dans des séminaires scientifiques internationales :

- **EL HASNAOUI Y.**, Ait M'hand M., MHAMMDI N., 2017. Spatial-temporal distribution of salinity and temperature in the Oued Bouregreg estuary, Morocco. **Capacity Building of Data Acquisition Methods with a view to promoting natural and cultural heritage management practices in Morocco (CBDAMM)** May 6, 2017 – Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat.
- **El Hasnaoui, Y.**, Mhammdi, N., Bajolle, L., Nourelbait, M., Bouimetarhan, I., Cheddadi, R., 2022. Locating North African microrefugia for mountain tree species from landscape ruggedness and fossil records. **Lightning talk in 6th open Science Meeting Learning from the past for a sustainable future**, 16-20 May 2022 Agadir.

Participation aux séminaires et expéditions scientifiques :

- **El Hasnaoui Y.**, Mhammdi N., Cheddadi R., Qninba A., 2018. Quaternary evolution of the Imlili sebkha related to climate change (Dakhla, Morocco). **Scientific conference on Climat Change and its implication to Smart ICZM and sustainable Blue Growth**, April 18 to 20, 2018 –University Ibn Tofeil, Kenitra.
- Participation à la journée Doctorale de l'Institut Scientifique sous le thème : **Une rencontre entre les jeunes chercheurs, le grand public et les professionnels**, 15 Décembre 2018 à l'Institut Scientifique - Université Mohammed V de Rabat.

- Louis François, Alain Hambuckers, Franck Trolliet, Kristof Porteman, Marie Dury, Alexandra-Jane Henrot, Marc Paillet, Rachid Cheddadi, **Yassine El Hasnaoui**, and Jalila Aoujdad, 2019. Evaluating the impacts of climate change on Atlas cedar using refined plant traits in a dynamic vegetation model. **EGU General Assembly, EGU2019**, Proceedings from the conference held 7-12 April, 2019 in Vienna, Austria, id.17037.
- **Journée Internationale des Musées à l'Institut Scientifique**, 18 mai 2019.
- **El Hasnaoui Y.**, Mhammdi N., Cheddadi R., Nour El Bait M., 2018. Sédimentologie et géochimie des dépôts du remplissage Holocène de la guelta Tamedra (Moyen Atlas, Maroc), **Conference on Past Plant Diversity Changes**, October 1-5, 2018 Rabat, Morocco.

TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACE	II
REMERCIEMENTS	III
RÉSUMÉ	V
LISTE DE FIGURES	VII
LISTE DES TABLEAUX	X
LISTE DES ACRONYMES	XI
PRODUCTION SCIENTIFIQUE	XII
TABLE DES MATIÈRES	XIV
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I : GÉNÉRALITÉS SUR LA ZONE D'ÉTUDE	8
I. INTRODUCTION.....	9
II. GENERALITES SUR LES LACS	9
II.1. LACS ACTUELS, FORMATION ET EVOLUTION	9
II.2. INTÉRÊT DE L'ETUDE SÉDIMENTAIRE LACUSTRE	10
III. ZONE D'ETUDE : GUELTA TAMEDA	12
III.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE	12
III.2. CONTEXTE GEOMORPHOLOGIQUE.....	13
III.3. CADRE GÉOLOGIQUE	14
IV. PARAMÈTRES PHYSIQUES ET BIOCLIMATIQUES	17
IV.1. CONTEXTE BIOCLIMATIQUE	17
IV.2. CONTEXTE HYDROLOGIQUES.....	18
V. SÉDIMENTOLOGIE.....	20
VI. BIODIVERSITÉ ET PATRIMOINE NATUREL	20
VII. CARACTÉRISTIQUES SOCIO-ÉCONOMIQUES.....	23
VIII. CONCLUSION	24
CHAPITRE II : MATÉRIELS ET MÉTHODES	25

I.	INTRODUCTION.....	26
II.	CAMPAGNES DE TERRAIN.....	26
III.	MÉTHODES ANALYTIQUES ADOPTÉES.....	27
III.1.	GRANULOMÉTRIE LASER.....	28
III.2.	DIFFRACTOMÉTRIE DES RAYONS X (XRD).....	29
III.3.	ANALYSE DE LA RUGOSITÉ DU TERRAIN.....	30
III.4.	ANALYSE PAR FLUORESCENCE X (XRF).....	31
IV.	CADRE CHRONOLOGIQUE.....	32
V.	ANALYSE DES POLLENS.....	33
VI.	CONCLUSION.....	36
CHAPITRE III : LOCALISATION DES MICROREFUGES NORD-AFRICAINS POUR LES ESPÈCES D'ARBRES DE MONTAGNE A PARTIR DE LA RUGOSITÉ DU TERRAIN ET DES ARCHIVES FOSSILES.....		37
I.	INTRODUCTION.....	38
II.	LA CAROTTE SÉDIMENTAIRE DU LAC TAMEDA.....	40
III.	RÉSULTATS.....	41
III.1.	Rugosité du terrain.....	41
III.2.	Analyses de carottes de sédiments.....	43
IV.	DISCUSSION.....	48
V.	CONCLUSION.....	53
CHAPITRE IV: CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX DURANT LES DEUX DERNIERS MILLENAIRES DANS LA GUELTA TAMEDA DU MOYEN ATLAS.....		54
I.	INTRODUCTION.....	55
II.	RÉSULTATS.....	56
II.1.	GRANULOMÉTRIE ET GÉOCHIMIE.....	56
II.2.	LITHOLOGIE ET MINÉRALOGIE.....	59
II.3.	ANALYSES XRF.....	63
II.4.	ANALYSE EN COMPOSANTE PRINCIPALE.....	66
III.	DISCUSSION.....	67
IV.	CONCLUSIONS.....	71

CONCLUSION GÉNÉRALE	72
CHAPITRE V : PERSPECTIVES	76
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	79
ANNEXES	88
.....	89

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les lacs sont des plans d'eau douce qui jouent un rôle important dans l'étude des changements climatiques et environnementaux passés (Lamb et al., 1999; Bourque, 2000; Smol, 2014). Ils se forment à la suite de processus géologiques tels que l'activité tectonique ou l'érosion (Nussbaum, 1931; El Fellah, 1994).

Les lacs sont des archives naturelles qui enregistrent des informations sur le climat, la végétation, la biodiversité et les conditions environnementales passées. Les sédiments qui s'accumulent au fond des lacs au fil du temps contiennent des enregistrements précieux sous forme de couches stratigraphiques (Simonneau et al., 2012; Bichet et al., 2014; Rouland, 2021; Maitituerdi et al., 2022).

L'extraction de carottes sédimentaires dans des lacs permet d'étudier de manière chronologique les dépôts sédimentaires et analyser leur contenu en bio- et géo-indicateurs environnementaux et climatiques tels que les pollens fossiles, les isotopes, les minéraux et les composés chimiques présents. Ces éléments fournissent des indices sur le climat passé, notamment la température, et les précipitations, et leurs variabilités saisonnières (Lamb and van der Kaars, 1995; Cheddadi et al., 1998; Nour El Bait et al., 2014; El Hasnaoui et al., 2020).

De plus, les lacs peuvent également contenir des dépôts de glace anciens appelés varves, qui se forment lorsque des particules minérales et organiques se déposent dans les lacs pendant les saisons de gel et de dégel. Les varves peuvent être datées avec précision et fournissent des informations avec une résolution temporelle plus importante et plus fiable que les sédiments non varvés (Zolitschka, 2014).

Les données paléoclimatiques et environnementales obtenues à partir des lacs nous aident à reconstruire les changements passés de l'environnement (Rhoujjati et al., 2010; Zapata et al., 2013; Nourelbait et al., 2015; Tabel et al., 2016), à comprendre les variations climatiques naturelles et à évaluer les effets des activités humaines sur les écosystèmes lacustres (Zapata et al., 2013; Cheddadi et al., 2015, 2019). Ces informations sont essentielles pour prédire les évolutions climatiques et environnementales futures et élaborer des stratégies de gestion durable des ressources.

Le réchauffement climatique et l'aridification en cours au Maroc ont un impact notable sur les écosystèmes de montagne et en particulier sur les forêts de cèdres de l'Atlas (Linares et al., 2011; Jenkins, 2012). Les observations sur le terrain (Rhanem, 2011) et les simulations de modèles de végétation (Cheddadi et al., 2017) montrent que la limite altitudinale inférieure a migré vers le haut de plus de 100 m au cours des cinq dernières décennies. Dans les montagnes du Rif, les populations de cèdre de l'Atlas se sont fortement fragmentées et les populations restantes sont confinées dans des microrefuges (sensu Rull, 2009) où les conditions environnementales locales dans les montagnes marocaines sont encore adaptées et l'impact humain est réduit (Cheddadi et al., 2017). Les microrefuges situés dans les zones montagneuses peuvent offrir des conditions locales appropriées, y compris un microclimat favorable décalé par rapport au climat régional, pour leur survie à long terme jusqu'à ce qu'un climat plus favorable permette leur réexpansion.

Les microrefuges sont des zones relativement petites, souvent nichées au sein d'un environnement géographique plus vaste, où les conditions microclimatiques sont favorables à la persistance de certaines espèces végétales pendant les périodes de changements climatiques globaux ou de variations climatiques (Keppel et al., 2012; Cheddadi et al., 2017; El Hasnaoui et al., 2020). Ces microrefuges sont des havres de stabilité sous des climats régionaux moins favorables, et ils peuvent jouer un rôle dans la conservation de la biodiversité, en particulier en période de perturbations climatiques majeures, telles que les périodes glaciaires ou les changements climatiques actuels (Cheddadi et al., 2017). Les microrefuges peuvent être trouvés dans divers types d'environnements et plus particulièrement dans les zones montagneuses à différentes altitudes (Rull, 2009; Ashcroft et al., 2012; Mackey et al., 2012; Cheddadi et al., 2017; El Hasnaoui et al., 2020).

Sur le plan biodiversité, les microrefuges abritent souvent des populations d'espèces végétales qui ne peuvent pas survivre dans des conditions environnementales moins favorables ailleurs. L'hétérogénéité topographique et climatique dans la région méditerranéenne a permis à de nombreuses espèces de trouver un environnement propice lors des changements climatiques (Hewitt, 1999; Vogel et al., 1999).

Les microrefuges jouent un rôle important pour la conservation de la biodiversité, car ils servent de refuges pour les espèces vulnérables ou menacées (Keppel et al., 2015; Cheddadi et al., 2017, 2022). Lorsque les conditions climatiques se stabilisent à nouveau, les espèces

d'arbres peuvent migrer depuis les microrefuges et réoccuper leurs habitats d'origine. La multitude de microclimats locaux potentiels liés aux caractéristiques climatiques complexes des montagnes escarpées peuvent jouer un rôle clé dans la diversité et la persistance des espèces (Rahbek et al., 2019).

Avec le réchauffement climatique actuel, les microrefuges peuvent devenir encore plus importants. Les espèces qui sont adaptées à des conditions plus humides ou plus spécifiques peuvent être confrontées à la menace de l'extinction si elles ne trouvent pas de refuges appropriés pour survivre (Cheddadi et al., 2017).

Les scientifiques utilisent des méthodes telles que la paléoclimatologie, l'analyse de pollens fossiles, et la modélisation climatique (Keppel et al., 2012) pour identifier les emplacements potentiels des microrefuges du passé et du présent (Cheddadi et al., 1998, 2009; Kaltenrieder et al., 2009; Henne et al., 2013; Nour El Bait et al., 2014), afin de mieux comprendre comment les espèces ont réagi aux changements climatiques dans le passé et comment elles pourraient le faire à l'avenir.

En Afrique du Nord, les montagnes de l'Atlas fournissent une diversité riche de microclimats pour les espèces végétales, leur permettant de compenser la variabilité climatique défavorable au cours du temps géologique (Hughes et al., 2011). En outre, les espèces d'arbres des forêts méditerranéennes sont résistantes aux perturbations (Lavorel, 1999) et à la sécheresse, ce qui leur a permis de persister localement au fil du temps géologique. Cependant, la diminution des précipitations annuelles (Schröter et al., 2005) avec des périodes de sécheresse extrêmes récurrentes au cours des dernières décennies en Afrique du Nord (Esper et al., 2007; Linares et al., 2011) diminuera le temps de rétablissement des espèces et les mettra en péril (Gazol et al., 2018).

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* [Endl.] Manetti ex Carrière) fait partie des espèces menacées en Afrique du Nord (Thomas, 2013), sa répartition géographique a considérablement diminué, ainsi que son élévation inférieure s'est déplacée vers le haut de plus de 100 m (Rhanem, 2011; Cheddadi et al., 2017).

Les microrefuges se caractérisent par leur stabilité climatique relative par rapport aux régions environnantes. Pendant les périodes de changements climatiques, lorsque les conditions météorologiques et environnementales ailleurs sont moins favorables, ces zones

maintiennent des conditions plus constantes et adaptées à certaines espèces. Les refuges microclimatiques pourraient modérer la réponse de biodiversité et maintenir des conditions favorables localement aux changements climatiques (Rull, 2009; Dobrowski, 2011; Ellis, 2020).

Les refuges sont susceptibles de faciliter la conservation pendant les changements climatiques anthropiques prévus (Taberlet and Cheddadi, 2002; Hampe and Petit, 2005). Le concept de refuge est survenu d'études de la dynamique de l'aire de répartition des espèces en réponse au réchauffement et au refroidissement cycliques au Quaternaire (Keppel et al., 2012), la plupart des études étant axées sur le Dernier Maximum Glaciaire (DMG) (Monegato et al., 2015; Cheddadi et al., 2017; Francisquini et al., 2020), une période plus froide et sèche. Cependant, le climat de la Terre subit actuellement un réchauffement monotone, le concept de refuge reste toujours utile pour identifier les zones où le biote impacté négativement peut persister à mesure que le changement climatique anthropique progresse avec le potentiel d'expansion si des conditions climatiques régionales appropriées reviennent (Keppel et al., 2012). Pourtant, ils ne suggèrent pas que tous les refuges du DMG agiront comme refuges à mesure que le changement climatique anthropique progresse, mais que dans certaines circonstances, les caractéristiques de ces lieux peuvent leur permettre d'agir comme des refuges.

Bien que ce soit le climat qui détermine les changements de végétation, les variables climatiques passées ont été déduites des données polliniques. Les enregistrements polliniques des montagnes du Rif ainsi que du Moyen Atlas (Reille, 1976; Lamb and van der Kaars, 1995; Cheddadi et al., 1998; Lamb et al., 1999; Cheddadi et al., 2009; Nour El Bait et al., 2014; Cheddadi et al., 2016; Tabel et al., 2016; Zielhofer et al., 2017) montrent que les forêts de cèdres de l'Atlas ont connu des variations considérables depuis la dernière glaciation et durant la période Holocène. Le climat reconstitué à partir de l'enregistrement du pollen montre qu'une expansion des cèdres de l'Atlas a eu lieu sous un climat plus frais et plus humide qu'aujourd'hui dans le Moyen Atlas (Cheddadi et al., 1998). Dans les montagnes du Rif, les populations de cèdre de l'Atlas étaient plus répandues qu'aujourd'hui, s'étendant jusqu'aux altitudes inférieures à 1178 m. Toutefois, le cèdre de l'Atlas n'est pas présent aujourd'hui à ces altitudes (Cheddadi et al., 2017).

La persistance des cèdres de l'Atlas dans la partie occidentale des montagnes du Rif, est favorisée par l'existence de microclimats modulés par l'influence de l'humidité de l'océan

Atlantique et de la mer Méditerranée. Les variables climatiques reconstruites montrent que lorsque les cèdres de l'Atlas dominaient le paysage (Cheddadi et al., 2017), le climat était plus frais et plus humide.

Durant la période des deux derniers millénaires, un abaissement de la limite forestière aurait pu permettre au cèdre de l'Atlas de couvrir une zone géographique plus large qu'aujourd'hui. Un enregistrement pollinique collecté dans le parc naturel de Bouhachem (Fig. 17) à 1 100 m d'altitude au nord de M'Had (Reille, 1977) indique que les cèdres de l'Atlas ont formé des populations étendues dans la région jusqu'à 810 ± 50 BP.

Les enregistrements polliniques à haute résolution et datés (Zapata et al., 2013; Linstädter et al., 2016) suggèrent que le cèdre de l'Atlas a élargi son aire de répartition entre env. 10 et 6 ka BP. L'expansion vers le nord-est et vers des altitudes inférieures à l'isoligne de 800 m d'altitude a pénétré des zones trop chaudes et trop sèches pour accueillir les populations actuelles. L'érosion de 600 m en amont des populations de basse altitude entre 800 m d'altitude et la limite inférieure moderne des arbres à environ 1 000 m d'altitude. La limite inférieure à environ 1 400 m d'altitude semble s'être installée progressivement entre 6 et 2 cal ka BP.

Dans la présente étude, nous avons étudié une zone où une population saine de cèdre de l'Atlas est isolée autour d'un lac de haute altitude situé dans le nord-est du Moyen Atlas. Nous avons utilisé un système d'information géographique (SIG) pour analyser la topographie du bassin versant et collecté des informations de base sur l'occupation humaine locale moderne afin d'évaluer la persistance potentielle à long terme de la population isolée de cèdre de l'Atlas *in situ* sous le changement climatique en cours. De plus, nous avons prélevé un carottage dans le lac pour étudier la relation entre les populations locales de cèdre de l'Atlas et les changements environnementaux locaux durant les deux derniers millénaires.

L'identification des (micro)refuges est maintenant considérée comme importante dans la gestion des impacts des changements climatiques anthropiques (Loarie et al., 2008) et l'élaboration de méthodologies pour leur identification et leur description est une priorité de recherche (Steffen et al., 2009). La stabilité climatique des refuges est souvent facilitée par une grande hétérogénéité et diversité spatiales, ce qui entraîne des variations du microclimat (Taberlet and Cheddadi, 2002; Ackerly et al., 2010). La compréhension de l'impact de

l'hétérogénéité spatiale sur l'évolution du biote dans les refuges est importante pour identifier leurs emplacements probables sous le changement climatique futur.

Structuration de la thèse

La présente thèse se répartie en 5 chapitres :

Le premier **chapitre (I)** nous porte sur des généralités sur la zone d'étude, dans lequel nous présentons les contextes géographique, géologique, hydrologique, climatique et écologique et socio-économique du secteur d'étude situé au NE du moyen Atlas.

Le deuxième **chapitre (II)** concerne le matériel et la méthodologie adaptés pour réaliser ce travail de thèse. Ce chapitre expose les divers méthodes et approches qui ont servi pour générer et valoriser les données recueillies sur le terrain (carottage, échantillonnage, etc.) et au laboratoire (analyses polliniques, granulométrie, XRD, XRF, etc.).

Le **chapitre (III)** identifie une zone de microrefuge nord-africaine pour les espèces d'arbres de montagne dans le site de Tameda à partir de la rugosité du terrain et des archives fossiles. Ce chapitre donne les résultats des analyses palynologiques effectuées sur séquence sédimentaire prélevée dans la guelta de Tameda à ~1470 m d'altitude durant les deux derniers millénaires, cette séquence a permis d'évaluer la zone d'étude à travers la dynamique de cédrais et du couvert arboré dans la région du Moyen Atlas, en déterminant les impacts climatiques et anthropiques qui contrôlent cette dynamique.

Le **chapitre (IV)** présente les changements environnementaux durant les deux derniers millénaires dans un microrefuge à partir de la séquence sédimentaire retirée de la guelta Tameda, situé dans la partie NE du Moyen Atlas.

Le dernier **chapitre (V)** offre l'occasion de mettre en lumière la signification de ce travail de recherche, de suggérer des avenues futures, et d'élargir la portée de la présente thèse au-delà de sa simple présentation des résultats. Cette partie sera consacré à une synthèse générale et de nouvelles perspectives, telles que :

- les implications pratiques, sociales, ou même éthiques des résultats obtenues. Cela peut aider à montrer l'importance du travail au-delà du cadre académique.
- Contextualisation du travail plus large de notre domaine de recherche.
- Mise en valeur la contribution spécifique de la présente thèse.

CHAPITRE I : GÉNÉRALITÉS SUR LA ZONE D'ÉTUDE

I. INTRODUCTION

Les lacs sont des plans d'eau douce qui jouent un rôle important dans l'étude des changements climatiques et environnementaux passés. Ils se forment à la suite de processus géologiques tels que le retrait des glaciers, l'activité tectonique ou l'érosion.

Les lacs sont des archives naturelles qui enregistrent des informations sur le climat, la végétation, la biodiversité et les conditions environnementales passées. Les sédiments qui s'accumulent au fond des lacs au fil du temps contiennent des enregistrements précieux sous forme de couches stratigraphiques.

Les chercheurs peuvent extraire des carottes de sédiments des lacs pour étudier les différentes couches et analyser les restes de fossiles, les pollens, les isotopes, les minéraux et les composés chimiques présents. Ces éléments fournissent des indices sur le climat passé, y compris la température, les précipitations, et les variations saisonnières.

Les données paléoclimatiques et environnementales obtenues à partir des lacs permettent de reconstruire les changements passés de l'environnement, à comprendre les variations climatiques naturelles et à évaluer les effets des activités humaines sur les écosystèmes. Ces informations sont essentielles pour prédire les futures évolutions climatiques et environnementales et pour élaborer des stratégies de gestion durable des ressources en eau et des écosystèmes.

II. GENERALITES SUR LES LACS

II.1. LACS ACTUELS, FORMATION ET EVOLUTION

Les lacs actuels se forment dans des dépressions terrestres par des processus tels que la tectonique, le retrait des glaciers, les volcans ou dans les formations karstiques. Leur évolution est influencée par des facteurs naturels tels que l'érosion de leurs bassins versants, leur hydrologie et les variations climatiques mais également par les activités humaines directes et indirectes.

A l'échelle des temps géologiques, les lacs sont pour la plupart éphémères, remplis par l'accumulation de sédiments. Ils sont essentiellement formés suite à la succession de plusieurs périodes glaciaires depuis le début du quaternaire. L'évolution des formes lacustres que l'on

connait actuellement résulte essentiellement de la dernière glaciation et de la période post-glaciaire.

Les sédiments présents dans les lacs se forment par l'accumulation et la transformation de particules provenant du bassin versant, résultant de l'érosion, ainsi que par la décomposition de particules de matière organique produites dans de la colonne d'eau du lac (Fig. 1). Ces sédiments lacustres possèdent une particularité remarquable puisqu' ils peuvent constituer une archive continue de l'histoire environnementale.

En fonction des sources de sédiments (bassin versant), les dépôts dans les lacs peuvent présenter des taux de sédimentation plus ou moins importants. Cette caractéristique fait des archives lacustres des registres exceptionnels pour la reconstitution du paléoclimat et de l'environnement passés.

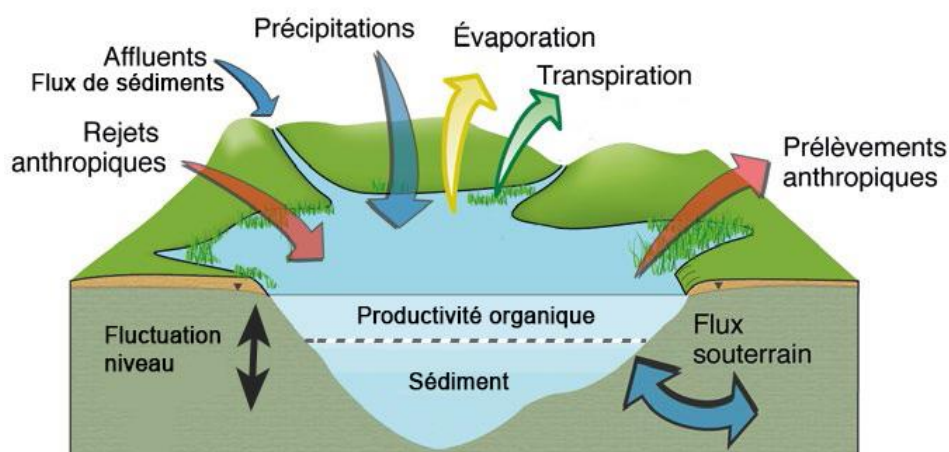


Figure 1 : Fonctionnement du système lacustre et liens avec les paramètres climatiques et les flux en entrée et sortie (inspirée de Garcin et Casanova, 2013)

II.2. INTÉRÊT DE L'ETUDE SÉDIMENTAIRE LACUSTRE

En raison de leur histoire sédimentaire dynamique et évolutive, les lacs sont considérés comme des laboratoires naturels permettant d'étudier le remplissage sédimentaire qu'ils contiennent. Leurs archives sédimentaires se révèlent souvent être des enregistrements précieux pour la recherche sur les paléo-environnements.

L'étude sédimentaire des lacs est essentielle pour reconstituer l'histoire environnementale, évaluer les changements climatiques, identifier les risques naturels,

comprendre les processus géologiques et évaluer l'impact humain sur les écosystèmes lacustres. Ces connaissances sont précieuses pour la conservation, la gestion durable des lacs et la prise de décisions éclairées en matière de préservation de l'environnement.

Les sédiments lacustres agissent comme des archives géologiques, enregistrant l'histoire environnementale sur de longues périodes de temps. L'analyse des sédiments permet de reconstituer les changements passés dans le climat, la végétation, la biodiversité, les régimes hydrologiques, les conditions géologiques et autres aspects de l'environnement. Cela offre une perspective temporelle qui permet de mieux comprendre l'évolution des écosystèmes lacustres et des paysages environnants.

Les études sédimentaires peuvent révéler des fluctuations de température, de précipitations, de sécheresse et d'autres paramètres climatiques sur de longues périodes. Ces données aident à comprendre les tendances climatiques à long terme, à détecter les événements climatiques extrêmes et à évaluer l'impact du changement climatique sur les lacs et les régions environnantes.

Les études sédimentaires peuvent aussi révéler les changements dans la composition chimique, les niveaux de pollution, les pratiques agricoles, l'utilisation des terres et d'autres influences anthropiques (Mercuri et al., 2013; Bichet et al., 2014; Cheddadi et al., 2015; Zhao et al., 2019). Cela fournit des informations cruciales pour évaluer l'impact environnemental des activités humaines passées, et orienter les décisions de gestion et de conservation des lacs.

Les sédiments extraits du lac peuvent fournir des informations suivantes :

- Les sédiments enregistrent à la fois l'évolution du bassin versant et le fonctionnement du lac lui-même (Mhammdi et al., 2015) ;
- L'étude des fossiles permet de déterminer les espèces passées et de reconstituer leurs assemblages, qui renseignent sur les conditions écologiques antérieures du lac ;
- L'analyse des sédiments argileux au niveau du lac, provenant du bassin versant permet de reconstituer l'évolution et le paléoclimat du paysage végétal autour du lac par l'étude des pollens, et les apports de contaminants (Engstrom and Swain, 1986; Lamb et al., 1999; Chaudhary et al., 2008; Bichet et al., 2014; Cheddadi et al., 2015; Abbach et al., 2023).

III. ZONE D'ETUDE : GUELTA TAMEDA

III.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE

La guelta Tameda est un lac temporaire qui se situe au Nord-Est du Moyen Atlas dans la commune de Maghraoua dans la province de Taza (Fig. 2). Un resserrement au milieu du lac facilite la distinction entre une première partie en amont située au Sud, qui s'assèche dès le début du printemps, et une deuxième partie en aval au Nord qui est plus profonde par rapport à la première partie, où les eaux persistent bien plus longtemps selon les conditions climatiques, avec toutefois un assèchement régulier, à cause d'une exploitation pour l'agriculture local ("CHM," 2006). La guelta de Tameda subit de grandes fluctuations annuelles et de façon saisonnière d'après les images d'archive de Google Earth. La retenue d'eau atteint 46 ha à son extension maximale avec un périmètre de 5 km. En 2013 elle a diminué jusqu'à environ 33 ha. Le bassin versant de la guelta Tameda s'étend sur une superficie de 64 km² avec un périmètre de 32,9 km, entre 1450 m et 2400 m d'altitude.

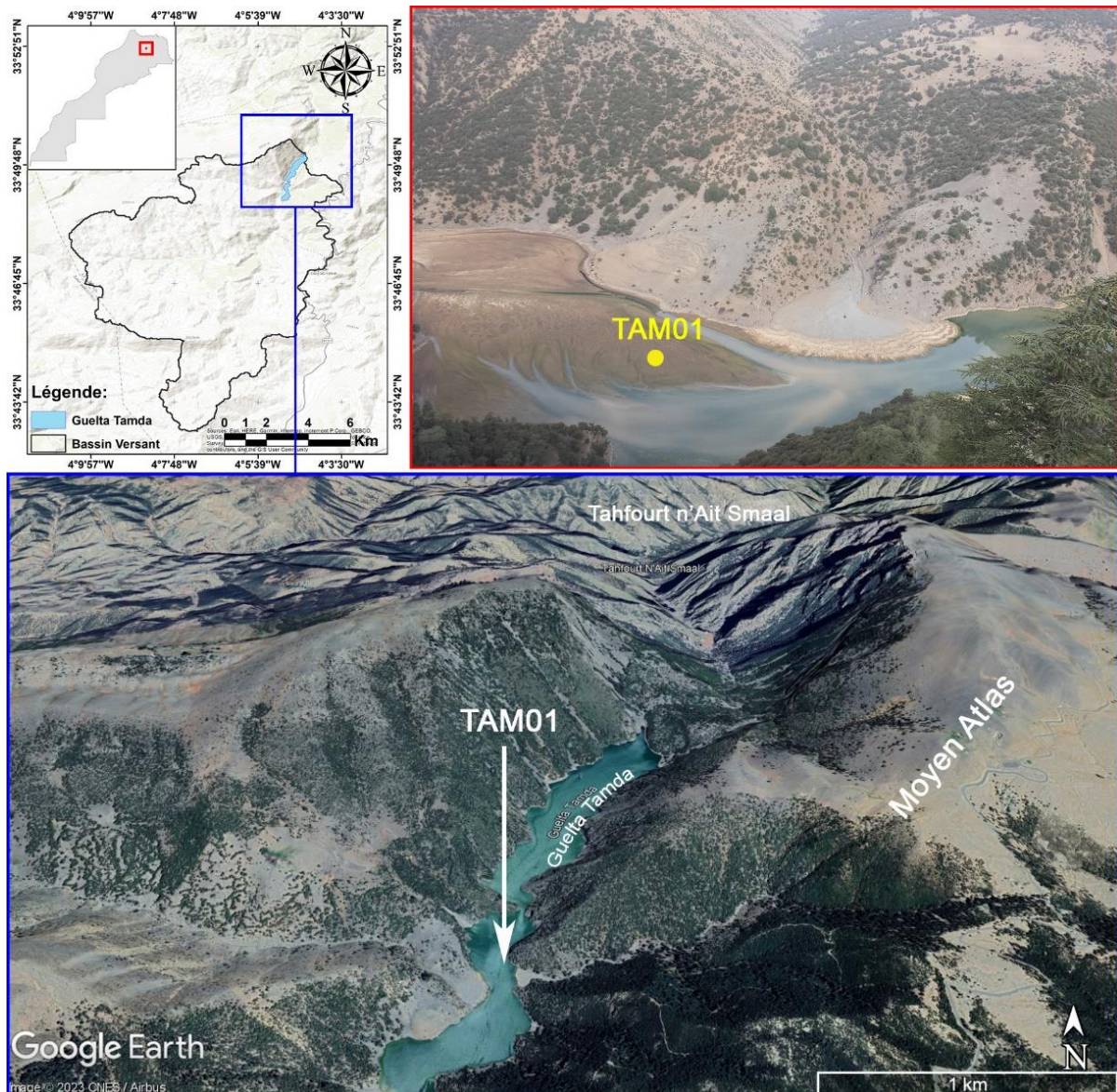


Figure 2 : Localisation de la zone d'étude et du carottage prélevé (TAM01) dans la guelta de Tameda délimité à l'aide d'un modèle numérique de terrain.

III.2. CONTEXTE GEOMORPHOLOGIQUE

La morphologie et la topographie de la zone montre que la guelta est sous forme d'un lac de barrage naturel (El Fellah, 1994), formé à la suite d'un effondrement ou d'un glissement de terrain d'une roche calcaire qui a fermé la vallée encaissée au Nord vers Tahfour N'Ait Smaal (Fig. 2). Cet obstacle naturel atteint 100 mètres par rapport au plus bas niveau de la guelta. Les versants du lac sont sub-verticaux avec une pente variant entre 50 et 70 %, couverts à plus de 70 % par une forêt dense de cèdre et de chêne vert (Fig. 3). Le bassin versant, de l'ordre de

64 km², est cerné par un ensemble de crêtes élevées, culminant toutes à plus de 2400 m d'altitude, alors que le lit de la guelta est à 1460 m.



Figure 3 : Vue panoramique de la zone d'étude montrant la morphologie et la situation de la guelta Tameda et les cèdres de l'Atlas sur ses versants.

La zone inondable de la guelta s'allonge sur environ 3 km et sa largeur moyenne est d'environ 220 m. Une zone en amont, avec de gros apports en sédiments grossiers, qui s'assèche dès le début du printemps, et une zone en aval où s'accumulent les sédiments fins en provenance de Souf Ighrane, en plus des apports de versants qui surplombent la retenue où les eaux persistent souvent toute l'année.

III.3. CADRE GÉOLOGIQUE

Tameda se situe dans la partie de la chaîne plissée du moyen atlas oriental qui s'étend depuis la bordure méridionale du massif de Tazzeke au Sud de Taza, jusqu'aux hauts sommets de la montagne Bou Iblane au Sud-Est.

La zone d'étude est constituée de séries calcaréo-dolomitiques du Lias inférieur (Fig. 4, 5 et 6), marno-calcaires du Lias moyen-supérieur et marneuses du Dogger (El Fellah, 1994). Ces séries reposent sur des roches permo-triasiques formées d'argilites salifères à basaltes (Taous et al., 2009). Ces formations jouent un rôle important comme substratum imperméable de toute la série jurassique.

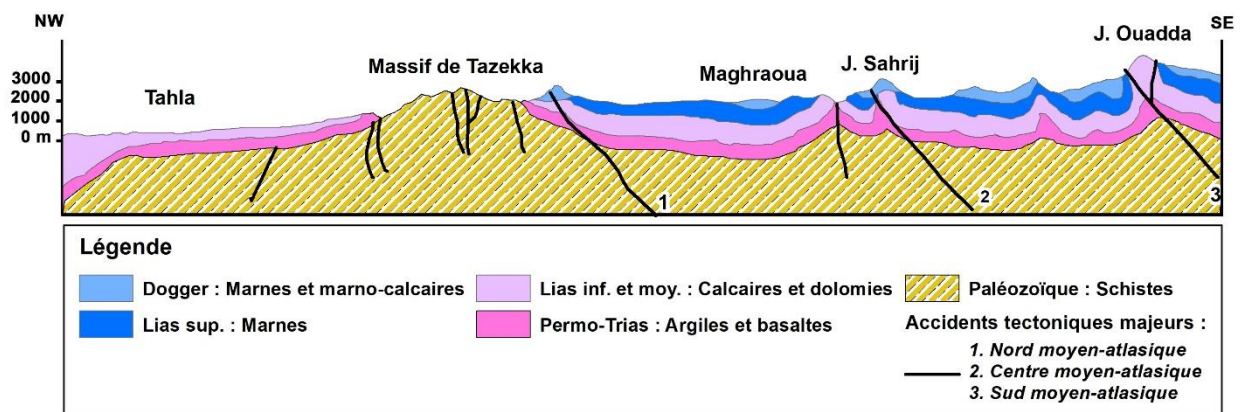


Figure 4 : Coupe géologique simplifiée NW-SE de la région d'étude (modifiée d'après Sabaoui, 1998)

Toutefois l'armature principale de la chaîne plissée est caractérisée par des rides anticlinales où affleurent les soubassements calcaréo-dolomitiques du Lias inférieur. Ces rides forment des alignements de crêtes sub-parallèles et de direction générale NE-SW. Elles portent aujourd'hui les plus hauts sommets montagneux avec des altitudes globalement décroissantes d'Ouest en Est et dont le point culminant est le Jbel Bou Iblane à 3190 m. Ces alignements de crêtes séparent de larges cuvettes synclinales où affleurent des roches à dominante marneuse et marno-calcaire, c'est le cas du synclinal de Maghraoua (Colo, 1961). Cette zone au Nord est l'une des régions les plus fracturées du moyen atlas (Sabaoui, 1987).

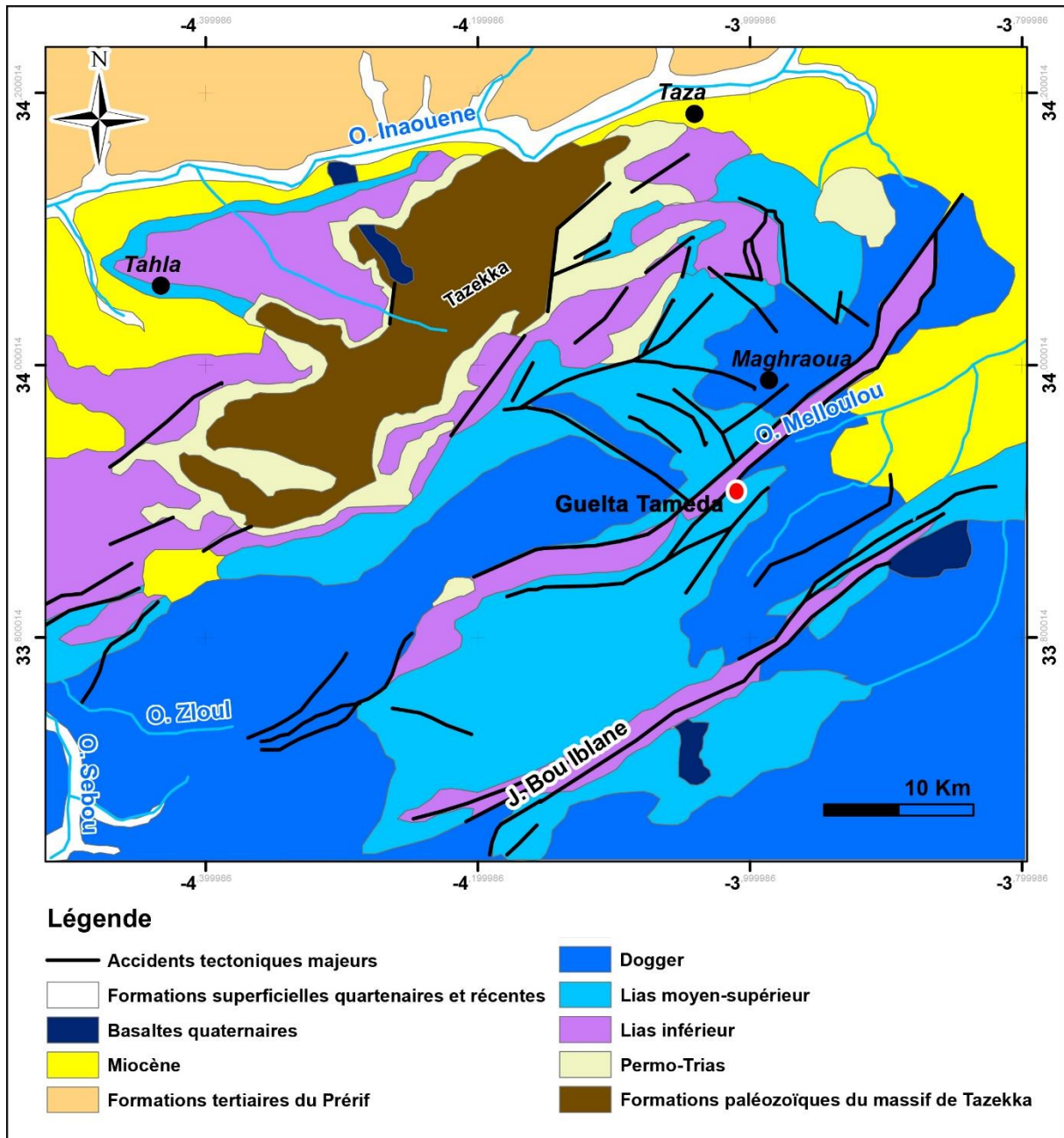


Figure 5 : Carte géologique simplifiée du moyen atlas oriental (inspirée de Robillard, 1978).

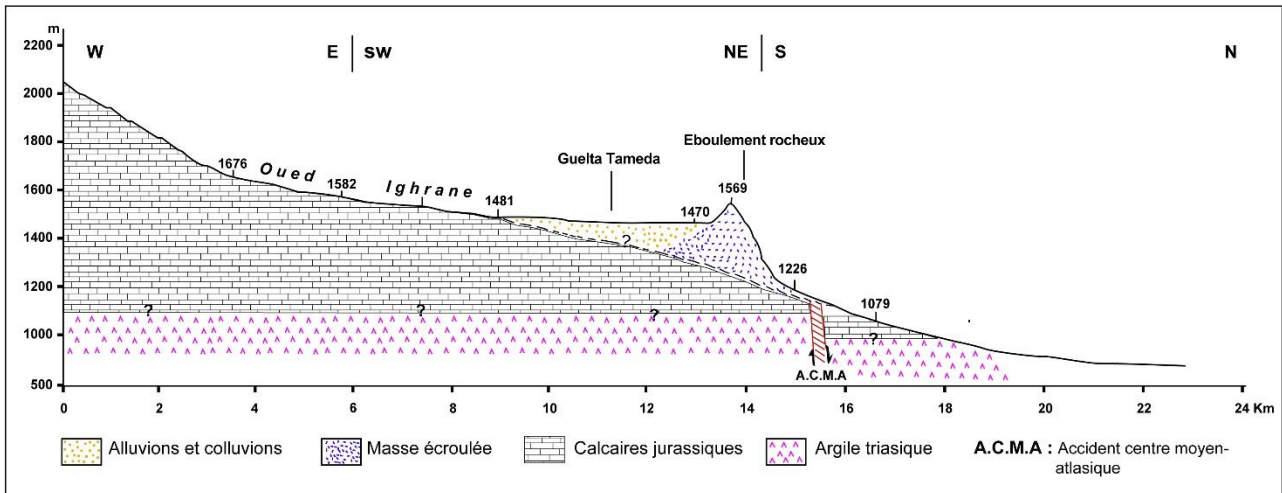


Figure 6 : Coupe transversale de l'oued Ighrane à l'amont et à l'aval de la guelta de Tameda montrant la lithologie et la nature des colluvions déposées au niveau de la guelta de Tameda, ainsi que le substratum rocheux affleurant au niveau du bassin versant de la guelta (inspirée de El Fellah, 1994)

IV. PARAMÈTRES PHYSIQUES ET BIOCLIMATIQUES

IV.1. CONTEXTE BIOCLIMATIQUE

La guelta de Tameda se trouve dans un contexte climatique de type méditerranéen, influencé par des perturbations océaniques et continentales, les mois les moins pluvieux sont juillet et août avec des précipitations qui ne dépassent pas les 22 mm et les plus pluvieux sont les mois d'hiver et du printemps avec des précipitations qui varient de 369 à 886 mm. Cependant, les précipitations y présentent une grande variabilité spatiale et temporelle et dépendent largement de la localisation au sein du bassin versant de Haut Melloulou, de la variation d'altitude et de l'exposition. Les précipitations annuelles dépassent 500 mm dans les parties nord-ouest du bassin de Melloulou (région de Maghraoua) et baissent progressivement à moins de 300 mm en allant vers l'est.

La neige est fréquente sur les hautes montagnes de plus de 1200 m d'altitude, où elle demeure généralement sur plusieurs semaines. Au sud de la zone d'étude, le massif de Bou Iblane connaît de fortes chutes de neiges qui se maintiennent durant une année moyennement humide de mi-novembre au début du mois de juin.

	Maghraoua	Bab Boudir	Bou Iblane
Janvier	86	325	69
Février	-	-	-
Mars	19	15	20
Avril	64	135	121
Mai	30	53	57
Juin	3	13	16
Juillet	-	-	-
Aout	19	3	3
Septembre	82	88	74
Octobre	28	40	23
Novembre	95	82	153
Décembre	75	276	89
Totaux	501	1030	625

Tableau 1 : Régime mensuel des précipitations dans les stations proches de la guelta situées au niveau du bassin versant du Haut Melloulou (Exemple de l'année 1997)

Les températures restent dans l'ensemble basses, leurs valeurs moyennes annuelles sont de l'ordre de 11 à 12°C (ABHM, 2012). Mais elles baissent en dessous de 0°C durant la saison froide, s'étalant entre novembre et mars, tandis que les températures moyennes maximales sont enregistrées en juillet et août (López Lara et al., 2007).

Les contrastes climatiques entraînent une grande diversité du couvert végétal, notamment les forêts de chêne, de pins d'Alep et de cèdres, se développent sur les versants bien arrosés. Sur les versants moins arrosés, on trouve des groupements de genévriers et thuya et des formations d'armoise. Sur les hautes altitudes, de plus de 1800 m, s'étendent les forêts de chêne et de cèdre, alors qu'au-delà de 2500 m les forêts s'éclaircissent rapidement et une végétation adaptée au froid apparaît. Les plus hauts sommets montagneux dominés par le froid et le gel nocturne sont pratiquement nus.

IV.2. CONTEXTE HYDROLOGIQUES

La zone d'étude appartient au bassin versant de haut Melloulou. L'Oued Melloulou (Fig. 7), draine le bassin versant qui s'étale sur une superficie d'environ 2 500 km². Ce talweg

s'étend sur environ 100 km depuis sa source, située sur la guelta de Tameda, jusqu'à sa rencontre avec l'oued Moulouya à Guercif. L'oued Melloulou est formé par la confluence de l'oued Tmourghout, qui collecte les eaux de la dépression Maghraoua, et le Zobzit, qui draine les eaux des versants sud de Bou Iblane et de Bou Nasser. La plupart du réseau hydrographique converge vers l'axe de la dépression de Maghraoua avant de s'écouler vers le bassin de Guercif (Mouhdi, 1993).

La retenue de la guelta Tameda se remplit généralement de novembre à fin mai, pendant les mois pluvieux et de fonte des neiges, et elle se vide complètement dans la saison estivale vers le début de juillet. Cet assèchement est dû à des infiltrations et des pertes dans les cavités karstiques dominées dans la région (Obda, 2009; Taous et al., 2009), ainsi qu'à l'évaporation. Toutefois, durant les années humides avec des orages exceptionnellement d'été abondants, une partie de la retenue de la guelta peut persister toute la saison estivale.

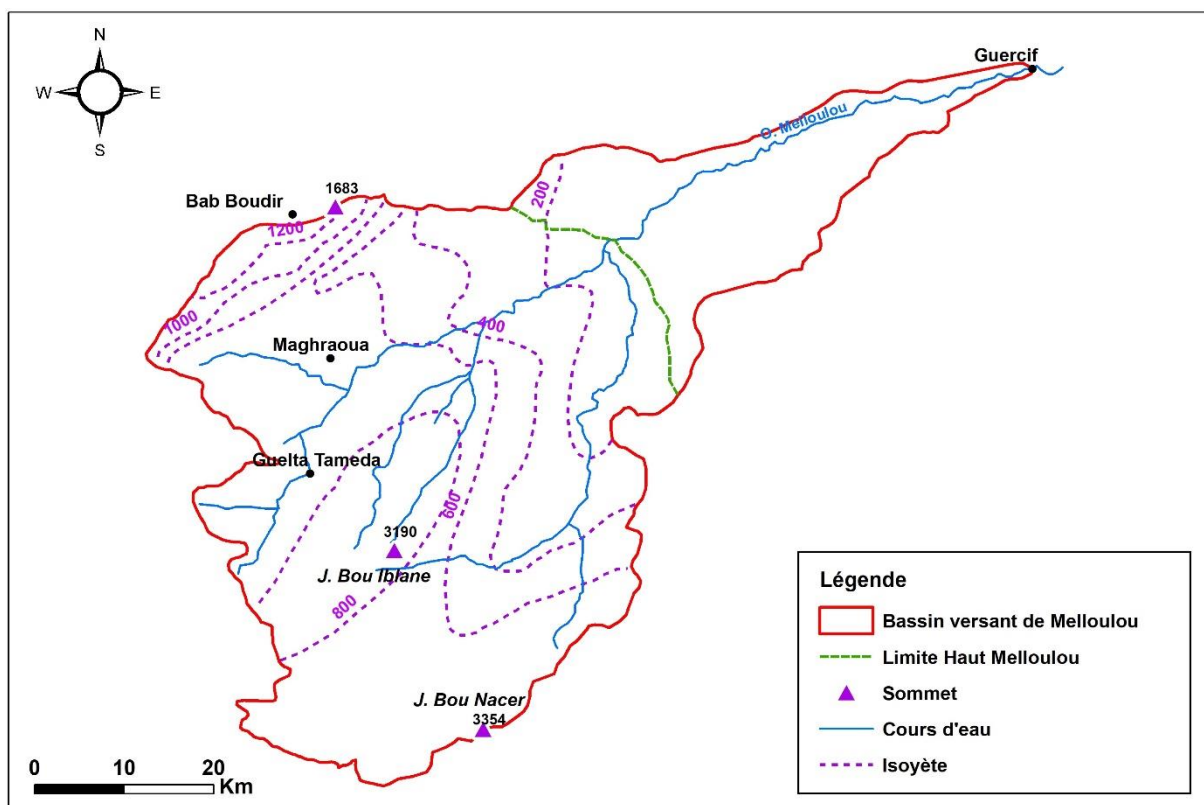


Figure 7 : Carte de répartition des précipitations annuelles du bassin versant de Melloulou pendant la période de 1963-1997 (modifiée d'après Obda, 2009)

La longueur maximale de la guelta peut atteindre 6000 m et la largeur moyenne est de l'ordre de 200 m, soit une surface maximale de 1,2 km² environ, le volume d'eau et la surface du lac varient d'une année à l'autre et d'une saison à l'autre. Durant une année pluvieuse et

humide, le volume maximum de la guelta peut atteindre 2,5 Mm³, durant la saison des hautes eaux, la superficie moyenne de guelta peut varier entre 70 et 80 ha. Selon Obda, 2009, le volume d'eau de la guelta a été évalué en 2007 de 1,7 Mm³ avec une surface de 83 ha.

V. SÉDIMENTOLOGIE

La guelta de Tameda est caractérisée par des formations à faciès très variés, et les apports du matériel sédimentaire sont hétérogènes. Ces derniers sont à dominance détritique d'origine locale dont témoignent la minéralogie et la granularité des dépôts. Ils reflètent fidèlement la minéralogie des formations du bassin versant, les apports marins auxquels s'ajoutent les minéraux biogènes et authigènes.

Par sa complexité géologique, La guelta de Tameda présente une remarquable diversité de faciès sédimentaires, chacun témoignant de l'interaction dynamique entre plusieurs processus géologiques. Les apports de matériaux sédimentaires hétérogènes dans cette région sont principalement dominés par des éléments détritiques d'origine locale. Ces dépôts avec leur minéralogie et leur granularité caractéristiques, reflètent fidèlement les caractéristiques minéralogiques des formations géologiques du bassin versant environnant (Abbach et al., 2023).

En outre, la présence de minéraux biogènes et authigènes apporte une autre couche de complexité à cette palette sédimentaire. Ces minéraux, résultant d'activités biologiques locales ou de processus de précipitation in situ, contribuent à la diversité géochimique et minéralogique globale, offrant des indices précieux sur les conditions environnementales passées et les changements hydrologiques au fil du temps.

VI. BIODIVERSITÉ ET PATRIMOINE NATUREL

La guelta de Tameda appartient à la zone montagneuse du Nord-Est du Moyen-Atlas, et est située dans une zone clé de biodiversité « KBA », d'importance internationale, il répond à plusieurs critères et seuils établis pour identifier les sites d'importance pour la biodiversité, y compris les zones importantes pour les oiseaux et la biodiversité, les sites de l'Alliance pour Zéro extinction et les zones clés pour la biodiversité « KBA » identifiées par le processus de profil d'écosystème méditerranéen du CEPF 2010. La taxonomie et la nomenclature suivent la Liste rouge 2008 de l'UICN (IUCN, 2008; KBA, 2023).

Le site abrite une population importante des espèces suivantes qui, bien que n'ayant pas encore été évaluées par la Liste rouge de l'IUCN à l'échelle mondiale, sont considérées comme ayant une aire de répartition restreinte, par conséquent, le site a été labellisé selon le critère KBA « irremplaçabilité 1 » : Plantae: *Artemisia flahaultii*, *Centaurea theryi*, *Cicer atlanticum* et *Koelia embergeri*.

Vu son emplacement et son régime hydrologique, le site de la guelta se caractérise par une flore et une faune invertébrée très intéressante ("CHM," 2006), le Tadorne casarca et le Colvert sont des oiseaux nicheurs connus dans la région de la guelta, et ils sont probablement les seuls migrateurs hivernants potentiels lorsque les pluies surviennent suffisamment tôt pour permettre le remplissage de la guelta en eau.

En effet, la zone d'étude est proche du parc naturel de Tazekka, situé à une vingtaine de kilomètres au nord de la guelta Tameda, dans la partie NE du Moyen-Atlas. En raison de la remarquable richesse de ce site, la zone du massif de Tazekka (Fig. 8) est inscrite dans la loi des parcs nationaux et des zones protégées.



Figure 8 : Vue panoramique du Parc National de Tazekka montrant la richesse du parc en écosystèmes forestiers.

Le parc national de Tazekka s'étale sur une superficie d'environ 11 000 ha, ce site montagneux atteint une altitude de 1980 mètres avec le mont Jbel Tazekka, souvent enneigé, entre octobre et avril. Il regorge de ressources naturelles variées, notamment des cascades, le gouffre de Friouato, des grottes, des crêtes escarpées, des vallées étroites et de nombreuses sources. Le parc de Tazekka abrite de vastes étendues de forêts de cèdres, de chênes verts, de chênes-zène et de chênes-lièges (Fig. 9) (Fougrach et al., 2007).

Sur le plan de la diversité forestière, la richesse du parc en écosystèmes forestiers bénéficie d'une position de grande importance au sein du réseau des aires protégées au Maroc. Il abrite un nombre de plantes vasculaires important, d'environ 506 espèces, ce chiffre représente près de 12% du nombre total des plantes au niveau national (Site web du Parc National de Tazekka, <https://www.tazekka.com/decouvrir.html>).



Figure 9 : Photos montrant la diversité forestière du Parc National de Tazekka qui abrite de vastes étendues de forêts de cèdres, de chênes verts, de chênes-zène, chênes kermès, et de chênes-lièges (AMEPN, 2020).

La faune est également remarquable et rare, bien que malheureusement certaines espèces, telles que la panthère, le lynx caracal et la hyène rayée, aient disparu assez récemment du territoire du parc national de Tazekka. Actuellement, le parc abrite une faune diversifiée et spectaculaire, se trouvant dans un environnement propice et un habitat favorable à leur épanouissement et à leur développement (AMEPN, 2020).

Le parc de Tazekka est considéré comme un territoire pour la reconstitution de la faune sauvage disparue, il se caractérise par une particularité de la faune par la présence de quelques cerfs de Berbérie (Ramzi et al., 2019), espèce emblématique du parc réintroduite après sa disparition dans les années 90. Autres animaux visibles sur le parc : la salamandre, le gypaète, le sanglier, la loutre, le porc-épic à crête. Il est également important de noter que de nombreux oiseaux ont élu domicile dans ce site préservé, notamment des vautours, des faucons pèlerin et des aigles (AMEPN, 2020).

VII. CARACTÉRISTIQUES SOCIO-ÉCONOMIQUES

La région de la guelta de Tameda abrite une population totale de l'ordre de 8243 habitants dont la totalité vit en aval de la retenue d'eau de la guelta (RGPH, 2014). Des petits douars sont implantés sur les terrasses de l'oued dans la localité de Tahfour Ait N'smaal au nord de la guelta. La densité de population dans le bassin versant de Haut Melloulou est faible en particulier dans les altitudes élevées, avec moins de 20 habitants par km² à partir de 2 000 m ("RGPH," 2014).

La situation géographique de Tameda lui confère une grande variété bioclimatique (subhumide à humide de haute montagne) et une importante diversité biologique avec des associations végétales, des espèces de mammifères et des espèces d'oiseaux (Naggar, 2013).

La cédraie, qui s'étend sur des superficies importantes localisés dans les versants de la guelta, représente depuis toujours un enjeu stratégique, sur le plan écologique et socio-économique, En effet, les cédraies constituent :

- un espace important pour la production de bois, de chasse et d'activités d'écotourisme;
- un patrimoine contribuant à la préservation des sols, des ressources en eau et de la diversité biologique.

Cependant, le moyen Atlas est considéré comme région forestière et pastorale de premier rang, constituant une zone de conservation de l'écosystème du cèdre par excellence, puisqu'elle réfugie 80 % de la superficie de la cédraie au Maroc (Cheddadi et al., 2022).

VIII. CONCLUSION

La guelta de Tameda est un écosystème important dans le moyen atlas, elle présente un intérêt important sur le plan scientifique. Il s'agit d'un microrefuge fragile (El Hasnaoui et al., 2020).

Les écosystèmes de montagne avec le cèdre de l'Atlas endémique sont considérés comme des châteaux d'eau au Maroc, cette fonction hydrologique fondamentale constitue une motivation supplémentaire pour la protection des populations de cèdres de l'Atlas au Maroc, qui sont abritées dans plusieurs parcs nationaux et sont reconnues comme faisant partie intégrante du patrimoine national.

CHAPITRE II : MATÉRIELS ET MÉTHODES

I. INTRODUCTION

La reconstitution de paléoclimat et paléo-environnement basée sur l'étude des archives sédimentaires nécessite une approche multidisciplinaire. Comme cela a été réalisé dans des études similaires (Cheddadi et al., 1998; Lamb et al., 1999; Tabel et al., 2016; Cheddadi et al., 2017; El Hasnaoui et al., 2020) et afin de caractériser les conditions climatiques et environnementales du passé d'après les archives sédimentaires des lacs, nous nous sommes intéressés à leur identification par carottage et à travers divers indicateurs (granulométrie, géochimie, minéraux argileux et palynologie).

En outre, pour établir une échelle chronologique des événements sédimentologiques passés, des datations radiométriques ont été réalisées ; elles sont basées sur le radiocarbone ^{14}C dont les propriétés chimiques (réactivité vis-à-vis des particules) et physiques (périodes de désintégrations, rayonnement gamma) permettent une datation des échantillons mais qui nécessite une calibration pour obtenir des âges calendaires. Pour cela il existe des outils de calibration tels que Calib (CALIB 14C Calibration Program, 1993). En outre, des analyses granulométrique, géochimique et celles des minéraux argileux ont été effectuées sur des sédiments superficiels prélevés sur le lido et dans le bassin versant pour caractériser en surface la nature du matériel sédimentaire autour et dans la guelta.

II. CAMPAGNES DE TERRAIN

En avril 2017, nous avons prélevé une carotte de 6 mètres de long ($33^{\circ}48'51''\text{N}$, $4^{\circ}5'1''\text{W}$, 1470m snm) à Guelta Tameda (TAM01, Fig. 2, 10-A et B) à l'aide d'un carottier russe de 50cm de long et 8cm de section. La longueur totale du carottage se compose de 12 sections de 50 cm chacune (Fig. 10-C). La résolution de l'échantillonnage a été de 2 cm pour toute la carotte. Les échantillons prélevés, environ 20 g par niveau, ont fait l'objet d'une analyse palynologique (El Hasnaoui et al., 2020).

Nous avons analysé la teneur en minéraux argileux par diffraction des rayons X (XRD), la taille des grains de sédiments à l'aide d'un granulomètre laser, les éléments chimiques à l'aide d'une fluorescence X (XRF) et la teneur en grains de pollen fossile.

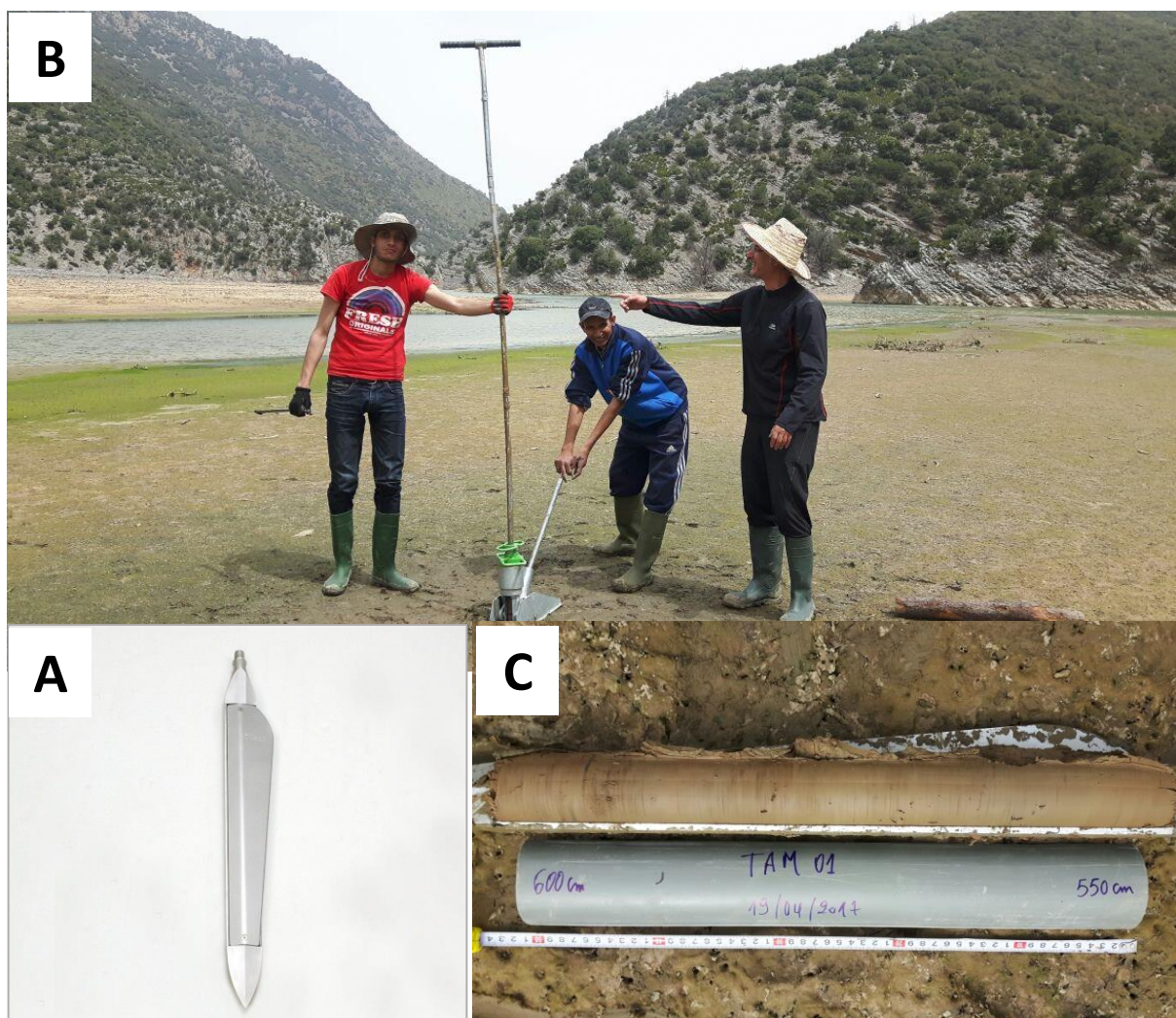


Figure 10 : Emplacement et appareillage de carottage utilisé pour la séquence de TAM01. A : site de carottage au niveau de la guelta Tameda (33°48'51"N, 4°5'1"W, 1470m snm). B : carottier russe de 50 cm de longueur et 8 cm de section. C : section de 50 cm de la carotte TAM01 montrant les sédiments argileux de la guelta avec des niveaux noirâtres ligneux.

III. MÉTHODES ANALYTIQUES ADOPTÉES

Sur les sédiments carottés, différentes méthodes analytiques ont été employées, elles sont récapitulées sur la figure 11 et le détail des protocoles et outils analytiques utilisés, est fourni dans ce paragraphe. Ces analyses ont été réalisées dans différents laboratoires à savoir ceux : Institut des Sciences de l'Evolution (ISEM) à l'Université de Montpellier, Géosciences de l'Université de Montpellier, à l'Institut Scientifique, Laboratoire de Géophysique et Risques Naturels, à la Faculté des Sciences de Rabat - Université Mohammed V et la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Cadi Ayyad de Marrakech. Les mesures du ^{14}C ont été faites au niveau de LM14C au CEA (Commissariat à l'énergie atomique, France).

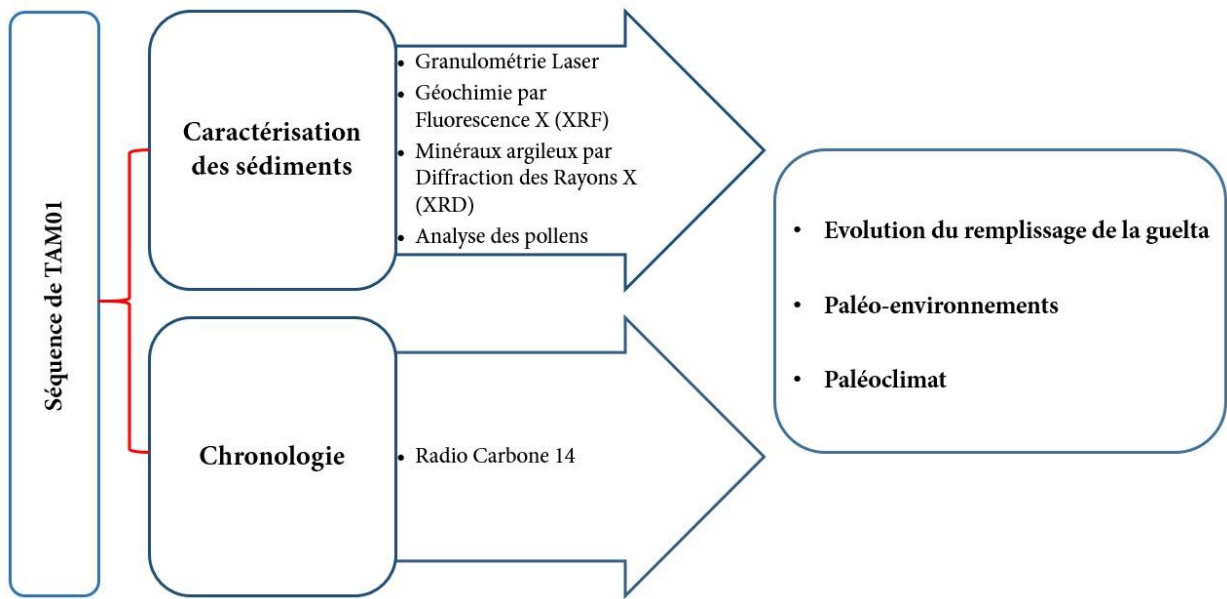


Figure 11 : Schéma des approches méthodologiques adoptées dans l'étude dans le but de reconstruire le paléoclimat et le paléo-environnement de Tameda à travers la caractérisation de la séquence sédimentaire TAM01 par la granulométrie laser, XRF, XRD et l'analyse des pollens. La chronologie a été faite par Les mesures du 14C.

III.1. GRANULOMÉTRIE LASER

Les variations granulométriques sont le reflet des modifications de la dynamique sédimentaire (Paola et al., 1992; Visher, 1969). Pour l'analyse granulométrique de TAM01 nous avons utilisé le granulomètre Beckman Coulter LS 130 à diffraction laser du laboratoire Géosciences Montpellier (Fig. 12) et à la Faculté des Sciences et Techniques de Marrakech. Ce granulomètre permet d'analyser les particules sédimentaires dans la gamme allant jusqu'à 2000 μm . Les paramètres granulométriques ont été calculés selon (Folk and Ward, 1957). D'après ces paramètres nous avons identifié la taille des grains; sable fin (200-50 μm), limon grossier (50-20 μm), limon fin (20-2 μm) et argile (< 2 μm) (Fig. 21 et 22). La texture de la surface du quartz reflète les résultats de l'environnement éolien original (observation sur le microscope).



Figure 12 : Granulomètre Beckman Coulter LS 130 à diffraction laser du laboratoire des Géosciences de l'Université de Montpellier, utilisé pour analyser les particules sédimentaires dans la gamme allant jusqu'à 2000 μm . Les classes granulométriques utilisées sont : Argile < 2 μm Limons fins 2 μm à 20 μm , Limons grossiers 20 μm à 50 μm , Sables fins 50 μm à 200 μm , Sables grossiers 200 μm à 2 000 μm .

III.2. DIFFRACTOMÉTRIE DES RAYONS X (XRD)

La Diffraction des Rayons X (XRD) est une technique de caractérisation des matériaux environnementaux (sols, roches, sédiment). Cette méthode a été utilisée depuis une vingtaine d'années avec différents logiciels de détermination des diagrammes de diffraction des minéraux argileux (Bouchet et al., 2000; Drits and Plançon, 1994; Hubert et al., 2009).

Les diagrammes de XRD ont été obtenus avec un diffractomètre XRD-6100 Shimadzu (Fig. 13), qui fonctionne sous une tension de 40 kV et une intensité de 30 (mA) avec la radiation $\text{Cu K}\alpha$ comme source de rayonnement. La XRD a été réalisée sur les poudres obtenues par broyage des échantillons de la carotte TAM01.

Les échantillons de Tameda ont été analysés à l'Université Mohammed V de Rabat - Faculté des Sciences ; entre 5 et 10 g d'échantillon ont été utilisés pour l'extraction de la phase argileuse (fraction inférieure à 2 μm).

Les diffractogrammes sont obtenus à partir d'échantillons placés directement sur la lame séchée à l'air, sous forme de poudre dans un porte-échantillon classique. C'est le diagramme de référence pour évaluer des déplacements de raies occasionnés par les autres traitements.

Les diffractogrammes montrent des pics superposés rendant la lecture et l'identification des phases plus complexes.



Figure 13 : Diffractomètre XRD-6100 Shimadzu de la Faculté des Sciences de Rabat, utilisé pour caractériser les matériaux des sédiments obtenus, l'analyse a été réalisée sur les poudres obtenues par broyage des échantillons de la carotte TAM01

L'interprétation des diffractogrammes est obtenue par le logiciel «Match!» (Putz and Brandenburg, 2019). Les résultats sont améliorés à l'aide d'un modèle d'analyse quantitative par un calcul de «raffinement Rietveld» utilisant un programme cristallographique «FullProf» principalement développé pour l'analyse de Rietveld (affinement du profil de structure) des données de diffraction des rayons X (Rietveld, 2014). L'existence d'un pic en 2θ correspond à une phase minéralogique de feuillets à structure lamellaire notés sur les diffractogrammes qui sont tracés pour chaque niveau échantillonné de la carotte.

III.3. ANALYSE DE LA RUGOSITÉ DU TERRAIN

L'indice de rugosité du terrain (TRI) est une mesure de la différence d'altitude entre une cellule de la grille et ses huit cellules adjacentes sur une zone maillée numérique (Riley et al., 1999). Ces derniers auteurs ont fourni la classification de la rugosité du terrain suivante:

TRI	Type de terrain
0 - 80	Niveau
81 - 116	Presque niveau
117 - 161	Légèrement rugueux
162 - 239	Intermédiairement rugueux
240 - 497	Modérément rugueux
498 – 958	Très rugueux
959 – 4367	Extrêmement rugueux

Tableau 2 : Classification de terrain utilisée par l'indice de rugosité du terrain (TRI), correspond à une mesure de la différence d'altitude entre une cellule de la grille et ses huit cellules adjacentes sur une zone maillée numérique déduite à partir d'un MNT (Riley et al., 1999)

Les huit valeurs de dénivelé sont mises au carré (pour obtenir une valeur positive) puis moyennées. Le TRI correspond à la racine carrée des carrés moyennés qui fournissent une différence d'élévation moyenne entre chaque point du terrain maillé de cellules (quelle que soit la taille des cellules de la grille) et les cellules adjacentes (Riley et al., 1999).

Nous avons utilisé QGIS GIS (QGIS Development Team, 2019) pour mesurer le TRI à partir d'un DEM ("EarthExplorer," 1996) qui couvre le bassin versant de Guelta Tameda et l'avons comparé à une autre zone des montagnes du Rif où les enregistrements de pollen fossile sont disponibles.

III.4. ANALYSE PAR FLUORESCENCE X (XRF)

La carotte TAM01 a été analysé à l'aide du scanner Niton XL3t GOLDD+ XRF analyzer (Fig. 14-B) au Laboratoire de Géosciences, Université de Montpellier (Fig. 14-A). Les mesures ont été effectuées tous les 2 cm avec un temps de comptage de 120s et une intensité d'accélération de 50 kV. Ce système est basé sur les propriétés spectrales des éléments chimiques, qui lors d'une exposition à une source de rayons X, émettent un rayonnement de fluorescence X. Ce dernier est alors capté par un détecteur XRF placé à 45° par rapport à la surface du sédiment. Le traitement du signal enregistré est alors réalisé par un logiciel de modélisation qui permet de connaître les variations d'abondance (pics) des éléments chimiques au cours du temps. Les données résultantes sont des concentrations d'éléments en ppm (partie par million).

Les analyses XRF nous ont permis d'estimer la teneur en 22 éléments chimiques parmi lesquels nous avons sélectionné Cu, Pb, Fe, K, Ca et Sr (Fig. 20) car leur teneur peut être affectée par les activités humaines.

Tableau 3 : les éléments chimiques de la séquence de Tameda retenus par analyse XRF

Principaux éléments	Métaux lourds	Eléments traces
Ca, Si, Al, Fe, K, Mg, Ti, Mn	Cu, Zn, Pb, Cr, As, V	Ba, Zr, Sr, Rb, Nb

Nous avons utilisé une analyse en composantes principales (PCA) pour identifier les proximités et les écarts entre les éléments géochimiques dans les différents échantillons sédimentaires et obtenir une distribution de ces éléments. La PCA a été appliquée à 11 éléments: Ca, Si, Al, K, Fe, Ti, Pb, V, Zr, Sr et Rb.



Figure 14 : A : Laboratoire de Géosciences à l'Université de Montpellier. Les mesures XRF ont été effectuées tous les 2 cm avec un temps de comptage de 120s et une intensité d'accélération de 50 kV. L'appareil émet un rayonnement de fluorescence X capté par un détecteur XRF placé à 45° par rapport à la surface du sédiment. B : Générateur à fluorescence-X mobile Niton XL3t GOLDD+

IV. CADRE CHRONOLOGIQUE

Onze datations au ^{14}C ont été obtenues dont quatre n'ont pas été retenues pour le modèle âge/profondeur car elles montrent des inversions avec le schéma chronologique suggéré par sept dates. Nous avons utilisé la librairie CLAM (Blaauw, 2010) importé dans le logiciel R pour calibrer les datations ^{14}C (Tab. 4) et élaborer le modèle d'âge (Fig. 21). La

courbe d'étalonnage utilisée est IntCal13.14C. La séquence sédimentaire TAM01 couvre les 2200 dernières années.

Dans la présente étude, une série de méthodes à haute résolution allant de l'analyse granulométrique, géochimique, de minéraux argileux et de bio-indicateur, à la datation ^{14}C , ont été appliquées sur les sédiments après carottage de Tameda. En outre, dans le but de corréler les apports terrigènes avec les dépôts lacustres, des analyses granulométrique et géochimique et celles des minéraux argileux ont été réalisées sur des sédiments de la séquence TAM01. Basée sur toutes ces analyses, une approche multi-proxies est utilisée afin de reconstituer les paléoclimats.

Section de la carotte (cm)	Prof. (cm)	^{14}C âge BP	SD	Min âge cal BP	Max âge cal BP	Probabilité	Lab numéro	Matériel daté
50-100	95	210	30	144	215	48.6	SacA50465	Bulk
100-150	148	165	30	132	230	49.7	SacA50466	Bulk
150-200	190	350	30	315	412	53.9	SacA50467	Bulk
200-250	240	390	30	427	509	69.3	SacA50468	Bulk
250-300	284	250	30	272	323	54.8	SacA50469	Bulk
300-350	330	1785	30	1686	1814	62.4	SacA50470	Bulk
350-400	363	1185	30	1052	1182	88.4	SacA50471	Bulk
400-450	445	185	30	137	224	53.6	SacA50472	Bulk
450-500	490	1910	30	1807	1928	91.2	SacA50473	Bulk
500-550	530	2225	30	2153	2278	75.7	SacA50474	Bulk
550-600	590	2235	30	2154	2273	72.4	SacA50475	Bulk

Tableau 4 : Onze dates ^{14}C obtenues pour La séquence de TAM01. Le modèle âge/profondeur développé dans les figures 20 et 21 est basé sur sept dates (bleu) et exclut quatre dates (rouge) car elles montrent des inversions avec le schéma chronologique suggéré par sept dates (bleu). Les tranches d'âges calibrées sont à des intervalles de confiance de 95 %.

V. ANALYSE DES POLLENS

Les grains de pollen fossile ont été extraits selon une procédure standard utilisant du HCl froid (10%) puis du KOH chaud (10%) pour éliminer les carbonates et les acides humiques

solubles, respectivement. Le chlorure de zinc de densité 1,8 ($ZnCl_2$) a été utilisé pour séparer par différence de densité la matière organique, dont les grains de pollen, des particules sédimentaires. Après centrifugation le surnageant content les grains de pollens (moins denses) sont récupérés. L'acétolyse (anhydrique acétique + acide sulfurique) à 80°C a finalement été utilisée pendant 2 min pour éliminer la matière organique restante. Le résidu restant a été dilué avec un volume connu de glycérine. Le résidu dilué de chaque échantillon de sédiment fossile a été monté sur une lame de microscope et les grains de pollen ont été identifiés et comptés à l'aide d'un microscope optique (Leica DM750) (Fig. 15-D). En dessous de 190 cm, nous avons analysé 41 échantillons contenant moins de 100 grains de pollen. Ces échantillons ont été écartés du diagramme pollinique final et de la carotte sédimentaire entre 600 cm et 190, ce qui correspond à la période entre 2000 et 500 cal. BP, est considéré comme stérile. Les pourcentages de pollen des échantillons restants, provenant de la partie supérieure de TAM01, ont été calculés à l'aide de la somme totale de pollen (Fig. 19) qui comprend les arbres, les arbustes et les herbes, mais exclut les plantes aquatiques locales (spores Equisetum, Monolete et Trilete, et Polypodiacées).

La résolution finale du temps d'échantillonnage est d'environ 30 ans. Nous avons effectué un regroupement hiérarchique contraint en utilisant le package R « rioja » v0.9-21 (Juggins, 2017) avec R v3.6.3 (R Core Team, 2020) pour configurer les zones polliniques (Fig. 19). L'analyse a été effectuée sur le nombre total de taxons identifiés (81) dans tous les échantillons fossiles.

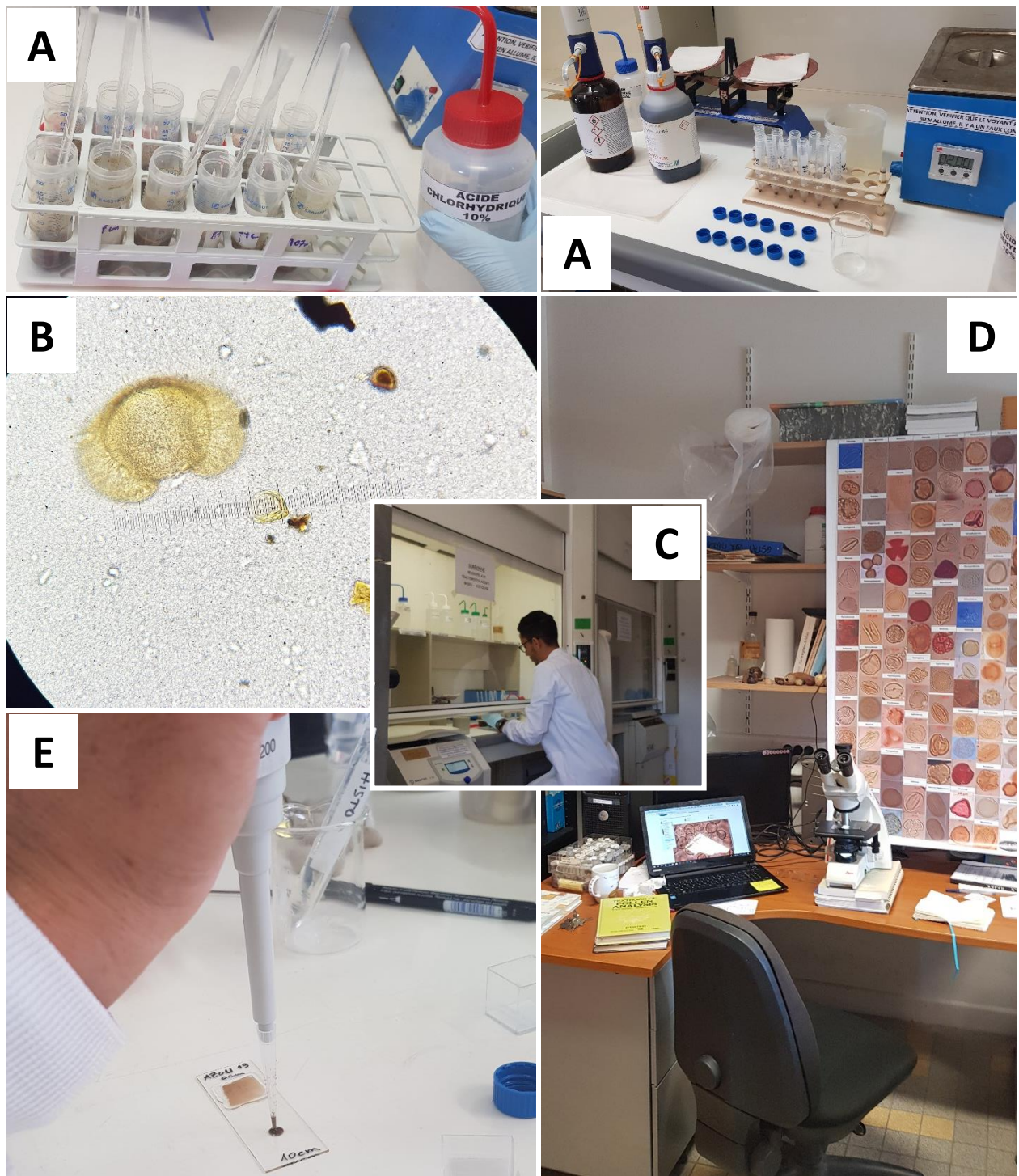


Figure 15 : Analyse des pollens de la séquence TAM01 au laboratoire (C) de l'Institut des Sciences de l'Evolution à l'Université de Montpellier. Les grains de pollen fossile ont été extraits selon une procédure standard (A), Le résidu de chaque échantillon de sédiment fossile a été monté sur une lame de microscope (E) et les grains de pollen (B) ont été identifiés et comptés à l'aide d'un microscope optique (D) Leica DM750.

VI. CONCLUSION

Dans la présente thèse, une série de méthodes à haute résolution allant de l'analyse granulométrique, géochimique, de minéraux argileux et de pollens, à la datation isotopique ^{14}C , ont été appliquées sur les sédiments après carottage de la guelta de Tameda. En outre, dans le but de corrélérer les apports terrigènes avec les dépôts lagunaires lacustres, des analyses granulométrique et géochimique et celles des minéraux argileux ont été réalisées sur des sédiments prélevés, particulièrement dans la partie sud de la guelta.

Basée sur toutes ces analyses, une approche multi-proxies est utilisée afin de reconstituer le paléoclimat et le paléo-environnement voire le remplissage global de ce microrefuge.

**CHAPITRE III : LOCALISATION DES MICROREFUGES
NORD-AFRICAINS POUR LES ESPÈCES D'ARBRES DE
MONTAGNE A PARTIR DE LA RUGOSITÉ DU TERRAIN
ET DES ARCHIVES FOSSILES**

I. INTRODUCTION

Les réponses écologiques au changement climatique récent montrent que les espèces végétales sont confrontées à des défis majeurs pour survivre dans leur rayon actuel (Wiens, 2016). En Afrique, la menace pour la plupart des espèces combine désormais le changement climatique en cours et l'augmentation de l'impact anthropique direct (Boko et al., 2007). Cette double menace des espèces est aiguë dans la région méditerranéenne (Klausmeyer and Shaw, 2009; Henne et al., 2013) qui est un hotspot de la biodiversité (Myers et al., 2000) et où de nombreuses espèces reliques et endémiques sont menacées par l'extinction (Malcolm et al., 2006). En 2013, l'une des espèces forestières les plus emblématiques de la Méditerranée, le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière), a été ajoutée à la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (« La liste rouge de l'UICN des espèces menacées », 2019) en tant qu'espèce menacée d'extinction dans la lumière de la tendance à la baisse de ses populations au Maroc et en Algérie.

Le Maroc représente une zone idéale pour étudier les impacts passés des changements environnementaux et des activités anthropiques sur les écosystèmes, en particulier sur les espèces d'arbres de montagne. Comme la plupart des pays méditerranéens, le Maroc a connu une aridité croissante au cours des cinq mille dernières années (Jalut et al., 2009) avec une tendance plus prononcée au cours des dernières décennies (Benassi, 2008, Bell et al., 2019). Dans les montagnes du Rif, la surface de répartition du cèdre endémique de l'Atlas a diminué d'environ 75 % au cours des cinq dernières décennies (Cheddadi et al., 2017) en raison de la sécheresse croissante. Cette aridification climatique naturelle est observée dans le monde entier (Maslin et al., 2001) mais elle est plus aiguë et a un impact direct marqué sur les écosystèmes forestiers méditerranéens (Colombaroli et al., 2009; Carrión et al., 2010) à travers une diminution de la disponibilité d'eau et une augmentation de la fréquence des feux (Vannière et al., 2011). Le Maroc possède une grande variété de paysages et de (micro) climats qui ont joué un rôle majeur dans le maintien d'une importante biodiversité d'écosystème. Aujourd'hui, environ un quart des espèces végétales du Maroc sont endémiques (Monographie électronique de la flore marocaine, 2016) et beaucoup, parmi lesquelles le cèdre de l'Atlas, sont menacées d'extinction ("Liste rouge de l'UICN des espèces menacées", 2019).

Le réchauffement climatique et l'aridification que connaît actuellement le Maroc ont un

impact notable sur les écosystèmes de montagne et en particulier sur les forêts de cèdres de l'Atlas (Linares et al., 2011). Les observations sur le terrain (Rhanem, 2011) et les simulations de modèles de végétation (Cheddadi et al., 2017) montrent que la limite altitudinale inférieure a migré vers le haut de plus de 100 m au cours des cinq dernières décennies. Dans les montagnes du Rif, les populations de cèdre de l'Atlas se sont fortement fragmentées et les populations restantes sont confinées dans des microrefuges (sensu Rull, 2009) où les conditions environnementales locales dans les montagnes marocaines sont encore adaptées et l'impact humain est réduit (Cheddadi et al., 2017). Les microrefuges situés dans les zones montagneuses peuvent offrir des conditions locales appropriées, y compris le microclimat, pour leur survie à long terme jusqu'à ce qu'un climat plus favorable permette leur ré-expansion.

Le secteur d'étude subit d'importantes fluctuations annuelles et saisonnières des précipitations. La masse d'eau peut atteindre 46 ha à son extension maximale avec un périmètre de 5 km et peut diminuer jusqu'à environ 33 ha lors de sécheresses sévères telles que celles survenues en Afrique du Nord entre 1980 et 1990 (Tucker et al., 1991; Esper et al., 2007). En raison de ces changements annuels du niveau du lac, le site de carottage de TAM01 (Fig. 16) peut être hors de l'eau pendant la saison estivale, ce qui affecte le contenu chimique des sédiments et conduit à une dégradation accrue de la matière organique (grains de pollen).

Les montagnes environnantes sont constituées de calcaires dolomitiques du Lias inférieur et moyen et de formations tendres de calcaires triasiques recouvertes à plus de 70 % par une forêt mixte dense de cèdres de l'Atlas (*Cedrus atlantica*), chêne vert (*Quercus coccifera*), chêne à feuilles caduques (*Q. canariensis*) et le pin (*Pinus halepensis*).

Dans ce chapitre, nous étudions une zone dans le nord-est des montagnes du Moyen Atlas où une population saine de cèdre de l'Atlas est isolée autour d'un lac de haute altitude.

Nous avons réalisé un carottage dans le lac pour étudier la relation entre les populations locales de cèdre de l'Atlas et les récents changements environnementaux locaux. De plus, nous avons utilisé un système d'information géographique (SIG) pour analyser la topographie du bassin versant et collecté des informations de base sur l'occupation humaine locale moderne afin d'évaluer la persistance potentielle à long terme de la population isolée de cèdre de l'Atlas in situ sous le changement climatique en cours.

II. LA CAROTTE SÉDIMENTAIRE DU LAC TAMEDA

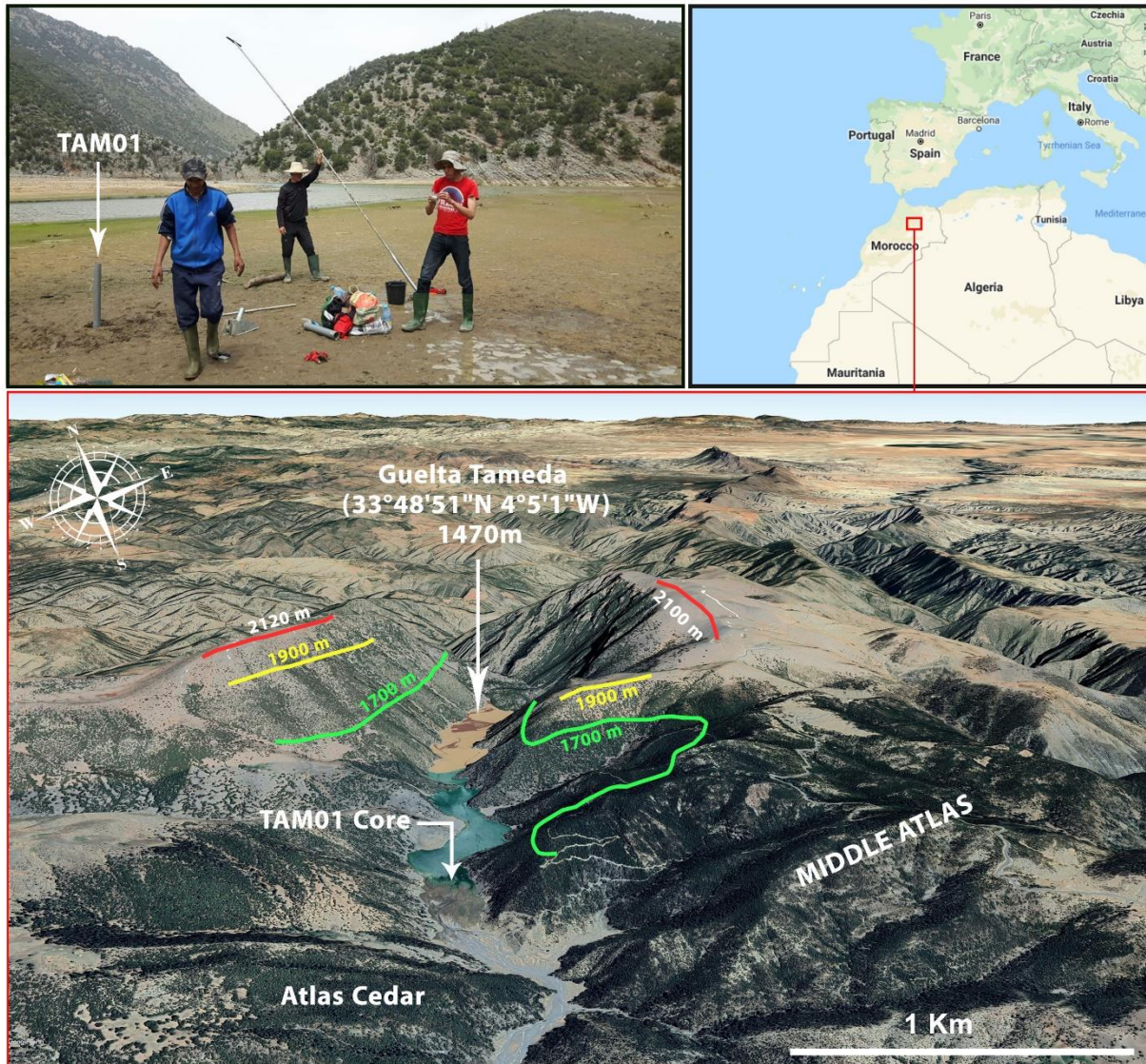


Figure 16 : Carte de la zone étudiée dans les montagnes du Moyen Atlas au Maroc (Google Earth, 2018), montrant la localisation et la morphologie de Guelta Tameda et le site de carottage de TAM01. Les lignes colorées donnent une élévation approximative autour du site

Onze datations au radiocarbone ont été obtenues à partir de sédiments organiques de Bulk (Tab. 4). Nous avons utilisé CLAM (Blaauw, 2010) pour effectuer une régression polynomiale, pondérée par les probabilités calibrées, pour construire un modèle âge/profondeur pour TAM01 (Fig. 21). La courbe d'étalonnage utilisée est IntCal13.14C. Les estimations ponctuelles d'âge calendaire pour chaque profondeur sont basées sur la moyenne pondérée de toutes les courbes âge-profondeur. La faible précision des sédiments massifs datés est liée au manque de macro-restes organiques dans TAM01, ce qui aurait certainement fourni des datations ^{14}C plus précises. Le bassin versant calcaire avec des effets d'eau dure variables probables (Lamb and van der Kaars, 1995) est une source potentielle d'imprécision

de datation et peut expliquer les âges inversés. Ces contraintes de datation pourraient affecter la confiance dans le modèle d'âge. La meilleure régression polynomiale globale correspond à sept dates et exclut quatre dates qui ne correspondent pas au meilleur ajustement. Le modèle âge/profondeur suggère que la séquence TAM01 couvre les 2000 dernières années. Le modèle d'âge fournit un taux de sédimentation moyen d'env. 3 cm par décennie. Le biais de datation potentiel lié à l'effet de l'eau dure d'environ 100 ans sur les 2000 dernières années (Lamb and van der Kaars, 1995) ne devrait pas affecter les conclusions de la présente étude car nous ne nous concentrons pas sur un événement centenaire spécifique mais plutôt sur la présence du cèdre de l'Atlas dans le Moyen Atlas au cours des derniers millénaires et sa relation avec l'environnement local.

III. RÉSULTATS

III.1. Rugosité du terrain

Nous avons choisi de comparer deux zones qui ont des surfaces géographiques similaires (environ 40 à 50 km²) et où le cèdre de l'Atlas est aujourd'hui présent en populations fragmentées. L'analyse sur terrain de la rugosité dans la partie NE du Moyen Atlas fournit des valeurs élevées, en particulier dans le bassin versant de la Guelta Tameda (Fig. 17) autour de laquelle la chaîne montagneuse présente la plus forte rugosité (TRI > 498). Dans les montagnes du nord-ouest du Rif, on observe des valeurs de TRI beaucoup plus faibles que dans le NE du Moyen Atlas. Comme en est le cas autour du lac Tameda, dans la région du Rif, le cèdre de l'Atlas n'est présent aujourd'hui que dans les zones où le TRI est le plus élevé. Les données fossiles dans la zone étudiée du Rif (Cheddadi et al., 2017, voir figure 17) montrent que le cèdre de l'Atlas est présent au cours des derniers millénaires, même dans les zones à TRI inférieur à celles où il se produit aujourd'hui. Cependant, il n'est plus présent dans les zones à faible TRI des montagnes du Rif. Ainsi, afin d'appréhender l'adaptation du cèdre de l'Atlas dans les zones montagneuses, avec différentes rugosités, aux changements environnementaux passés et potentiellement futurs attendus, nous avons complété nos données SIG de terrain par l'analyse d'une carotte sédimentaire du lac Tameda.

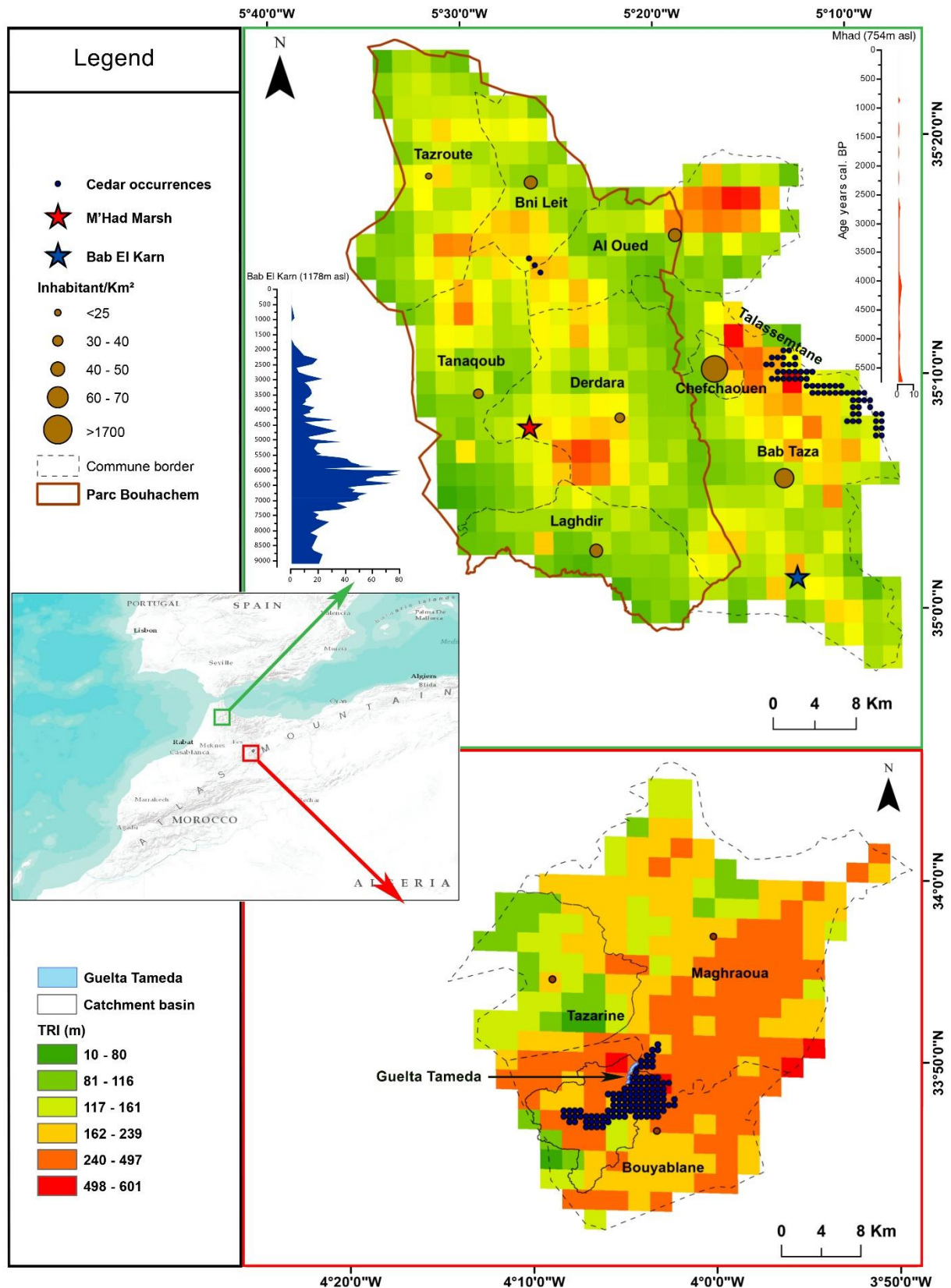


Figure 17 : Indice de rugosité du terrain (TRI) de la partie nord-ouest des montagnes du Rif (panneau du haut), TRI du bassin versant de la Guelta Tameda dans la partie nord-est du Moyen Atlas (panneau inférieur), et l'occurrence de cèdre dans les deux sites. Les pourcentages de pollen des deux sites situés dans les montagnes du Rif (Mhad et Bab El Karn, Cheddadi et al., 2017) sont présentés dans le panneau supérieur.

III.2. Analyses de carottes de sédiments

Les sédiments de TAM01 sont riches en éléments terrigènes principalement des aluminosilicates (Al, Fe, K, Ti, Rb et V) en particulier Si, Fe, K et Ca. Des changements dans la teneur en Fe peuvent indiquer des conditions d'oxydo-réduction dans le lac, des apports détritiques et des changements dans la source des sédiments (Davison, 1993). Le calcium contient à la fois des sources allogéniques et authigéniques, c'est-à-dire par érosion et transport et par précipitation de carbonate successivement (Cohen and McConnaughey, 2003). Les éléments géochimiques jouent différents rôles dans le système lacustre en fonction du processus d'érosion et de l'association des éléments. Par exemple, Si est généralement abondant dans le quartz et de nombreux minéraux d'aluminosilicate, qui est un proxy de l'apport éolien. Cependant, Si peut également être associé à du matériel biogénique (E. K. Peinerud, 2000; Martinez-Ruiz et al., 2015). Ainsi, sa concentration dans TAM01 peut refléter soit des processus d'érosion liés à un ruissellement plus élevé dû à une augmentation des précipitations, soit à une productivité plus élevée du lac liée à des concentrations plus élevées d'autres éléments nutritifs. Le rapport Sr/Ca (Fig. 18) donne une indication de la minéralogie du carbonate de calcium. Les zones dominées par la calcite sont marquées par des valeurs Sr/Ca relativement faibles tandis que les zones dominées par l'aragonite sont caractérisées par des valeurs Sr/Ca élevées. Ce rapport varie également avec la profondeur et peut suggérer des changements importants dans les précipitations sur le bassin versant.

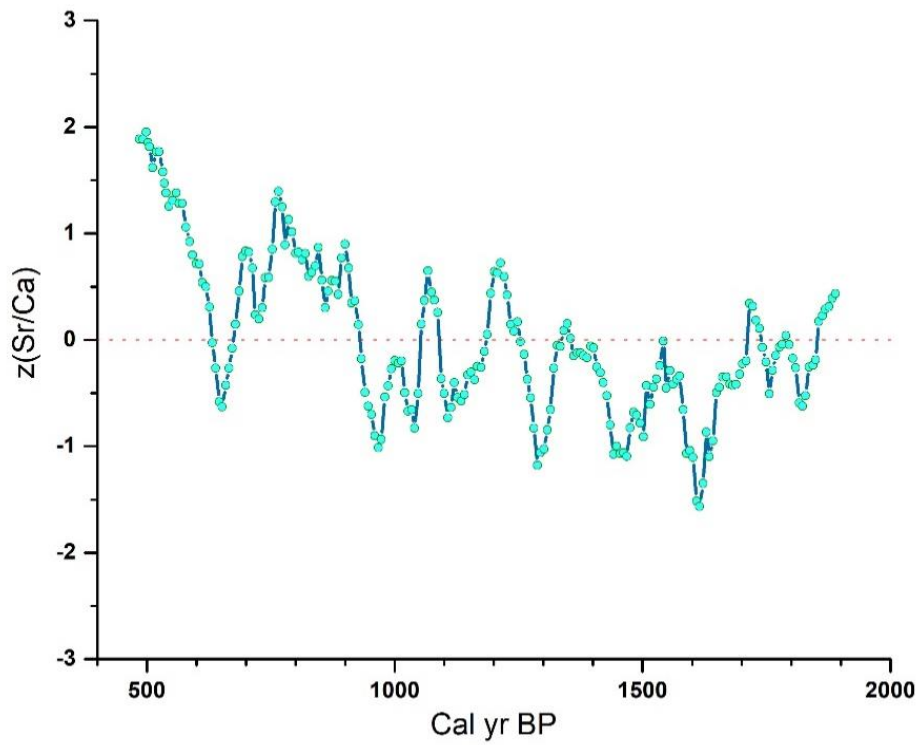


Figure 18 : Moyenne mobile des z-scores du rapport Sr/Ca. Le score z est une mesure des écarts-types qui décrit la distance d'un élément par rapport à la valeur moyenne. Il est calculé selon la formule suivante : $z = (x - \mu) / \sigma$ où, x = variable, μ = valeur moyenne, σ = écart-type).

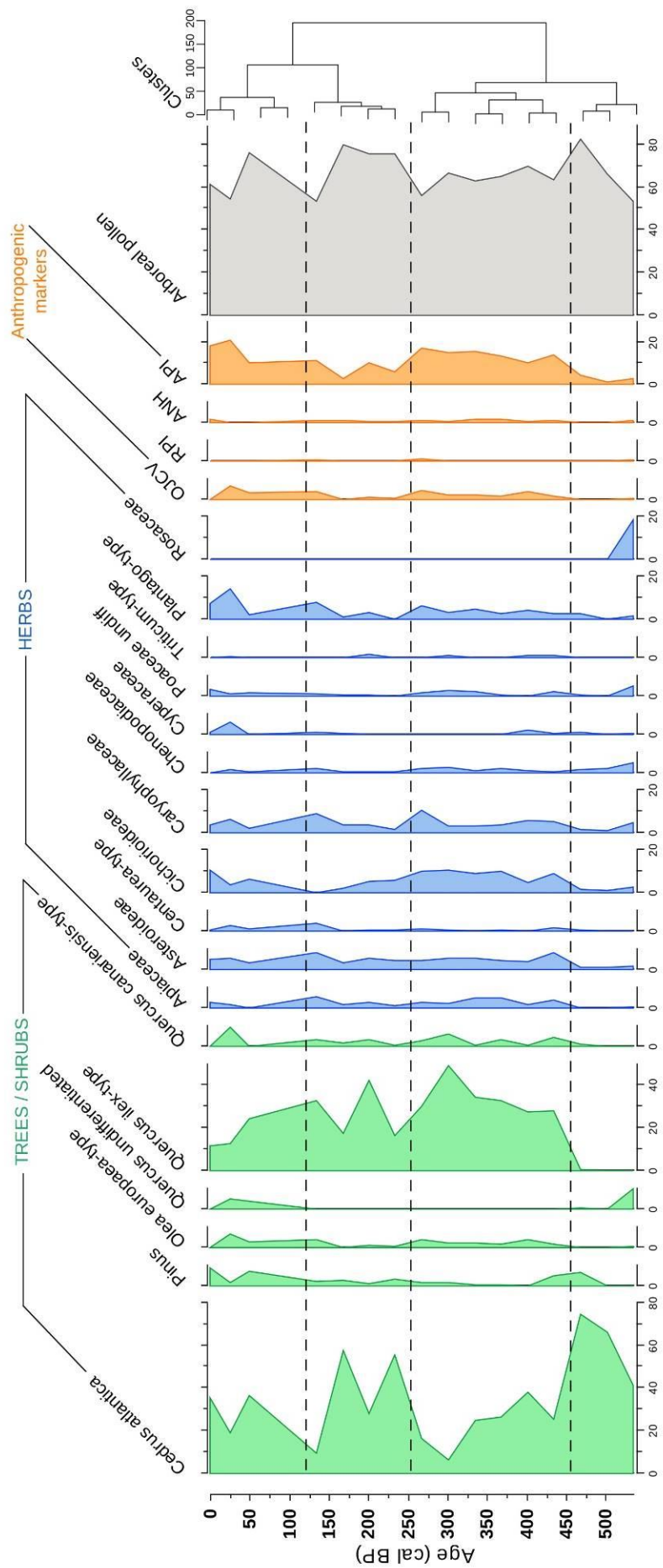


Figure 19 : Diagramme pollinique du noyau TAM01 montrant les abondances relatives des principaux taxons d'arbres et d'arbustes, les pourcentages de marqueurs polliniques anthropiques (API = Anthropogenic Pollen Index ; RPI = indicateurs pastoraux régionaux ; ANH= Anthropogenic nitrophilous herbs ; OJCV = Olea-Juglans- Castanea - Vitis , voir Cheddadi et al. (2019)), les taxons de pollen arboricole (AP) et le regroupement hiérarchique contraint.

Les grains de pollen ne sont bien conservés que dans les 190 cm supérieurs, qui couvrent les 530 dernières années (Fig. 19). Cependant, en raison de problèmes techniques, les analyses XRF n'ont été obtenues qu'entre 180 cm et 600 cm (Fig. 20), ce qui englobe la période comprise entre 400 et 1900 ans cal BP. En fait, la période la plus importante pour détecter les perturbations humaines dans les montagnes de l'Atlas à l'aide de données XRF se situe entre 4000 et 500 cal BP (Cheddadi et al., 2015, 2019) où les activités humaines sont détectables par des changements majeurs dans la géochimie des éléments tels que le fer, le plomb et le cuivre. Après 500 cal. BP ces éléments chimiques sont moins pertinents. Ainsi, le manque de chevauchement entre le pollen et les données XRF n'est pas rédhibitoire dans cette étude puisque chaque proxy environnemental est utilisé à des fins différentes.

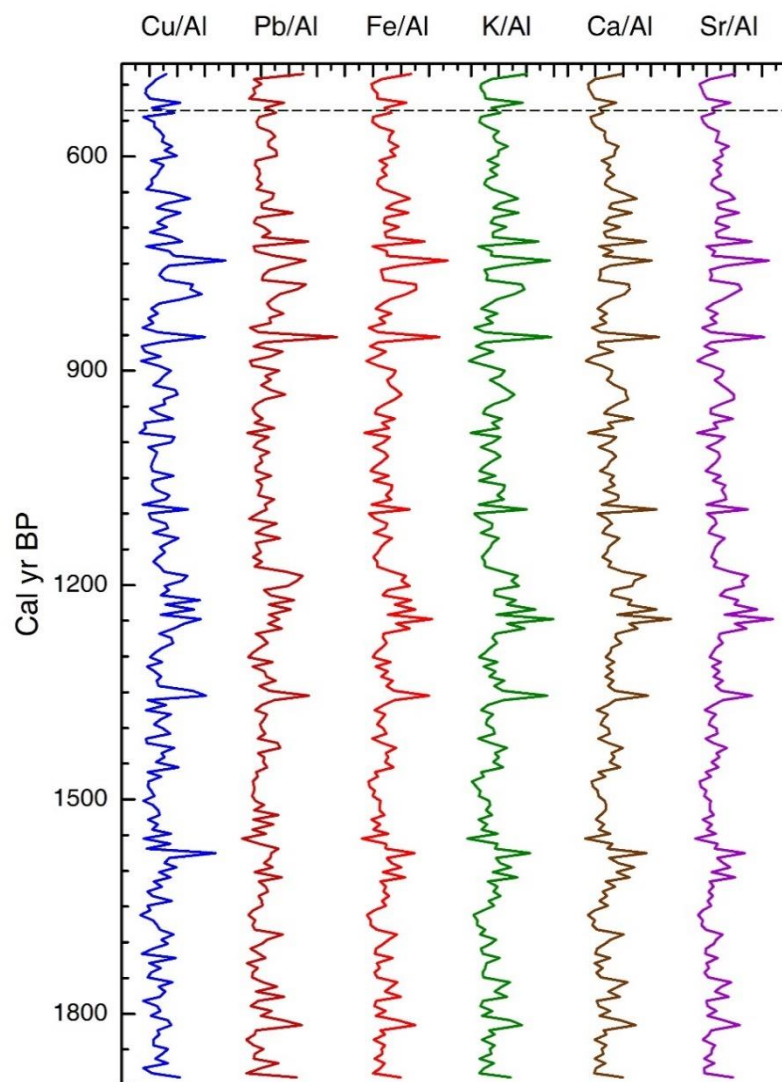


Figure 20 : La fluorescence X a permis de mesurer le cuivre (Cu), le plomb (Pb), le fer (Fe), le potassium (K), le calcium (Ca) et le strontium (Sr) normalisés par l'aluminium (Al). La ligne noire en pointillé montre le chevauchement entre les données XRF et polliniques.

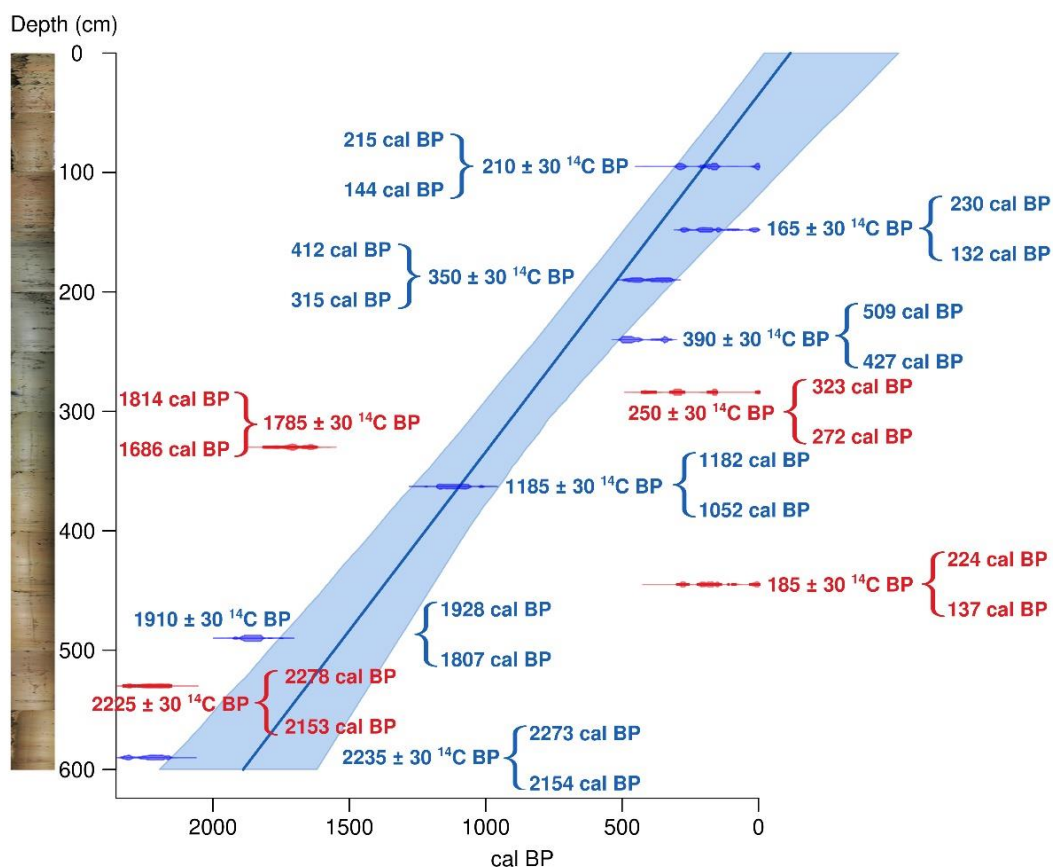


Figure 21 : Modèle âge/profondeur pour TAM01 à l'aide du logiciel CLAM (Blaauw, 2010). Le modèle linéaire correspond à sept dates acceptées (bleu). Quatre dates (en rouge) dévient du modèle polynomial âge/profondeur.

A l'aide d'un clustering hiérarchique contraint sur l'intervalle de temps pollinique, nous décrivons quatre zones caractérisées par une alternance du cèdre de l'Atlas et du chêne vert (Fig. 19). Le cèdre de l'Atlas dominait entre 530 et 450 cal. BP puis entre 250 et 125 cal. BP (zones polliniques I et III) avec des pourcentages polliniques supérieurs à 40 %. Le chêne vert (type *Quercus ilex*) était absent durant la zone pollinique I puis il dominait avec *Olea* et *Pinus* entre 450 et 250 cal. BP et encore après 125 cal. BP (zones polliniques II et IV). Les plantes herbacées montrent des changements mineurs entre 450 cal. BP et le présent. Les principaux marqueurs polliniques des activités humaines au sein de l'indice de pollen anthropique (API), qui sont généralement considérés comme rudéraux ou liés à la culture humaine, sont *Centaurea* et *Plantago*. Ces deux taxons polliniques (genres) ont des occurrences mineures dans TAM01 et aucune de leurs espèces connues liées aux activités humaines (*P. lanceolata*, *P. major/media* et *C. cyanus*, *C. nigra*, *C. scabiosa*) n'est présente aujourd'hui dans le zone d'étude. La tendance générale des taxons polliniques arboricoles et la présence de marqueurs polliniques anthropiques n'indiquent aucun effet causal potentiel d'une activité anthropique

locale sur l'écosystème forestier.

IV. DISCUSSION

Le cèdre de l'Atlas a subi un fort déclin au cours des dernières décennies (Cheddadi et al., 2017). Le déclin en cours a entraîné l'extinction de certaines populations au cours des dernières décennies, une réduction de l'aire de répartition moderne et par conséquent une fragmentation plus prononcée, et un déplacement vers le haut de la limite inférieure d'environ 200 m dans certaines zones du Moyen Atlas (Rhanem, 2011). Dans les montagnes du Rif, l'aire de répartition totale a diminué d'environ 75 % au cours des cinq dernières décennies (Cheddadi et al., 2017). La tendance à la baisse des cèdres de l'Atlas au Maroc est telle qu'il a été inscrit sur la liste rouge de l'UICN comme espèce menacée d'extinction.

Le cèdre de l'Atlas est sensible à la sécheresse récurrente (Kherchouche et al., 2013; Linares et al., 2013) tandis que le chêne vert est tolérant à la sécheresse, encore plus que de nombreuses autres espèces de chênes méditerranéens (David et al., 2007). L'alternance observée de cèdres de l'Atlas et de chênes verts dans le diagramme pollinique (Fig. 19) peut être liée à des périodes de sécheresse plus humides et plus longues. Ainsi, le temps s'étend entre 450 et 250 cal. BP puis au cours des 120 dernières années, où les chênes verts se sont développés, sont probablement plus secs que ceux entre 250 et 120 cal. BP et avant 450 où le cèdre de l'Atlas a pris le pas sur les chênes verts. Cependant, selon la zone étudiée dans les montagnes marocaines, une variable climatique peut avoir un effet plus prononcé sur la composition de l'écosystème forestier qu'une autre. Une augmentation de l'aridité estivale (Bell et al., 2019) ou de la température hivernale (Cheddadi et al., 1998) ou une diminution de la quantité annuelle de précipitations ou de leur saisonnalité (Cheddadi et al., 2017) ou une combinaison complexe de plusieurs des variables climatiques se sont produites dans les montagnes marocaines et ont impacté leurs écosystèmes. Outre les contraintes climatiques complexes, la démographie humaine a augmenté tout au long de la Méditerranée au cours de l'Holocène (Palmisano et al., 2019) et les populations humaines se sont réparties dans les basses terres puis dans les régions montagneuses (Cheddadi et al., 2019; Zhao et al., 2019). Au Maroc, la tendance climatique naturelle et les impacts humains superposés sur le paysage se sont accentués au cours des deux derniers millénaires avec une empreinte encore plus marquée au cours des dernières décennies (Cheddadi et al., 2015, 2017). La perte continue du

couvert forestier nécessite une stratégie scientifiquement fondée et à faible coût social qui peut être une solution facilement applicable pour la préservation des forêts de montagne au Maroc.

Quelle que soit l'explication des décalages de migration entre la vitesse en cours et/ou prévue du changement climatique, principalement le réchauffement (Loarie et al., 2009), et le taux de migration des espèces d'arbres, il semble que de nombreuses espèces ne seront pas en mesure de survivre au réchauffement climatique attendu au cours du 21^e siècle (Corlett and Westcott, 2013) et selon différents scénarios climatiques, le pourcentage de perte d'espèces dans les montagnes méditerranéennes pourrait être très élevé (Thuiller et al., 2005). Il existe de nombreuses options pour préserver les espèces végétales menacées qui font objet de débats. Cependant, quelle que soit la meilleure option scientifique, nous serons confrontés au problème des ressources nécessaires à son application en bordure sud de la Méditerranée. Ainsi, afin d'augmenter les chances d'applicabilité, nous pensons que la stratégie de conservation devrait tenir compte des faibles ressources publiques pour l'application des recommandations scientifiques.

L'une des options que nous explorons pour préserver le cèdre de l'Atlas au Maroc consiste à identifier les zones refuges où il se trouve aujourd'hui et où il peut avoir le plus de chances de persister localement sur une période de temps suffisante. Cela permettra à l'espèce d'atteindre un climat futur plus propice à la recolonisation d'une aire de répartition plus sûre. La plupart des espèces d'arbres à longue durée de vie, comme le cèdre de l'Atlas, ont un taux de migration qui sera probablement plus lent que la vitesse du changement climatique en cours.

⇒ **Les montagnes escarpées offrent des microrefuges pour les espèces végétales**

Les scientifiques ont montré que la topographie peut jouer un rôle tampon important dans la modulation locale des climats globaux ou régionaux (Dobrowski, 2011; Ashcroft et al., 2012; Keppel et al., 2012, 2015). La multitude de microclimats locaux potentiels liés aux caractéristiques climatiques complexes des montagnes escarpées peuvent jouer un rôle clé dans la diversité et la persistance des espèces (Rahbek et al., 2019). Valencia et al. (2016) ont montré que les montagnes à forte rugosité peuvent fournir plus de zones de microrefuges (sensu Rull, 2009) pour les espèces végétales sous un climat régional moins favorable que les

zones avec des paysages plus lisses. Ces zones microrefuges peuvent représenter une option pour la conservation des espèces (Hannah et al., 2014) qui peut représenter une option réaliste et peu nécessitante en ressources en Afrique du Nord.

Nous avons analysé la rugosité du terrain et l'occupation humaine moderne (Fig. 17) dans deux zones différentes du Rif et du NE du Moyen Atlas où le cèdre de l'Atlas est présent en populations fragmentées à des altitudes supérieures à 1400 m. Comme prévu, le nombre d'habitants humains est plus élevé dans les zones où l'élévation et la rugosité du terrain sont faibles (Fig. 17). Dans la partie occidentale des montagnes du Rif où les relevés polliniques indiquent un déclin jusqu'à extinction locale du cèdre de l'Atlas (Cheddadi et al., 2017; Abel-Schaad et al., 2018), la rugosité du terrain est plus faible et la densité humaine est plus élevée qu'autour de Tameda (Fig. 17). Les petits sites à TRI élevé (près de Derdara et près de Tanaqoub, voir figure 17) ont des altitudes inférieures à la limite inférieure moderne de la chaîne des cèdres de l'Atlas (environ 1400 m). Les deux spots des montagnes du Rif occidental avec une forte rugosité et des altitudes supérieures à 1400m (Jbel Parc national Kelti et Talassemrane) abritent de petites populations de cèdres de l'Atlas et ont déjà été identifiées comme des microrefuges (Cheddadi et al., 2017).

⇒ **Faible impact humain dans les montagnes escarpées**

L'analyse des éléments biologiques et géochimiques fossiles du registre de Tameda fournit des informations sur le moment et le type d'impacts humains et naturels passés sur la végétation locale. De nombreux éléments chimiques majeurs, (plomb (Pb), fer (Fe) ou cuivre (Cu)) qui sont utilisés comme marqueurs de l'exploitation humaine des ressources naturelles avant et pendant la période romaine ne montrent aucun changement entre 1900 et 400 cal BP (Fig. 20) pouvant être directement liés aux activités humaines à proximité du site de Tameda. Plusieurs archives fossiles du Moyen Atlas et des montagnes du Rif montrent des changements marqués de ces éléments chimiques (Nour El Bait et al., 2014; Cheddadi et al., 2015; Tabel et al., 2016) au cours des 3000 dernières années. Le ratio Sr/Ca (Fig. 18) suggère un changement assez notable du régime des précipitations locales ou régionales qui pourrait avoir plus impacté le ruissellement et les fluctuations annuelles du niveau du lac que les perturbations humaines dans le bassin versant.

Contrairement à de nombreux relevés méditerranéens (Walsh et al., 2019), les marqueurs

polliniques humains (Fig. 19) ne montrent pas de changements majeurs et ne sont pas surreprésentés, ce qui suggère un impact humain mineur sur la végétation locale au cours des cinq derniers siècles. De plus, les enregistrements de pollen de cèdre de l'Atlas montrent des fréquences élevées au cours de cette période et il est présent aujourd'hui autour du lac. Les données géochimiques et polliniques indiquent clairement que la zone de Guelta Tameda a été moins impactée par les activités humaines au cours des 1900 dernières années que d'autres zones forestières du Moyen Atlas (Lamb et al., 1991) et des montagnes du Rif (Cheddadi et al., 2015).

La population moderne des cèdres de l'Atlas autour de Guelta Tameda semble être naturellement protégée du déclin continu des espèces que l'on observe dans les montagnes du Rif et de l'Atlas. La persistance locale de l'espèce est liée à la très faible densité humaine dans la zone et à l'accès difficile à l'écosystème forestier qui recouvre les pentes abruptes de la montagne, en raison de sa forte rugosité. Les archives fossiles montrent que l'impact humain a été très limité et que la forêt de cèdres a persisté localement sans tendance à la baisse. Ainsi, Guelta Tameda est une zone de microrefuge potentielle pour le cèdre de l'Atlas et potentiellement pour d'autres espèces liées à cet écosystème de conifères.

Afin d'étendre nos connaissances sur les zones microrefuges putatives, nous devons étudier d'autres zones humides naturelles situées à haute altitude où les activités humaines ont et ont encore moins d'impact sur le paysage. Certaines des zones humides des montagnes de l'Atlas et du Rif ont été étudiées et ont fourni des données environnementales précieuses. Cependant, dans le contexte du réchauffement climatique en cours et dans de nombreuses régions, nous manquons encore d'études temporelles à haute résolution des changements passés récents de la végétation et des inférences liées à l'homme qui pourraient nous aider à évaluer l'impact de la variabilité naturelle du climat et des activités anthropiques dans le partie sud de la Méditerranée.

Stratégies de conservation

Les régions montagneuses avec des zones de microrefuges qui peuvent offrir des microclimats locaux appropriés représenteraient une option plus rapide pour les espèces d'arbres pour faire face aux changements climatiques rapides (Cheddadi et al., 2017). Les critères pour définir ces zones de refuge modernes et potentiellement futures peuvent être

assez simples :

- elles devraient offrir une large gamme de substrats géologiques, des expositions différentes au climat froid et/ou chaud et une rugosité topographique élevée pour permettre aux espèces de s'adapter plus facilement même avec un faible taux de dispersion ou de migration ;
- elles devraient avoir des couloirs naturels potentiels pour se propager dans et hors zone, de se rétracter et/ou coloniser différentes zones à mesure que le climat devient plus favorable ou se détériore au fil du temps ;
- elles doivent être aussi éloignées que possible des populations humaines denses ou au moins avec une présence et/ou un accès humains très limités. Cela devrait minimiser l'investissement des ressources publiques ou réduire le coût des politiques de conservation.

Outre ces critères simples, nous devons évaluer le potentiel de persistance des espèces sur une période de temps bien supérieure à un siècle et évaluer sa relation avec les changements environnementaux passés et les activités humaines récentes.

Le site étudié de Tameda répond à ces critères de base car il a une topographie accidentée avec des couloirs (voir figures 2, 3 et 4) qui peuvent servir de voies potentielles pour la migration des espèces. Le site est également éloigné de fortes interférences humaines avec des routes principales éloignées et de petits villages isolés où les populations humaines sont très faibles. Tameda devrait être considérée comme une zone de microrefuge potentiel pour la préservation à long terme du cèdre de l'Atlas au Maroc.

V. CONCLUSION

Au Maroc, le total des espèces végétales endémiques représente près d'un quart (> 21%) de la diversité totale des espèces (environ 4200) (monographie électronique de la flore marocaine, 2016). Il est frappant de constater que la conservation de ce point chaud de la biodiversité, qui devrait subir un réchauffement climatique majeur et une sécheresse sévère accrue au cours du prochain siècle (Hoerling et al., 2012), est encore négligée. Outre le climat, il existe de multiples défis qui incluent les inférences humaines toujours croissantes et le manque de ressources nécessaires à la conservation à long terme des espèces menacées. Outre ces enjeux de biodiversité, les écosystèmes de montagne avec le cèdre de l'Atlas endémique sont considérés comme des châteaux d'eau au Maroc car, contrairement à la steppe et aux maquis, ils contribuent à réguler l'écoulement de l'eau vers les nappes phréatiques. C'est une raison supplémentaire pour laquelle les populations de cèdres de l'Atlas au Maroc sont protégées dans plusieurs parcs nationaux et sont considérées comme faisant partie du patrimoine national.

La réduction continue de l'aire de répartition du cèdre de l'Atlas au Maroc a déjà eu un impact sur l'ensemble des écosystèmes forestiers et leurs services sociaux. Les initiatives de conservation dans les pays du sud de la Méditerranée sont souvent confrontées au problème des ressources financières et/ou humaines limitées pour leur application. Notre étude montre que les zones de montagne telles que Guelta Tameda avec une variété de ressources naturelles et une faible occupation humaine peut fournir des habitats appropriés pour les espèces d'arbres à longue durée de vie pour survivre aux changements climatiques régionaux/mondiaux plus sévères et peut servir d'excellent microrefuge pour la préservation des espèces végétales menacées.

Pour être efficaces, les solutions scientifiques de conservation des espèces doivent intégrer un coût réaliste de leur application sur le terrain. Dans la présente étude, nous suggérons que l'identification des microrefuges, à l'aide de données modernes et fossiles, est probablement la stratégie la plus efficace et la plus facilement applicable pour la conservation des espèces.

**CHAPITRE IV: CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX
DURANT LES DEUX DERNIERS MILLENAIRES DANS
LA GUELTA TAMEDA DU MOYEN ATLAS**

I. INTRODUCTION

Le Maroc fait partie des zones méditerranéennes les plus sensibles aux fluctuations climatiques (Ward et al., 1999) d'où l'intérêt d'y étudier les impacts passés des changements environnementaux et des activités anthropiques sur les écosystèmes. Comme la plupart des pays méditerranéens, le Maroc a connu une aridité croissante au cours des cinq mille dernières années (Nourelbait et al., 2015) avec une tendance plus prononcée au cours des dernières décennies (Touchan et al., 2011). De manière similaire, cette aridification du climat est observée dans le bassin méditerranéen (Fletcher and Zielhofer, 2013; Magny et al., 2013; Maslin et al., 2001; Shah et al., 2019; Zielhofer et al., 2017). Les enregistrements marocains indiquent un changement hydro-climatique médiéval caractérisé par des conditions plus sèches jusqu'au 15^{ème} siècle. En outre, l'association avec des reconstructions de température millénaires de l'hémisphère Nord indique que les changements de sécheresse au Maroc sont globalement cohérents avec des fluctuations de température, y compris la chaleur pendant la période médiévale, le froid pendant le Petit Âge glaciaire, et le réchauffement anthropique récent (Esper et al., 2007; Id Abdellah, 2021; Wassenburg et al., 2013).

Le Maroc est à la jonction de différentes occupations humaines au cours des 7000 dernières années dans ses plaines (Morales et al., 2013; Zapata et al., 2013; Linstädter et al., 2018) et plus tard dans ses montagnes de l'Atlas (Lamb et al., 1991) et du Rif (Cheddadi et al., 2015, 2019). Durant les trois derniers millénaires, les populations humaines ont utilisé les ressources naturelles pour construire leurs habitats et comme ressources énergétique pour l'extraction d'éléments minéraux naturels tels que le plomb, le cuivre ou le fer (Pimentel et al., 1994; Chaudhary et al., 2008). L'impact de ces activités anthropiques passées peut être identifié directement à partir de macro-restes archéologiques (Morales et al., 2013; Zapata et al., 2013; Linstädter et al., 2018) ou indirectement à partir de registres fossiles sédimentaires (Lamb et al., 1991; Cheddadi et al., 2015, 2019) par l'intermédiaire de l'analyse des pollens et des géomarqueurs tels que les éléments traces (Mercuri et al., 2012; Cheddadi et al., 2015, 2019).

L'Afrique du Nord se situe dans une zone d'influence de la circulation océanique de l'Atlantique Nord (Hurrell et al., 2003; Hurrell and Deser, 2009) en termes d'apport important de l'humidité. La variabilité hydroclimatique est enregistrée dans les sédiments lacustres soit directement par un impact sur l'hydrologie des lacs soit indirectement sur les bassins versants

(Cohen, 2003; Magny et al., 2007). Dans ce contexte, les lacs du Moyen Atlas ont fait l'objet de plusieurs études multidisciplinaires dont l'objectif principal a été la reconstruction des paléoenvironnements et des paléoclimats (Lamb et al., 1999; Nourelbait et al., 2015; Tabel et al., 2016).

Les changements climatiques au cours de l'Holocène ont été quantifiés à partir de plusieurs séquences sédimentaires prélevées dans le Moyen Atlas et le Rif et elles montrent des fluctuations significatives (Cheddadi et al., 1998, 2009, 2017, 2021). Cependant, ces reconstitutions se sont plus concentrées sur l'holocène que sur les 2 ou 3 derniers millénaires qui sont bien plus impactées par les activités humaines. Dans cette étude nous avons focalisé sur cette période de temps plus récente. La reconstitution des changements environnementaux que nous avons effectuée pour les deux derniers millénaires sont basées sur l'interprétation de la sédimentologie, la géochimie et la minéralogie des sédiments d'une séquence prélevée dans la guelta Tameda. L'enregistrement chimique dans les sédiments lacustres est le résultat d'un ensemble de processus incluant la composition des roches mères, l'altération des bassins versants, leur érosion et le transfert du sédiment vers le lac (Engstrom and Swain, 1986; Maher and Thompson, 1999). Les données élémentaires géochimiques issues de la séquence de Tameda ont été utilisées pour reconstruire les changements du régime hydrologique du bassin versant en relation avec les apports sédimentaires dans la guelta.

II. RÉSULTATS

II.1. GRANULOMÉTRIE ET GÉOCHIMIE

De la base de la séquence à 550 cm, nous observons des éléments argileux limoneux fins avec la présence de fragments de micro-charbons et de la matière organique (MO). De 550 à 510 cm de profondeur, la séquence consiste en une alternance d'argiles brunes et d'argiles sableuses entre 540 et 510 cm. De 510 à 365 cm, les sédiments sont constitués d'argile limoneuse fine et d'un niveau noirâtre qui correspond à de la matière organique issue de la végétation qui se décompose *in situ* en tourbe dans certains niveaux. La matière organique s'accumule en grande quantité sous forme de vase noire ou lignite avec des débris de matière ligneuse (Fig. 23). De 365 à 315 cm de profondeur on observe une succession de dépôts

argileux intercalés entre des niveaux limoneux et sablo-argileux. De 315 à 270 cm il y a un matériau limoneux fin intercalé entre des couches limoneuses et sablo-argileuses avec des niveaux noirâtres qui correspondent à de la MO. De 270 cm de profondeur à 230 cm au sommet, la carotte TAM01 présente une succession des niveaux de sable-limoneux et certains niveaux limoneux sont marqués par la présence de débris de coquilles, de microcharbons et des passages de la MO. La taille médiane des grains (D50) montre deux étalons granulométriques dont la taille varie dans le temps. Dans cet intervalle, la granulométrie des sédiments varie entre quatre classes, l'une entre 0 et 9 μm (argile fine), entre 12 et 20 μm (limon fin), entre 33 et 280 μm (limon) et finalement 285 μm (sable limoneux). Cette granulométrie indique différents processus de dépôt.

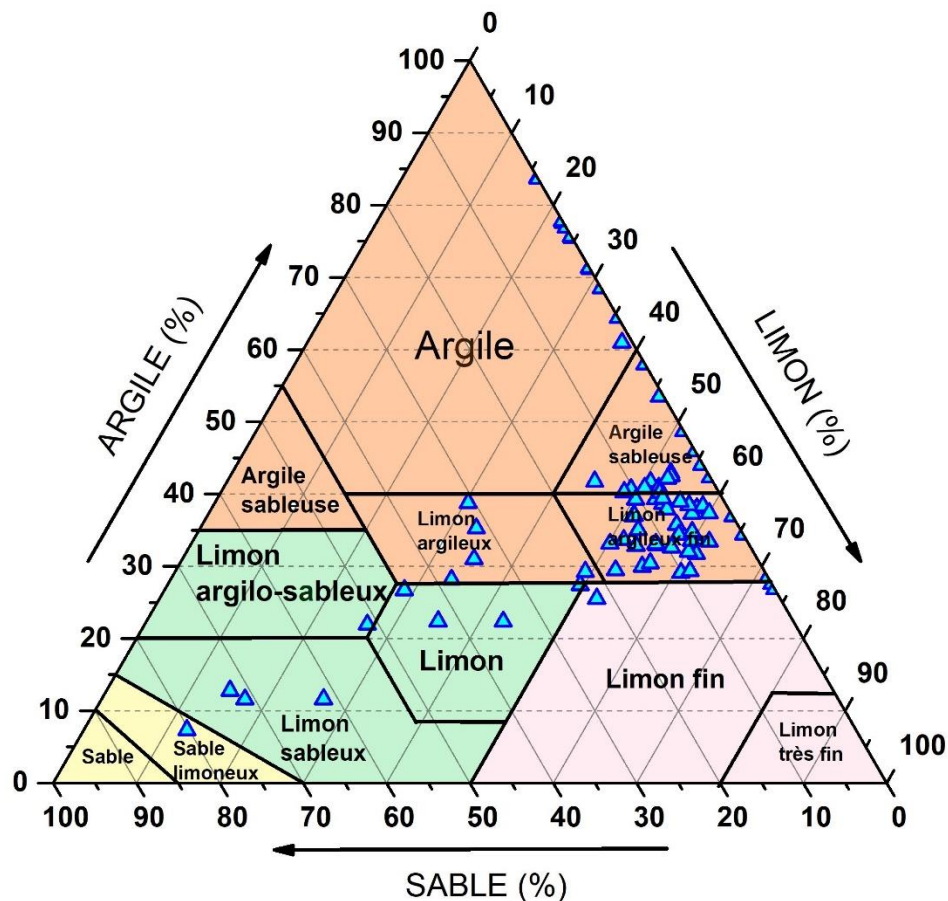


Figure 22 : Diagramme de structure montrant le résultat granulométrique de la carotte TAM01

La carotte TAM01 montre des sédiments limoneux composée de sédiments fins qui sont présents à des niveaux de 185, 360, 480, et 595 cm avec un D50 de 32 à 93 μm , ainsi que des dépôts sableux composés de sédiments grossiers qui sont présents à 220 cm, 245 cm et 265 cm avec un D50 de 240 à 285 μm . Le site de Tameda est considéré comme un microrefuge

avec une stabilité climatique mais nos données sédimentaires indiquent une certaine variabilité climatique locale au niveau du bassin versant. Les résultats sédimentologiques montrent sept dépôts grossiers (DS1 à DS3 et DL1 à DL4) qui sont attribués à des périodes humides avec un apport sédimentaire plus important et une succession de dépôts moins énergiques et de sédiments estuariens fins (Fig. 23). Le fer (Fe) est associé à la fraction limoneuse. Zr et Ti sont associés aux sables moyens et fins successivement (El Aoula et al., 2021). Ces résultats confirment ceux obtenus par l'analyse granulométrique. Les sept dépôts stratigraphiques grossiers (DS1, DS2, DS3, DL1, DL2, DL3 et DL4) semblent être liés à des événements énergiques élevés (El Aoula et al., 2021).

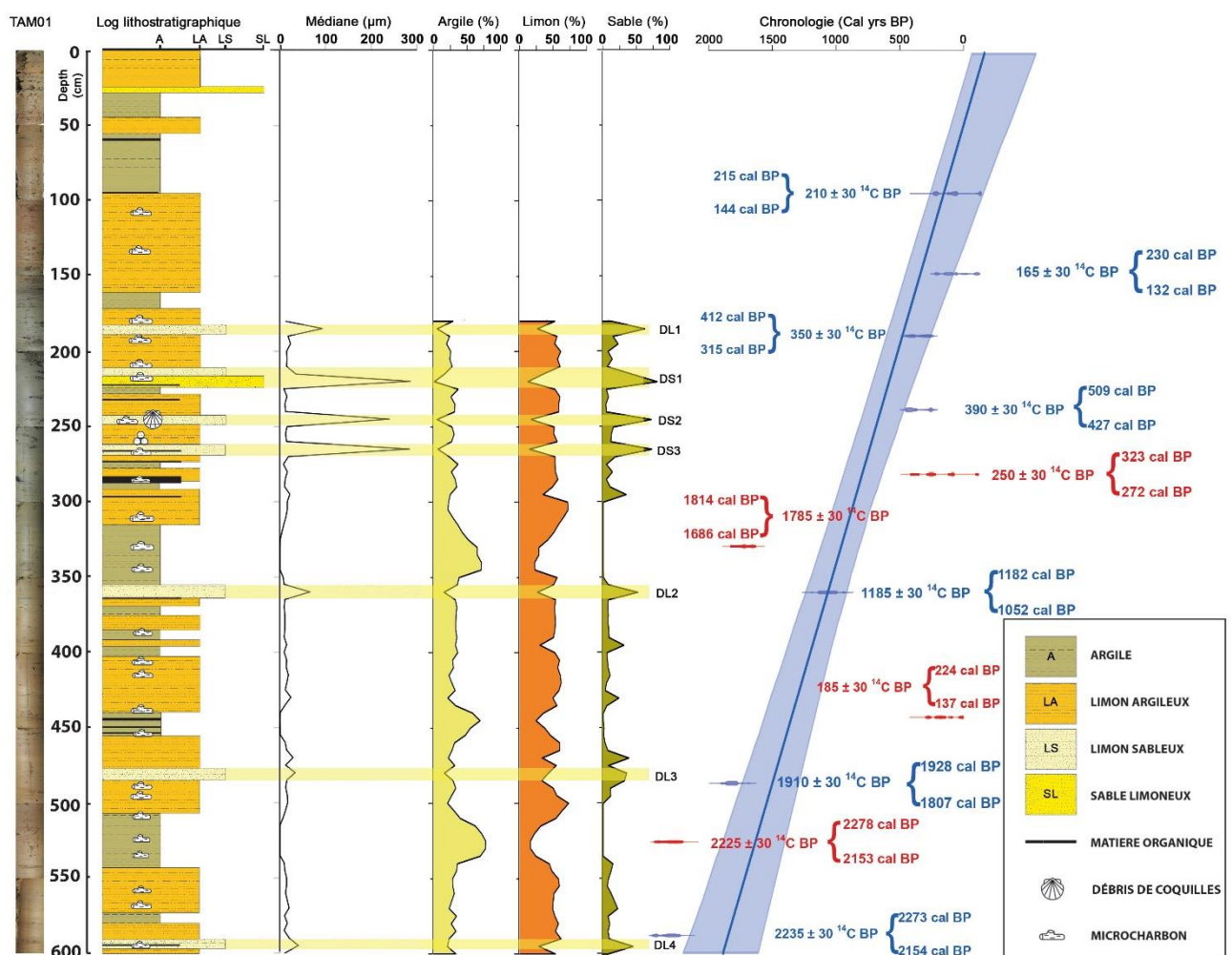


Figure 23 : Lithostratigraphie, granulométrie et chronologie de la séquence TAM01, DL : Dépôts limoneux, DS : Dépôts sableux.

II.2. LITHOLOGIE ET MINÉRALOGIE

Trois sections sont distinguées : la partie supérieure argileuse entre 0 et 150 cm avec des alternances de niveaux organiques (Abbach et al., 2023), la section entre 150 et 350 cm est argilo-limoneuse avec une présence de coquilles et la section inférieure entre 350 et 600 cm argileuse avec une présence d'éléments grossiers et de débris de coquilles de mollusques.

Les analyses macroscopique et microscopique de quelques échantillons indiquent que le quartz (SiO_2) est le minéral majeur suivi par la calcite (CaO_3), kaolinite ($\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$), avec la présence de quelques minéraux argileux comme le feldspath, la biotite, et autres particules grossières.

Les minéraux argileux appartiennent à la famille des phyllosilicates ou silicates en feuillets, et constituent sans doute le matériel le plus répandu à la surface terrestre. Leur analyse et la répartition dans le temps et dans l'espace sont essentielles pour suivre les variations induites par un changement au niveau de la source du sédiment.

L'Analyse des pics les plus intenses montre que les sédiments sont principalement constitués de quartz et de calcite. Les autres pics correspondent à de la kaolinite, l'illite, Mica et du Feldspath). D'autres minéraux moins abondants avec faible intensité comme la Biotite, Smectite, Annite, Phlogopite et Phengite sont présents également. Les pourcentages de ces minéraux sont calculés à partir de la hauteur des pics XRD. La réflexion XRD des principaux minéraux argileux simples (d'après Thiry et al., 2013) révèle principalement la présence de trois minéraux dans les sédiments, la kaolinite ($d=7 \text{ \AA}$) et l'illite et le mica à $d=9,9 \text{ \AA}$.

Les pics les plus abondants dans tous les niveaux à $2\theta = 26,5$ ($3,40 \text{ \AA}$) correspondent à l'aragonite qui peut se représenter en superposition avec le pic le plus intense de quartz.

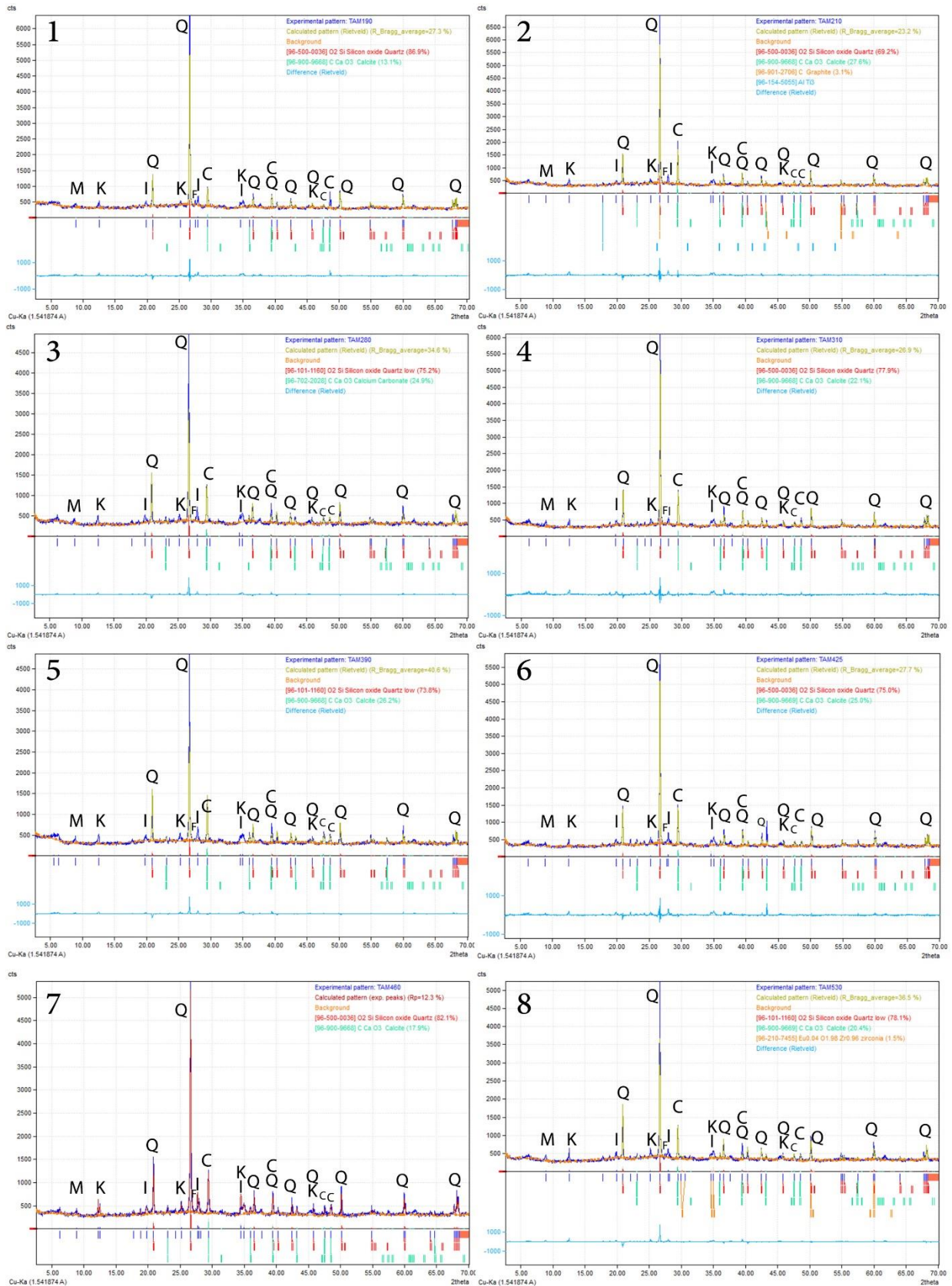


Figure 24 : Diffractogrammes des Sédiments (1: TAM190, 2: TAM210, 3: TAM280, 4: TAM310, 5: TAM390, 6: TAM425, 7: TAM460, 8:TAM530) (K=kaolinite; Q=quartz; C=calcite; I=illite; M=mica; F=feldspath).

Les données de la carotte TAM01 montrent que la section pauvre en carbonate, elle se compose d'environ 86,9 % de quartz, 13,1 % de calcite, de feldspath et d'autres minéraux moins abondants. Le quartz et le feldspath sont des éléments détritiques introduits par l'apport sédimentologique du bassin versant de la vallée reliée au lac Tameda. Le bassin versant de la guelta Tameda est essentiellement développé dans une zone montagneuse avec un relief carbonaté, constitué de séries calcaréo-dolomitiques du Lias inférieur et de marno-calcaires du Lias moyen-supérieur.

Ces résultats confirment les observations au microscope, la fraction argileuse du sédiment est constituée de calcite et de quartz comme impureté majeure dans les échantillons, cela confirme les résultats XRF (plus bas) qui montrent des proportions élevées de SiO₂ et de calcite.

Les compositions chimiques en éléments majeurs sont dominées par SiO₂, Fe₂O₃, CaO, K₂O et TiO₂. Les teneurs en SiO₂ varient de 47 à 65 %, en Al₂O₃ de 0,72 et 4,80 % (Tab. 5). La teneur en Fe₂O₃ varie de 12, 7 à 22 %, en CaO de 9,9 à 22,2 %, en K₂O de 4,46 à 5,84 %, en TiO₂ de 1,43 à 2,12 %. Les teneurs en MnO et de P₂O₅ sont quasiment nulles, comprises entre 0,16 et 0,62 %.

Eléments majeurs (%)	SiO₂	Al₂O₃	P₂O₅	K₂O	CaO	TiO₂	MnO	Fe₂O₃	Total
Min	46,54	0,72	0,46	4,46	9,91	1,43	0,16	12,71	-
Max	64,87	4,80	0,63	5,84	22,23	2,12	0,57	21,97	-
Moyenne	60,36	2,41	0,53	5,35	14,32	1,92	0,26	14,86	100

Tableau 5 : Variation de la composition en éléments majeurs des sédiments de la séquence de TAM01.

La diffraction des rayons X montre que la calcite est dominante dans les échantillons à environ 410 Cal yr BP, 837 Cal yr BP, 1276 Cal yr BP, 1690 Cal yr BP, 2215,5 Cal yr BP et 2214 Cal yr BP. Ce résultat est confirmé par le rapport Sr/Ça qui donne une indication de minéralogie des carbonates de Calcium. Les périodes (indiquées en jaune sur la Fig. 25-C) à prédominance de calcite sont marquées par des valeurs relativement faibles de Sr/Ça), tandis que les périodes (indiquées en bleu sur la Fig. 25-C) où l'aragonite prédomine sont caractérisées par des valeurs élevées de Sr/Ça (Fig. 25).

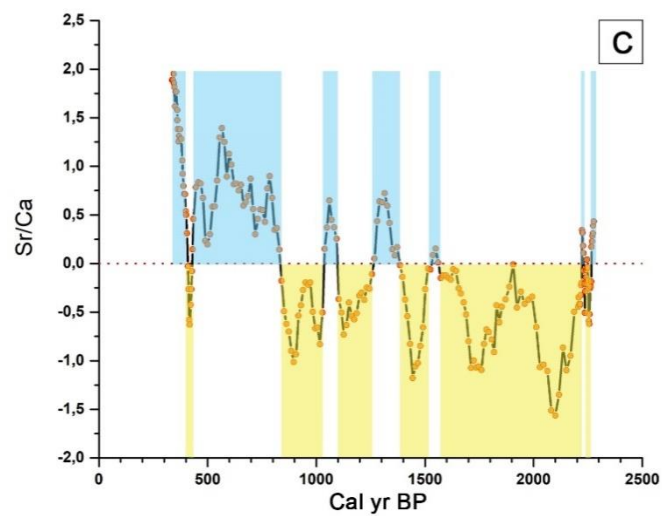
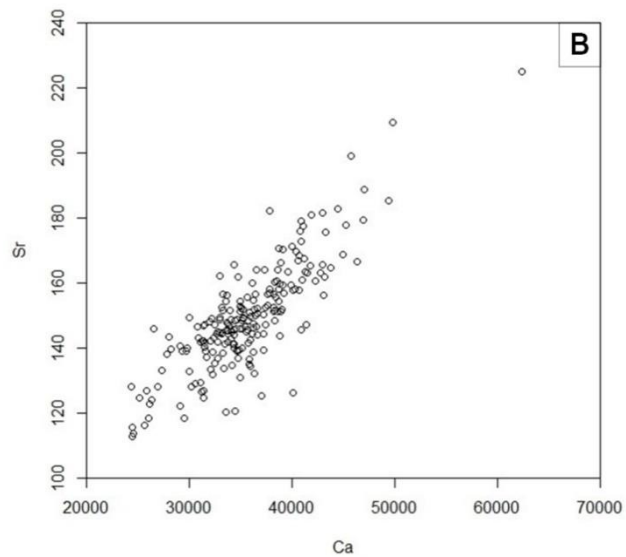
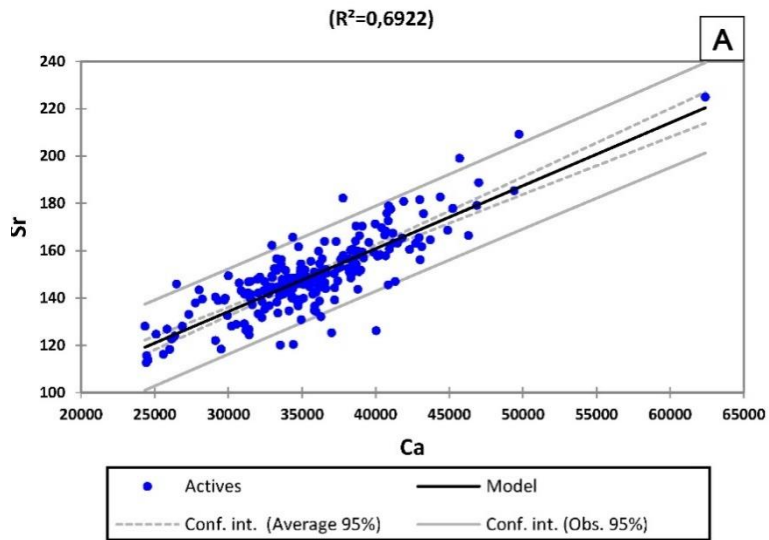


Figure 25 : (A) Régression linéaire de Ca par Sr. (B) Biplot des éléments chimiques Ca/Sr (C) Rapport Sr/Ca de la séquence TAM01.

II.3. ANALYSES XRF

L'analyse par fluorescence X a permis la détection d'environ 20 éléments chimiques (Ca, Si, Al, Fe, K, Mg, Ti, Mn, Cu, Zn, Pb, Cr, As, V, Ba, Zr, Sr, Rb, Nb, Ba) dont 11 éléments ont été choisis pour cette étude (Ca, Si, Al, K, Fe, Ti, Pb, V, Zr, Sr et Rb) sur la base de leur concentration (en ppm). Les profils de concentration de ces éléments sélectionnés (Fig. 26) permettent d'analyser leur variabilité par rapport aux unités lithologiques de la séquence TAM01.

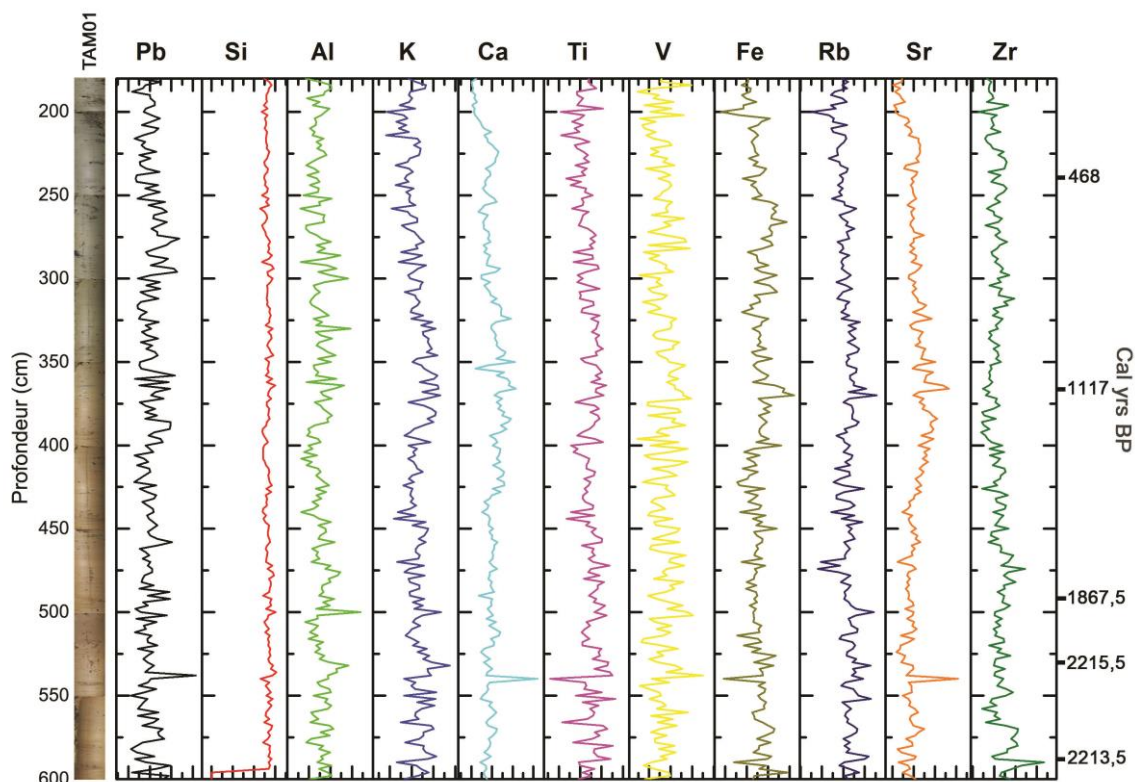


Figure 26 : Profils géochimiques des éléments chimiques le long de TAM01.

Nous avons normalisé les éléments chimiques afin d'éviter que l'interprétation des variations soit le miroir de celles de la matière organique ou carbonatée. La teneur en eau, le pourcentage de la matière organique, la présence de coquillages et les variations granulométriques peuvent perturber les mesures. L'élément le plus apte à être utilisé pour la normalisation est l'Aluminium (Al) (Fig. 27) car il est abondant et non soumis aux variations des conditions redox (Löwemark et al., 2011). Néanmoins, de nombreux paramètres peuvent perturber la mesure en analyse géochimique par micro-florescence X, par exemple, la teneur en eau, le pourcentage de matière organique, la présence de coquillages et les variations granulométriques (Löwemark et al., 2011). La composition du sédiment en éléments mesurables par le détecteur XRF, y compris le carbone, l'oxygène et l'azote, peut réduire le

nombre de coups des éléments les plus lourds, ce qui peut provoquer un effet de dilution. En d'autres termes, une augmentation de la matière organique entraînerait une diminution des valeurs et vice versa (Rollinson, 1993). Ainsi, pour s'affranchir de ces limitations qui pourraient compliquer la comparaison des sections d'une même âme, il devient important de normaliser les éléments. Cette normalisation permettrait d'éviter que l'interprétation des variations ne reflète celles de la matière organique ou du carbonate. Le rapport est calculé en divisant les valeurs ppm des éléments, l'une par l'autre.

Le premier groupe d'éléments géochimiques est composé de Fe, Al, K, Mn, S et Ti. Ces éléments sont associés à l'argile et aux feldspaths. Ils présentent des teneurs élevées dans les sédiments de la guelta du côté du bassin versant. Le deuxième groupe, Ca et Sr, présente des teneurs faibles. Le calcium est associé au calcaire biogénique, il est principalement d'origine lacustre. Le Si a une origine continentale (feldspaths et argiles) (Bloundi, 2005). Au niveau de la guelta, le Si est principalement d'origine continental, il est en effet lié à l'argile, Si et Al sont dérivés de l'altération des aluminosilicates tels que les argiles et le quartz. Fe, Ti et Mn sont liés à l'altération et l'évolution du sol calcaire et dolomitique (Damnati and Taieb, 2003).

Les sédiments de TAM01 sont riches en éléments terrigènes principalement des aluminosilicates (Al, Fe, K, Ti, Rb et V) ainsi qu'en Si, Fe, K et Ca. TAM01 présente des valeurs relativement élevées de tous les éléments géochimiques (Fig. 26).

Le Pb, le Ca, le Ti et le Rb sont positivement corrélés, alors que le Fe est fortement corrélé avec le Pb et négativement corrélé avec le Ti, Si et le Zr (Tab. 6). Les changements de la teneur en Fe peuvent être indicatif des conditions d'oxydoréduction dans le lac, des apports détritiques et/ou des changements dans la source des sédiments (Davison, 1993).

Variables	Zr	Sr	Rb	Pb	Fe	V	Ti	Ca	K	Al	Si
-----------	----	----	----	----	----	---	----	----	---	----	----

Zr	1										
Sr	-0,2196	1									
Rb	-0,1390	0,2673	1								
Pb	-0,0202	0,1798	0,0263	1							
Fe	-0,0044	0,4253	0,4186	0,4736	1						
V	-0,0657	0,1261	0,1680	-0,0292	0,0069	1					
Ti	0,0761	0,0743	0,4169	-0,1119	-0,0485	0,3507	1				
Ca	-0,0397	0,8320	0,2368	0,0675	0,3378	0,1592	0,1000	1			
K	-0,0999	0,2900	0,5929	-0,0384	0,1992	0,3339	0,7524	0,2678	1		
Al	0,0364	0,0566	0,2196	-0,0611	0,1056	0,1987	0,3904	0,1128	0,5540	1	
Si	0,1143	-0,0173	0,2301	-0,2147	-0,1013	0,2498	0,6133	0,1030	0,6012	0,7737	1

Tableau 6 : Matrice de corrélation des éléments géochimiques de TAM01.

Le seul groupe d'éléments géochimiques fortement corrélés est Si, Ti, K et Rb ($r=0,6133$, $r=0,6012$, $r=0,2301$, $r=0,7524$) avec les valeurs « p » de l'ordre de ($p=0,0448$, $p=0,0504$, $p=0,4961$ et $p=0,0075$) successivement, ce qui indique une association avec les minéraux de l'argile et donc un apport détritique. Si est abondant dans de nombreux minéraux aluminosilicates, le comportement de Si dans la séquence TAM01 est principalement contrôlé par la source du silicate issue du bassin versant. Le calcium contient à la fois des sources allogéniques (érosion et transport), et authigène (par précipitation des carbonates) (Cohen and McConnaughey, 2003). Le rapport Sr/Ca reflète l'équilibre entre l'altération continentale et les dépôts de carbonate, les carbonates primaires biogéniques ont un rapport Sr/Ca relativement élevé (Zhang et al., 2020). La forte corrélation entre Ca et Sr ($r=0,8320$) (Tab. 6) suggère que les précipitations carbonatées sont particulièrement importantes dans l'enregistrement sédimentaire de la guelta et donc une source authigénique.

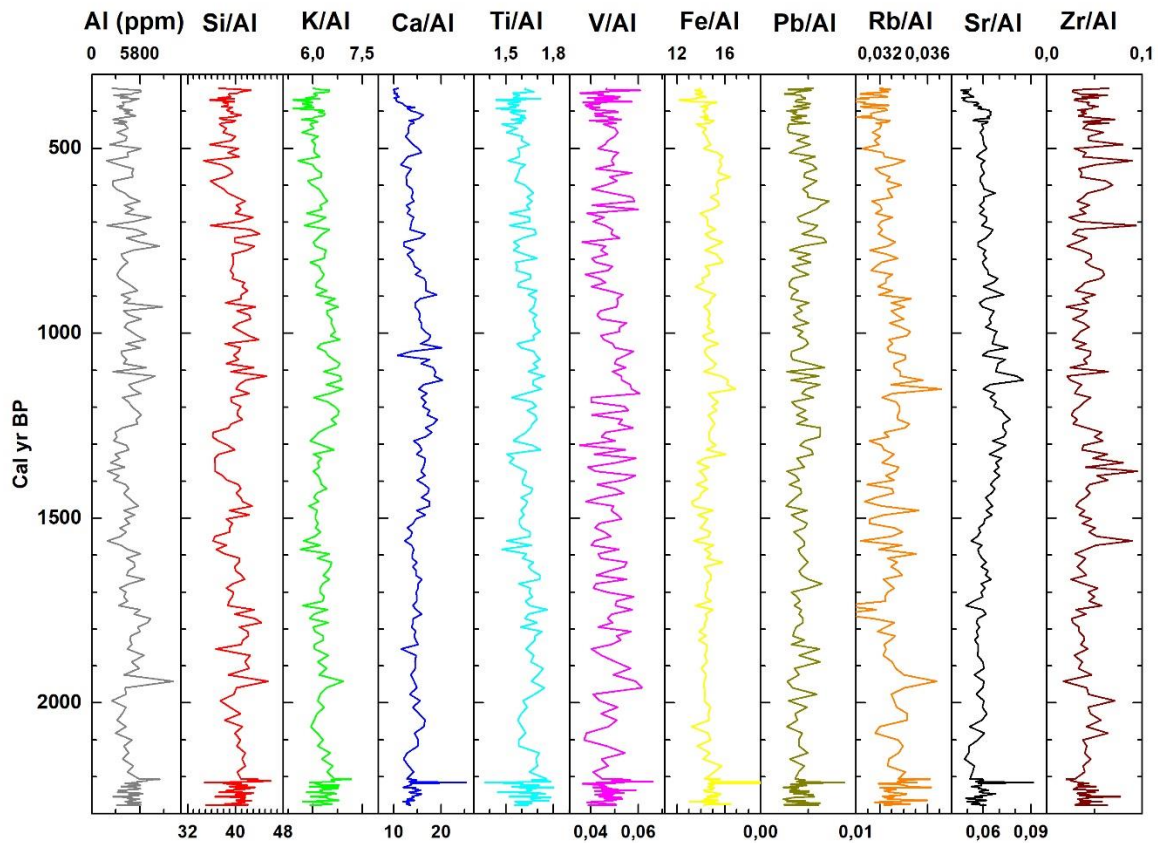


Figure 27: Profils géochimiques des éléments chimiques normalisés par Al le long de TAM01.

II.4. ANALYSE EN COMPOSANTE PRINCIPALE

Nous avons utilisé une analyse en composante principale (ACP) pour définir les proximités et les écarts entre les éléments géochimiques dans la séquence sédimentaire (Fig. 28). Cette ACP indique que suivant la variation des unités lithologiques, des éléments géochimiques peuvent s'associer ou se dissocier d'un groupe donné ce qui pourrait indiquer que ces éléments géochimiques jouent plusieurs rôles au sein du système en fonction de leur chimie et des variations de l'état de la guelta. Par exemple, le Si est généralement abondant dans le quartz et dans de nombreux minéraux aluminosilicates, mais il est également associé au matériel biogène (Peinerud, 2000).

Les principaux éléments géochimiques dans les sédiments de la carotte TAM01 représentent 52,39 % de la variabilité totale de 11 éléments (Fig. 28). Deux composantes principales significatives peuvent être extraites de l'ensemble de données. La première composante (F1) représente 39,49 % de la variance totale et la seconde (F2) représente

20,72 %. Afin de faciliter une classification des sédiments basée sur les composants, nous avons utilisé l'ACP pour diviser l'ensemble de données selon les charges. L'axe F1 montre une charge de facteur positif élevée pour Fe, Rb, K, Ti, Al, Si, Ca, Sr et V. Cependant, le même axe représente une faible valeur positive pour Zr et Pb. Les valeurs négatives et positives des axes F1 et F2 respectivement, sont marqués par une forte charge de Pb correspond aux métaux adsorbés dans la fraction argileuse des sédiments lacustre. Les deux axes (F1 et F2) représentent les deux sources de précipitation calcique-détritique et authigénique avec des charges intermédiaires positives pour Ca et Sr.

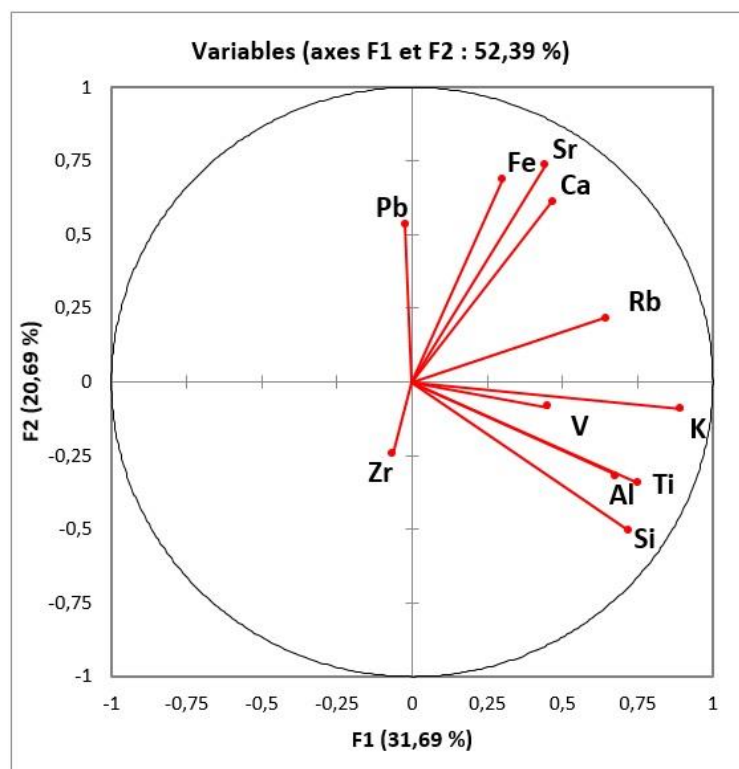


Figure 28 : Biplot de l'axe F1 par rapport à l'axe F2 sur la base de l'analyse en composantes principales des principaux éléments géochimiques.

III. DISCUSSION

Le site de Tameda est très intéressant par son profil topographique unique dans le Moyen Atlas avec une retenue d'eau formée à l'aide d'un barrage naturel (El Fellah, 1994) entourée par deux versants qui dépassent les 1000 mètres d'altitude au-dessus de son niveau d'eau. Cette configuration géologique et topographique (Rugosité de terrain) lui confère un potentiel de microclimats beaucoup plus important que dans le reste du Moyen Atlas. De part sa forte rugosité de terrain, il est considéré comme un microrefuge futur potentiel pour la

préservation des forêts et plus particulièrement des populations de cèdre au Maroc (Cheddadi et al., 2022) qui sont aujourd'hui menacés d'extinction (IUCN, 2013; "The IUCN Red List of Threatened Species," 2019) (IUCN). L'un des objectifs de cette étude est d'évaluer les changements environnementaux que la guelta Tameda a enregistré durant les derniers millénaires dans un contexte d'aridification régional avéré depuis plusieurs décennies (Esper et al., 2007; Touchan et al., 2011).

Les sédiments de TAM01 sont riches en éléments terrigènes avec des éléments à la fois allogéniques et authigéniques ce qui traduit une succession de périodes respectivement plus et moins humides. Le Titane peut être considéré comme un proxy pour les apports détritiques les plus fins, et le rapport Zr/Rb comme un indicateur lié à la granulométrie, le rapport Zr/Rb est lié à l'apport des sédiments grossiers ou fins, le rapport Zr/Rb plus élevé indique des composants plus grossiers (Hu et al., 2014). Une augmentation des apports détritiques à grains fins indiqués par Ti, K et la diminution Zr/Rb (Fig. 29) dans les périodes aux alentours de 429 Cal yr BP, 811 Cal yr BP, entre 943 et 1335 Cal yr BP, 1600 et 1690 Cal yr BP, 1955 et 2042 Cal yr BP, et entre 2172 et 2215 Cal yr BP, indiquent une faible productivité lacustre qui correspondrait probablement à des conditions plus arides. Les périodes entre 370 et 410 Cal yr BP, 430 et 810 Cal yr BP, 813 et 940 Cal yr BP, 1340 et 1590 Cal yr BP, 1690 et 1955 Cal yr BP, avec un apport détritique et une taille de grains plus grossiers, seraient associés à une productivité lacustre élevée (Kylander et al., 2011). Les éléments géochimiques élémentaires Ti et Zr/Rb permettent d'interpréter les changements hydrologiques et les processus sédimentaires du bassin versant liés au régime des précipitations (Kylander et al., 2011). La teneur en éléments majeurs varie également avec de faibles valeurs durant le dernier millénaire. La teneur en Al_2O_3 dépend principalement des minéraux argileux alumineux, tandis que la teneur en Fe_2O_3 dépend de la présence de composants sédimentaires contenant du Fe. Les sédiments de la guelta dominés par CaO reflètent la nature de la roche-mère dolomitique. Si et Al sont dérivés de l'altération des aluminosilicates tels que les argiles et le quartz. Le potassium K provient de la transformation de certains minéraux argileux pendant la formation du sol. Le Fe et Ti sont liés à l'altération du calcaire du bassin versant.

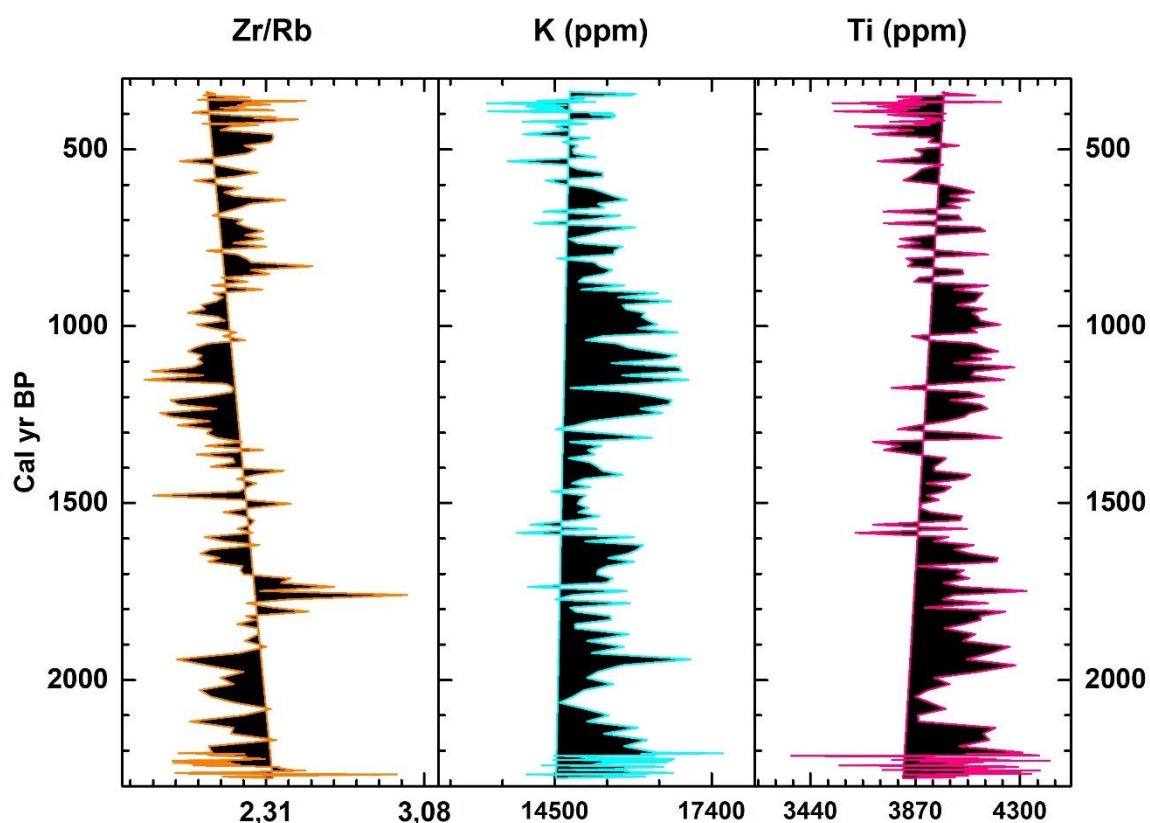


Figure 29 : Profile Ti, K et rapport Zr/Rb

La diffraction des rayons X suggère également une évolution importante des conditions de précipitations pendant la période de 2,5 Cal yr BP à 2213,5 Cal yr BP couverte par TAM01, à savoir les deux derniers millénaires. La prédominance de la calcite à celle de l’aragonite peut impliquer des changements assez importants dans la chimie de la guelta (Dean et al., 2005) liés à des précipitations probablement plus abondantes.

La lithologie confirme ces alternances et montre plusieurs dépôts d’éléments grossiers (DS1 à DS3 et DL1 à DL4) qui peuvent être attribués à des périodes de fortes précipitations qui alternent avec des dépôts plus fins qui peuvent correspondre à des périodes de précipitations soit moins énergiques soit moins abondantes (Fig. 23).

Les apports sédimentaires de la guelta sont de nature fine à très fine, les argiles, qui représentent un pourcentage important (40%), résultent de l’altération chimique des formations calcaréo-dolomitiques en amont du bassin versant de la guelta. Les limons dominant la guelta, ils présentent 47% de la séquence TAM01, ils peuvent résulter de l’abrasion du Quartz par l’altération physique de la cryoclastie des roches carbonatées du

bassin versant amont. Enfin, les sables qui présentent un pourcentage faible (13%) dans la granulométrie étudiée, renseignant la nature des apports détritiques vers l'aval.

L'analyse des éléments biologiques et géochimiques fossiles du registre de Tameda fournit des informations sur le moment et le type d'impacts humains et naturels passés sur la végétation locale. De nombreux éléments chimiques majeurs, (plomb (Pb), fer (Fe) ou cuivre (Cu)) qui sont utilisés comme marqueurs de l'exploitation humaine des ressources naturelles avant et pendant la période romaine ne montrent aucun changement entre 1900 et 400 cal BP (El Hasnaoui et al., 2020) pouvant être directement liés aux activités humaines à proximité du site de Tameda. Plusieurs archives fossiles du Moyen Atlas et des montagnes du Rif montrent des changements marqués de ces éléments chimiques (Nour El Bait et al., 2014; Nourelbait et al., 2015; Tabel et al., 2016) au cours des 3000 dernières années.

Le site de Tameda est considéré comme un microrefuge avec une stabilité (El Hasnaoui et al., 2020) mais nos données sédimentaires indiquent une certaine variabilité climatique locale au niveau du bassin versant.

La carotte TAM01 contient une abondante quantité de micro-charbons, de coquilles de mollusques et de fines couches de boues noires riches en matières organiques. Les observations lithologiques ainsi que les données sédimentaires indiquent que le site a connu une succession de périodes courtes plus humides et plus sèches que l'actuel durant les deux derniers millénaires. Cependant, la lithologie de la carotte TAM01 et ses données sédimentaires indiquent que les 2000 dernières années ont connu un climat globalement plus humide avec une augmentation progressive de la productivité lacustre constituée en grande partie de matière organique autochtone alors que le climat méditerranéen a plutôt tendance à s'aridifier (Jalut et al., 2009; Drobinski et al., 2020). Cette tendance a été très favorable à la persistance et même au développement durant les deux derniers siècles d'un couvert forestier arboré, composé principalement de chênes et de cèdres dans le bassin versant du lac (El Hasnaoui et al., 2020). Le site de Tameda a été identifié comme un microrefuge pour le cèdre (El Hasnaoui et al., 2020; Cheddadi et al., 2022) et ces données sédimentaires vont dans le sens de la présence d'un microclimat local au niveau du bassin versant.

IV. CONCLUSIONS

Ce chapitre, basé sur un sondage réalisé dans la guelta Tameda, vise à reconstituer les changements climatiques et environnementaux qui ont impacté cette région au cours des deux derniers millénaires. La guelta Tameda est située dans le Nord-Est du Moyen Atlas et a subi des variations dans les précipitations au cours de cette période, ce qui a influencé la composition sédimentaire de son bassin versant.

La séquence sédimentaire prélevée à Tameda contient des dépôts organiques qui caractérisent des périodes humides. L'absence de la productivité lacustre indique les limites des périodes arides. Ainsi, Tameda a enregistré une certaine variabilité climatique mais la tendance locale n'est pas à l'aridification tel que cela est observé dans la Méditerranée depuis plus de 4000 ans. Ce climat local globalement moins aride que le climat régional a probablement été favorable à la persistance et même au développement du couvert forestier dense environnant durant les deux derniers millénaires, ce qui pourrait conférer en effet le statut de microrefuge à Tameda pour la conservation des espèces menacées et des écosystèmes forestiers au Maroc.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'approche multiproxies appliquée aux sédiments carottés (sédimentologique, géochimique et chronologique) m'a permis d'appréhender les changements paléo-environnementaux de la guelta Tameda durant les deux derniers millénaires. Cet écosystème montagneux a connu des changements environnementaux que j'ai pu reconstituer par le biais de l'archive sédimentaire prélevée dans la guelta Tameda.

Au Maroc, le total des espèces végétales endémiques représente près d'un quart (> 21%) de la diversité totale des espèces (environ 4200) (monographie électronique de la flore marocaine, 2016). Cette thèse est une contribution à une meilleure connaissance de cette zone du Moyen Atlas qui fait partie d'un point chaud de la biodiversité, et qui subit déjà, comme l'ensemble de la méditerranée, un réchauffement climatique majeur et une sécheresse accrue (Hoerling et al., 2012). Outre le climat, il existe de multiples défis qui incluent les inférences humaines toujours croissantes et le manque de ressources nécessaires à la conservation à long terme des espèces menacées. Outre ces enjeux de biodiversité, les écosystèmes de montagne avec le cèdre de l'Atlas endémique sont considérés comme des châteaux d'eau au Maroc car, contrairement à la steppe et aux maquis, ils contribuent à réguler l'écoulement de l'eau vers les nappes phréatiques. C'est une raison supplémentaire pour laquelle les cédraies de l'Atlas au Maroc sont protégées dans plusieurs parcs nationaux et sont considérées comme faisant partie du patrimoine national.

La réduction continue de l'aire de répartition du cèdre de l'Atlas au Maroc a déjà eu un impact sur l'ensemble des écosystèmes forestiers et leurs services sociaux. Les initiatives de conservation dans les pays du sud de la Méditerranée sont souvent confrontées au problème des ressources financières et/ou humaines limitées pour leur application. Notre étude montre que les zones de montagne telles que Guelta Tameda avec une variété de ressources naturelles et une faible occupation humaine peut fournir des habitats appropriés pour les espèces d'arbres à longue durée de vie pour survivre aux changements climatiques régionaux/mondiaux plus sévères et peut servir d'excellent microrefuge pour la préservation des espèces végétales menacées.

Pour être efficaces, les solutions scientifiques de conservation des espèces doivent intégrer un coût réaliste de leur application sur le terrain. Dans la présente étude, nous

suggérons que l'identification des microrefuges, à l'aide de données modernes et fossiles, est probablement la stratégie la plus efficace et la plus facilement applicable pour la conservation des espèces.

La région montagneuse de Tameda est une zone microrefuge qui peut offrir des microclimats locaux appropriés représenteraient une option plus rapide pour les cendrais pour faire face aux changements climatiques rapides.

La séquence sédimentaire prélevée à Tameda contient des dépôts organiques qui caractérisent des périodes humides. L'absence de la productivité lacustre indique les limites des périodes arides. Ainsi, Tameda a enregistré une certaine variabilité climatique mais la tendance locale n'est pas à l'aridification tel que cela est observé dans la Méditerranée depuis plus de 4000 ans. Ce climat local globalement moins aride que le climat régional a probablement été favorable à la persistance et même au développement du couvert forestier dense environnant durant les deux derniers millénaires, ce qui pourrait conférer en effet le statut de microrefuge à Tameda pour la conservation des espèces menacées et des écosystèmes forestiers au Maroc.

Les données paléoenvironnementales des montagnes du moyen-Atlas et du Rif montrent clairement que les cèdres de l'Atlas avaient une aire de répartition plus étendue pendant l'Holocène et même au cours des 50 dernières années qu'aujourd'hui. Les données paléoécologiques (Cheddadi et al., 2017) montrent que les populations de cèdres de l'Atlas sont en déclin dans le nord du Maroc en raison d'un effet combiné du climat et de l'impact humain. Les populations orientales des cèdres de l'Atlas semblent nettement plus menacées que celles de la partie occidentale de son aire de répartition. Les populations restantes actuellement au nord du Maroc sont dans des zones micro-refuges dans lesquelles l'amplitude thermique et hydrologique se situent actuellement dans la niche écologique de l'espèce.

La persistance du cèdre de l'Atlas dans ces microrefuges dans les montagnes du moyen Atlas peut être considérée comme une variante des vues traditionnelles de la dynamique des métapopulations où la stabilité à terme du climat local est un substitut temporaire du flux génétique entre les populations pour permettre la survie des espèces (Mosblech et al., 2011). La fragmentation de l'habitat du cèdre de l'Atlas, qu'il soit naturel ou anthropique ainsi que la réduction progressive de certaines populations entraîneront une réduction du flux génétique

entre les populations et pourraient donc augmenter les chances de son déclin et éventuellement de son extinction localement. Par conséquent, elles méritent toutes d'être conservées, cependant, des ressources limitées pourraient forcer les planificateurs à prioriser leurs efforts à long terme.

Dans une autre étude, des auteurs ont identifié des populations génétiquement adaptées pour conserver le cédraie sur le long terme dans la zone d'étude (El Hasnaoui et al., 2020). Ces auteurs ont proposé de prioriser les zones de conservation en fonction de données topographiques, climatiques et génétiques pour une mesure de conservation plus efficace à long terme.

Plusieurs disciplines peuvent contribuer à l'identification et à la compréhension des microrefuges. Cependant, Les combinaisons entre les paramètres (la rugosité du terrain, la palynologie et la géochimie) amélioreront notre capacité à identifier les zones de (micro)refuges futurs sous l'effet des changements climatiques anthropiques. Il convient donc d'utiliser une approche multidisciplinaire pour réunir différentes perspectives et approches afin de produire de nouvelles hypothèses vérifiables pour faire progresser ce domaine de recherche émergent.

De multiples sources de données sont essentielles pour examiner la capacité des espèces à survivre dans les (micro)refuges dans le contexte des changements climatiques anthropiques prévus, et pour établir un lien explicite entre ces résultats et la planification de la conservation. Une telle approche contribuerait à développer la conservation intégrée du changement climatique.

Les microrefuges jouent un rôle important dans la compréhension de l'histoire évolutive des espèces forestières et pourraient contribuer à les protéger face au changement climatique. Notre intérêt pour la conservation des espèces dans les microrefuges continuera d'augmenter à mesure qu'elles seront menacées et que les impacts du changement climatique anthropique seront de plus en plus évidents. Étant donné que les ressources pour la conservation de l'ensemble des espèces et de leurs populations sont limitées, les investissements dans la recherche de solutions optimisées continueront d'être prioritaires. Ainsi, les priorités de conservation seront de plus en plus liées aux zones refuges qui ont une

résilience inhérente au changement climatique, offrant des refuges potentiels où le biote peut être protégé sur le long terme.

Cette thèse n'est qu'une contribution aux connaissances dont nous avons besoin pour élaborer des stratégies de conservation nationales dans d'autres régions. Il est nécessaire d'explorer d'autres zones humides avec toujours une approche multidisciplinaire et si possible intégrer des outils de modélisation à la fois pour les valider avec nos données et les utiliser pour faire des projections de gestion.

CHAPITRE V : PERSPECTIVES

En paléoenvironnement et paléoécologie, les principaux objectifs consistent à surmonter les lacunes dans notre compréhension des changements historiques à l'échelle mondiale et régionale en comblant les vides en connaissances spatiales et temporelles. Pour y parvenir, il est essentiel d'améliorer la précision des analyses des différents indicateurs, en particulier au cours des périodes glaciaires récentes et lors de la transition vers l'Holocène, afin d'identifier de manière plus précise les événements climatiques majeurs.

De plus, il est important de mener des études polyvalentes combinant des approches telles que la palynologie, la géochimie et la sédimentologie, afin de reconstituer de manière plus robuste les scénarios paléoclimatiques et paléoenvironnementaux.

Dans cette perspective, ma thèse a permis de montrer que le site Tameda, en raison de sa diversité de ressources naturelles et de la présence limitée de l'activité humaine, présente des habitats propices à la survie des espèces arborées longévives, même dans le contexte de changements climatiques régionaux ou globaux de plus en plus sévères. En raison de cette capacité de résilience, le site de la guelta Tameda peut potentiellement agir comme un microrefuge précieux, offrant un environnement propice à la préservation et à la protection d'espèces végétales en danger. Cette constatation souligne l'importance de la préservation de la guelta en tant que zone écologiquement sensible et suggère qu'elle pourrait jouer un rôle essentiel dans la conservation de la biodiversité végétale, en particulier pour les espèces menacées.

Toutefois, la diminution constante de la surface occupée par le cèdre de l'Atlas au Maroc a engendré des répercussions significatives sur l'intégralité des écosystèmes forestiers ainsi que sur les services sociaux qu'ils offrent. Les efforts de préservation dans les nations du sud de la Méditerranée se heurtent fréquemment à des contraintes liées à des ressources financières et humaines limitées pour mettre en œuvre des initiatives de conservation efficaces. Cette réalité met en évidence la nécessité d'une attention accrue et d'un soutien financier et technique accru de la part des parties prenantes nationales et internationales pour garantir la préservation à long terme des espèces endémiques de la zone que j'ai étudié dans ma thèse et des écosystèmes forestiers dans leur ensemble, et assurer la durabilité des services écosystémiques indispensables pour les communautés locales et la société dans son ensemble.

A cet effet, l'importance de cette étude dépasserait l'aspect d'un accomplissement académique. La recherche que j'ai menée dans ma thèse devrait avoir plusieurs débouchés sur la réalité et proposer des solutions scientifiques de conservation des espèces avec un coût réaliste de leur application sur le terrain.

Il serait intéressant d'essayer de vulgariser ces observations et résultats et créer des « check lists », en collaboration avec les autorités et les entités responsables pour la préservation des espèces menacées et faciliter l'identification d'autres zones microrefuges potentielles pour chaque gestionnaire sans nécessité d'avoir des connaissances scientifiques développées et approfondies dans le domaine, au moins en phase d'identification et de recensement.

Dans la présente étude je propose l'identification des microrefuges à l'aide de critères d'observation sur le terrain:

- ils devraient offrir des expositions différentes au climat froid et/ou chaud et une rugosité topographique importante pour permettre aux espèces de s'adapter plus facilement même avec un faible taux de dispersion ou de migration ;
- ils devraient avoir des couloirs naturels potentiels pour que les espèces puissent se propager dans et hors zone, de se rétracter et/ou coloniser différentes zones à mesure que le climat devient plus favorable ou se détériore au fil du temps ;
- ils doivent être aussi éloignés que possible des populations humaines denses ou au moins avec une présence et/ou un accès humain limité pour minimiser l'investissement des ressources publiques et réduire le coût des politiques de conservation.

En plus de ces critères simples, et afin de parvenir à l'identification des microrefuges, une approche plus large et diversifiée, portant sur différentes espèces, régions et climats, outre que les cèdres de l'Atlas, s'avérerait essentielle. Cette démarche permettrait de surmonter les limitations pratiques liées à une étude restreinte à une seule zone et/ou à une seule espèce animale ou végétale, offrant ainsi une perspective plus complète et nuancée des dynamiques écologiques et environnementales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbach, J., El Talibi, H., El Moussaoui, S., Etebaai, I., Cherkaoui Dekkaki, H., 2023. Recent sediments of Lake Tamda (Middle Atlas, Morocco): New insights from geochemical and sedimentary records. *Journal of African Earth Sciences* 202, 104922. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2023.104922>
- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J.A., Pérez-Díaz, S., Ruiz, S.S., Cheddadi, R., Alba-Sánchez, F., 2018. Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction?: The Holocene. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>
- ABHM, 2012. État de la qualité des ressources en eau dans le bassin de la Moulouya 2011-2012. Agence du Bassin Hydraulique de la Moulouya, Oujda, Maroc, 20 p.
- Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Cornwell, W.K., Weiss, S.B., Hamilton, H., Branciforte, R., Kraft, N.J.B., 2010. The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16, 476–487. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00654.x>
- AMEPN, 2020. Association Marocaine pour l'Ecotourisme et la Protection de la Nature. Association Marocaine pour l'Ecotourisme et la Protection de la Nature. URL <https://amepn.ma/tazekka/> (accessed 9.26.23).
- Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., Warton, D.I., Ramp, D., 2012. A novel approach to quantify and locate potential microrefugia using topoclimate, climate stability, and isolation from the matrix. *Global Change Biology* 18, 1866–1879. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02661.x>
- Bell, B.A., Fletcher, W.J., Cornelissen, H.L., Campbell, J.F.E., Ryan, P., Grant, H., Zielhofer, C., 2019. Stable carbon isotope analysis on fossil *Cedrus* pollen shows summer aridification in Morocco during the last 5000 years. *J. Quaternary Sci.* 34, 323–332. <https://doi.org/10.1002/jqs.3103>
- Bichet, V., Gauthier, E., Massa, C., Perren, B., 2014. Lake Sediments as an Archive of Land use and Environmental Change in the Eastern Settlement, Southwestern Greenland. *Journal of the North Atlantic* sp6, 47–63. <https://doi.org/10.3721/037.002.sp606>
- Blaauw, M., 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5, 512–518. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.002>
- Blouidi, M.K., 2005. Etude géochimique de la lagune de Nador (Maroc oriental) : Impacts des facteurs anthropiques (thesis). <http://www.theses.fr>. Université Louis Pasteur (Strasbourg).
- Bouchet, A., Meunier, A., Sardini, P., 2000. Minéraux argileux structure cristalline, identification par diffraction de rayons X = Clay minerals: crystal structure, x-ray diffraction identification. Elf Exploration Production, Pau (Pyrénées-Atlantiques).
- Bourque, A., 2000. Les changements climatiques et leurs impacts. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.4042>
- CALIB 14C Calibration Program, 1993. CALIB 14C Calibration Program, CALIB rev. 8; Stuiver, M., and Reimer, P.J., 1993, *Radiocarbon*, 35, 215-230. [WWW Document]. URL <http://calib.org/calib/> (accessed 9.26.23).
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology, Iberian Floras through Time: Land of Diversity and Survival* 162, 458–475. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.12.007>
- Chaudhary, B.S., Saroha, G.P., Yadav, M., 2008. Human Induced Land Use/Land Cover Changes in Northern Part of Gurgaon District, Haryana, India: Natural Resources Census Concept. *Journal of Human Ecology* 23, 243–252. <https://doi.org/10.1080/09709274.2008.11906077>

- Cheddadi, R., Bouaissa, O., Rhoujjati, A., Dezileau, L., 2016. Environmental changes in the Moroccan western Rif mountains over the last 9,000 years. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 15–25. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.7517>
- Cheddadi, R., Carré, M., Nourelbait, M., François, L., Rhoujjati, A., Manay, R., Ochoa, D., Schefuß, E., 2021. Early Holocene greening of the Sahara requires Mediterranean winter rainfall. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118, e2024898118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024898118>
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G.G., Ortu, E., 2009. Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography* 36, 1361–1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063.x>
- Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P.E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., Zheng, Z., 2017. Microrefugia, Climate Change, and Conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif Mountains, Morocco. *Front. Ecol. Evol.* 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>
- Cheddadi, R., Lamb, H.F., Guiot, J., van der Kaars, S., 1998. Holocene climatic change in Morocco: a quantitative reconstruction from pollen data. *Climate Dynamics* 14, 883–890. <https://doi.org/10.1007/s003820050262>
- Cheddadi, R., Nourelbait, M., Bouaissa, O., Tabel, J., Rhoujjati, A., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., Khater, C., Ballouche, A., Dezileau, L., Lamb, H., 2015. A History of Human Impact on Moroccan Mountain Landscapes. *Afr Archaeol Rev* 32, 233–248. <https://doi.org/10.1007/s10437-015-9186-7>
- Cheddadi, R., Palmisano, A., López-Sáez, J.A., Nourelbait, M., Zielhofer, C., Tabel, J., Rhoujjati, A., Khater, C., Woodbridge, J., Lucarini, G., Broodbank, C., Fletcher, W.J., Roberts, C.N., 2019. Human demography changes in Morocco and environmental imprint during the Holocene. *The Holocene* 29, 816–829. <https://doi.org/10.1177/0959683619826657>
- Cheddadi, R., Taberlet, P., Boyer, F., Coissac, E., Rhoujjati, A., Urbach, D., Remy, C., Khater, C., Antry, S., Aoujdad, J., Carré, M., Ficetola, G.F., 2022. Priority conservation areas for *Cedrus atlantica* in the Atlas Mountains, Morocco. *Conservat Sci and Prac* 4. <https://doi.org/10.1111/csp2.12680>
- CHM [WWW Document], 2006. URL http://ma.chm-cbd.net/manag_cons/esp_prot/sibe_ma/sibe_cont_hum/guelta-tamda-h13-./sibe_h13 (accessed 4.12.20).
- Cohen, A.L., McConnaughey, T.A., 2003. Geochemical Perspectives on Coral Mineralization. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54, 151–187. <https://doi.org/10.2113/0540151>
- Cohen, A.S., 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press.
- Colo, G., 1961. Contribution à l'étude du Jurassique du Moyen Atlas septentrional. Ed. de la Division de la géologie, Rabat, Maroc.
- Colombaroli, D., Tinner, W., Leeuwen, J.V., Noti, R., Vescovi, E., Vannièrè, B., Magny, M., Schmidt, R., Bugmann, H., 2009. Response of broadleaved evergreen Mediterranean forest vegetation to fire disturbance during the Holocene: insights from the peri-Adriatic region. *Journal of Biogeography* 36, 314–326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01987.x>
- Corlett, R.T., Westcott, D.A., 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28, 482–488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>
- Damnati, B., Taieb, M., 2003. La sédimentation sub-actuelle dans le lac Iffer (Moyen Atlas, Maroc): Résultats préliminaires. *Notes et Mém. Serv. Géol. Maroc* 452, 301–306.
- David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J.S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C., David, J.S., 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology* 27, 793–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>
- Davison, W., 1993. Iron and manganese in lakes. *Earth-Science Reviews* 34, 119–163. [https://doi.org/10.1016/0012-8252\(93\)90029-7](https://doi.org/10.1016/0012-8252(93)90029-7)

- Dean, B.W., Forester, R., Steven, C., Liu, A., Skipp, G., Simmons, K., Swarzenski, P., Anderson, R., 2005. Modern and Glacial-Holocene Carbonate Sedimentation in Bear Lake, Utah-Idaho (Open-File Report).
- Dobrowski, S.Z., 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate: A CLIMATIC BASIS FOR MICROREFUGIA. *Global Change Biology* 17, 1022–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>
- Drits, V.A., Plançon, A., 1994. Expert System for Structural Characterization of Phyllosilicates: II. Application to Mixed-Layer Minerals. *Clay Minerals* 29, 39–45. <https://doi.org/10.1180/claymin.1994.029.1.05>
- Drobinski, P., Da Silva, N., Bastin, S., Mailler, S., Muller, C., Ahrens, B., Christensen, O.B., Lionello, P., 2020. How warmer and drier will the Mediterranean region be at the end of the twenty-first century? *Reg Environ Change* 20, 78. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01659-w>
- EarthExplorer [WWW Document], 1996. URL <https://earthexplorer.usgs.gov/> (accessed 8.19.23).
- El Aoula, R., Mhammdi, N., Dezileau, L., Mahe, G., Kolker, A.S., 2021. Fluvial sediment transport degradation after dam construction in North Africa. *Journal of African Earth Sciences* 182, 104255. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2021.104255>
- El Fellah, B., 1994. Guelta Tamda (Moyen Atlas plissé, Maroc); un exemple de lac de barrage naturel. *Revue de Géographie du Maroc*.
- El Hasnaoui, Y., Mhammdi, N., Bajolle, L., Nourelbait, M., Bouimetarhan, I., Cheddadi, R., 2020. Locating North African microrefugia for mountain tree species from landscape ruggedness and fossil records. *Journal of African Earth Sciences* 172, 103996. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103996>
- Ellis, C.J., 2020. Microclimatic refugia in riparian woodland: A climate change adaptation strategy. *Forest Ecology and Management* 462, 118006. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118006>
- Engstrom, D.R., Swain, E.B., 1986. The chemistry of lake sediments in time and space. *Hydrobiologia* 143, 37–44. <https://doi.org/10.1007/BF00026642>
- Esper, J., Frank, D., Büntgen, U., Verstege, A., Luterbacher, J., Xoplaki, E., 2007. Long-term drought severity variations in Morocco. *Geophysical Research Letters* 34. <https://doi.org/10.1029/2007GL030844>
- Fletcher, W.J., Zielhofer, C., 2013. Fragility of Western Mediterranean landscapes during Holocene Rapid Climate Changes. *Catena* 103, 16–29. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2011.05.001>
- Folk, R.L., Ward, W.C., 1957. Brazos River Bar: A Study in the Significance of Grain Size Parameters 24.
- Fougrach, H., Badri, W., Malki, M., 2007. Flore vasculaire rare et menacée du massif de Tazekka (région de Taza, Maroc).
- Francisquini, M.I., Lorente, F.L., Ruiz Pessenda, L.C., Buso Junior, A.A., Mayle, F.E., Lisboa Cohen, M.C., França, M.C., Bendassolli, J.A., Fonseca Giannini, P.C., Schiavo, J., Macario, K., 2020. Cold and humid Atlantic Rainforest during the last glacial maximum, northern Espírito Santo state, southeastern Brazil. *Quaternary Science Reviews* 244, 106489. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106489>
- Garcin, M., Casanova, J., 2013. Étude réalisée dans le cadre des opérations de Recherche du BRGM 02 RISR10.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Vicente-Serrano, S.M., Sánchez-Salguero, R., Gutiérrez, E., de Luis, M., Sangüesa-Barreda, G., Novak, K., Rozas, V., Tíscar, P.A., Linares, J.C., Martín-Hernández, N., Martínez del Castillo, E., Ribas, M., García-González, I., Silla, F., Camisón, A., Génova, M., Olano, J.M., Longares, L.A., Hevia, A., Tomás-Burguera, M., Galván, J.D., 2018. Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology* 24, 2143–2158. <https://doi.org/10.1111/gcb.14082>
- Hampe, A., Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8, 461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Hannah, L., Flint, L., Syphard, A.D., Moritz, M.A., Buckley, L.B., McCullough, I.M., 2014. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 390–397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.006>

- Henne, P.D., Elkin, C., Colombaroli, D., Samartin, S., Bugmann, H., Heiri, O., Tinner, W., 2013. Impacts of changing climate and land use on vegetation dynamics in a Mediterranean ecosystem: insights from paleoecology and dynamic modeling. *Landscape Ecol* 28, 819–833. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9782-8>
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68, 87–112. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x>
- Hoerling, M., Eischeid, J., Perlwitz, J., Quan, X., Zhang, T., Pegion, P., 2012. On the Increased Frequency of Mediterranean Drought. *J. Climate* 25, 2146–2161. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00296.1>
- Hu, G., Li, A., Liu, J., Xu, G., Mei, X., Kong, X., 2014. High resolution records of flood deposition in the mud area off the Changjiang River mouth during the past century. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 32, 909–920. <https://doi.org/10.1007/s00343-014-3244-x>
- Hubert, F., Caner, L., Meunier, A., Lanson, B., 2009. Advances in characterization of soil clay mineralogy using X-ray diffraction: from decomposition to profile fitting. *European Journal of Soil Science* 60, 1093–1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01194.x>
- Hughes, P.D., Fenton, C.R., Gibbard, P.L., 2011. Quaternary Glaciations of the Atlas Mountains, North Africa, in: *Developments in Quaternary Sciences*. Elsevier, pp. 1065–1074. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53447-7.00076-3>
- Hurrell, J.W., Deser, C., 2009. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems* 78, 28–41. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.026>
- Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M., 2003. An overview of the North Atlantic Oscillation, in: Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M. (Eds.), *Geophysical Monograph Series*. American Geophysical Union, Washington, D. C., pp. 1–35. <https://doi.org/10.1029/134GM01>
- Id Abdallah, H., 2021. Caractérisation hydrologique et hydro-chimique du réseau karstique du haut bassin de l’Oum Er-Rbia (Moyen Atlas) et étude de la variabilité hydroclimatique actuelle et passée de la région (These de doctorat). Aix-Marseille.
- IUCN, 2013. *Cedrus atlantica*: Thomas, P.: The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T42303A2970716. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en>
- IUCN, 2008. IUCN Red List 2008 for birds: Climate change and continental drift | IUCN [WWW Document]. URL <https://www.iucn.org/content/iucn-red-list-2008-birds-climate-change-and-continental-drift> (accessed 9.25.23).
- Jalut, G., Dedoubat, J.J., Fontugne, M., Otto, T., 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: Climate forcing and human impact. *Quaternary International, Rhythms and Causalities of the Anthropisation Dynamic in Europe between 8500 and 2500 cal BP: Sociocultural and/or Climatic Assumptions* 200, 4–18. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.03.012>
- Jenkins, J.A. (Ed.), 2012. *Forest decline: causes and impacts*, Environmental science, engineering and technology. Nova Science Publishers, New York.
- Juggins, S., 2017. rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version (0.9-21). [WWW Document]. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/rioja/citation.html> (accessed 8.20.23).
- Kaltenrieder, P., Belis, C., Hofstetter, S., Ammann, B., Ravazzi, C., Tinner, W., 2009. Environmental and climatic conditions at a potential Glacial refugial site of tree species near the Southern Alpine glaciers. New insights from multiproxy sedimentary studies at Lago della Costa (Euganean Hills, Northeastern Italy). *Quaternary Science Reviews* 28, 2647–2662. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.05.025>
- KBA, 2023. Key Biodiversity Areas Partnership Key Biodiversity Areas factsheet: Eastern Middle Atlas Mountains. Extracted from the World Database of Key Biodiversity Areas. Developed by the Key Biodiversity Areas Partnership: BirdLife International, IUCN, American Bird Conservancy, Amphibian Survival Alliance, Conservation International, Critical Ecosystem Partnership Fund, Global Environment Facility, Re:wild, NatureServe, Rainforest Trust, Royal Society for the Protection of Birds, World Wildlife Fund and Wildlife Conservation Society. [WWW Document]. URL <https://www.keybiodiversityareas.org/site/factsheet/31683> (accessed 9.25.23).

- Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G.W., Phillips, B.L., Welbergen, J.A., Reside, A.E., 2015. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 106–112.
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change: Identifying and understanding refugia. *Global Ecology and Biogeography* 21, 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>
- Kherchouche, D., Kalla, M., Gutierrez, E., Briki, A., Hamchi, A., 2013. La sécheresse et le dépérissement du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif du Belezma (Algérie). *Sécheresse* 24.
- Klausmeyer, K.R., Shaw, M.R., 2009. Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. *PLOS ONE* 4, e6392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006392>
- Kylander, M.E., Ampel, L., Wohlfarth, B., Veres, D., 2011. High-resolution X-ray fluorescence core scanning analysis of Les Echets (France) sedimentary sequence: new insights from chemical proxies. *J. Quaternary Sci.* 26, 109–117. <https://doi.org/10.1002/jqs.1438>
- Lamb, H., Roberts, N., Leng, M., Barker, P., Benkaddour, A., van der Kaars, S., 1999. Lake evolution in a semi-arid montane environment: response to catchment change and hydroclimatic variation. *Journal of Paleolimnology* 21, 325–343. <https://doi.org/10.1023/A:1008099602205>
- Lamb, H.F., Damblon, F., Maxted, R.W., 1991. Human Impact on the Vegetation of the Middle Atlas, Morocco, During the Last 5000 Years. *Journal of Biogeography* 18, 519–532. <https://doi.org/10.2307/2845688>
- Lamb, H.F., van der Kaars, S., 1995. Vegetational response to Holocene climatic change: pollen and palaeolimnological data from the Middle Atlas, Morocco. *The Holocene* 5, 400–408. <https://doi.org/10.1177/095968369500500402>
- Lavorel, S., 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distributions* 5, 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00033.x>
- Linares, J.C., Taïqui, L., Camarero, J.J., 2011. Increasing Drought Sensitivity and Decline of Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas Forests. *Forests* 2, 777–796. <https://doi.org/10.3390/f2030777>
- Linares, J.C., Taïqui, L., Sangüesa-Barreda, G., Seco, J.I., Camarero, J.J., 2013. Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Dendrochronologia* 31, 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.003>
- Linstädter, J., Broich, M., Weninger, B., 2018. Defining the Early Neolithic of the Eastern Rif, Morocco – Spatial distribution, chronological framework and impact of environmental changes. *Quaternary International* 472, 272–282. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.07.042>
- Linstädter, J., Kehl, M., Broich, M., López-Sáez, J.A., 2016. Chronostratigraphy, site formation processes and pollen record of Ifri n'Étsedda, NE Morocco. *Quaternary International, The Neolithic from the Sahara to the Southern Mediterranean Coast: A review of the most Recent Research* 410, 6–29. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.017>
- Loarie, S.R., Carter, B.E., Hayhoe, K., McMahon, S., Moe, R., Knight, C.A., Ackerly, D.D., 2008. Climate Change and the Future of California's Endemic Flora. *PLoS One* 3, e2502. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002502>
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052–1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- López Lara, E.J., Baena Escudero, R., Guerrero Amador, I., Posada Simeón, J.C., Obda, K., Taous, A., Sabaoui, A., 2007. Aspectos hidrológicos de la depresión de Marhraoua y sus márgenes (Medio Atlas Septentrional de Marruecos).
- Löwemark, L., Chen, H.-F., Yang, T.-N., Kylander, M., Yu, E.-F., Hsu, Y.-W., Lee, T.-Q., Song, S.-R., Jarvis, S., 2011. Normalizing XRF-scanner data: A cautionary note on the interpretation of high-resolution records from organic-rich lakes. *Journal of Asian Earth Sciences* 40, 1250–1256. <https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2010.06.002>

- Mackey, B., Berry, S., Hugh, S., Ferrier, S., Harwood, T.D., Williams, K.J., 2012. Ecosystem greenspots: identifying potential drought, fire, and climate-change micro-refuges. *Ecological Applications* 22, 1852–1864.
- Magny, M., Combourieu-Nebout, N., de Beaulieu, J.L., Bout-Roumzeilles, V., Colombaroli, D., Desprat, S., Francke, A., Joannin, S., Ortu, E., Peyron, O., Revel, M., Sadori, L., Siani, G., Sicre, M.A., Samartin, S., Simonneau, A., Tinner, W., Vanni re, B., Wagner, B., Zanchetta, G., Anselmetti, F., Brugiapaglia, E., Chapron, E., Debret, M., Desmet, M., Didier, J., Essallami, L., Galop, D., Gilli, A., Haas, J.N., Kallel, N., Millet, L., Stock, A., Turon, J.L., Wirth, S., 2013. North–south palaeohydrological contrasts in the central Mediterranean during the Holocene: tentative synthesis and working hypotheses. *Climate of the Past* 9, 2043–2071. <https://doi.org/10.5194/cp-9-2043-2013>
- Magny, M., de Beaulieu, J.-L., Drescher-Schneider, R., Vanni re, B., Walter-Simonnet, A.-V., Miras, Y., Millet, L., Bossuet, G., Peyron, O., Brugiapaglia, E., Leroux, A., 2007. Holocene climate changes in the central Mediterranean as recorded by lake-level fluctuations at Lake Accesa (Tuscany, Italy). *Quaternary Science Reviews* 26, 1736–1758. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.04.014>
- Maher, B.A., Thompson, R., 1999. *Quaternary Climates, Environments and Magnetism*. Cambridge University Press.
- Maitituerdi, A., Van Daele, M., Verschuren, D., De Batist, M., Waldmann, N., 2022. Depositional history of Lake Chala (Mt. Kilimanjaro, equatorial East Africa) from high-resolution seismic stratigraphy. *Journal of African Earth Sciences* 189, 104499. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2022.104499>
- Malcolm, J.R., Liu, C., Neilson, R.P., Hansen, L., Hannah, L., 2006. Global Warming and Extinctions of Endemic Species from Biodiversity Hotspots. *Conservation Biology* 20, 538–548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>
- Martinez-Ruiz, F., Kastner, M., Gallego-Torres, D., Rodrigo-G miz, M., Nieto-Moreno, V., Ortega-Huertas, M., 2015. Paleoclimate and paleoceanography over the past 20,000 yr in the Mediterranean Sea Basins as indicated by sediment elemental proxies. *Quaternary Science Reviews* 107, 25–46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.018>
- Maslin, M., Stickley, C., Ettwein, V., 2001. Holocene Climate Variability, in: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Elsevier, pp. 1210–1217. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0246>
- Mercuri, A.M., Mazzanti, M.B., Florenzano, A., Montecchi, M.C., Rattighieri, E., Torri, P., 2013. ANTHROPOGENIC POLLEN INDICATORS (API) FROM ARCHAEOLOGICAL SITES AS LOCAL EVIDENCE OF HUMAN-INDUCED ENVIRONMENTS IN THE ITALIAN PENINSULA. *Annali di Botanica* 3, 143–153. <https://doi.org/10.4462/annbotrm-10316>
- Mercuri, A.M., Mazzanti, M.B., Torri, P., Vigliotti, L., Bosi, G., Florenzano, A., Olmi, L., N’siala, I.M., 2012. A marine/terrestrial integration for mid-late Holocene vegetation history and the development of the cultural landscape in the Po valley as a result of human impact and climate change. *Veget Hist Archaeobot* 21, 353–372. <https://doi.org/10.1007/s00334-012-0352-4>
- Mhammdi, N., Medina, F., Font, E., Belkhat, Z., Geawhari, M.A., 2015. SEDIMENTARY EVIDENCE OF PALAEO-TSUNAMI DEPOSITS ALONG THE LOUKKOS ESTUARY (MOROCCAN ATLANTIC COAST).
- Monegato, G., Ravazzi, C., Culiberg, M., Pini, R., Bavec, M., Calderoni, G., Je , J., Perego, R., 2015. Sedimentary evolution and persistence of open forests between the south-eastern Alpine fringe and the Northern Dinarides during the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 436, 23–40. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.06.025>
- Morales, J., P rez-Jord , G., Pe a-Chocarro, L., Zapata, L., Ru z-Alonso, M., L pez-S ez, J.A., Linst dter, J., 2013. The origins of agriculture in North-West Africa: macro-botanical remains from Epipalaeolithic and Early Neolithic levels of Ifri Oudadane (Morocco). *Journal of Archaeological Science* 40, 2659–2669. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.01.026>
- Mouhdi, A., 1993. *Contribution   l’ tude pluvio-hydrologique du bassin-versant de l’oued M lloulou (Maroc oriental)*. Universit  des sciences et technologies de Lille.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. da, Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.

- Naggar, M., 2013. La régénération du cèdre dans le moyen Atlas central au Maroc. Forêt Méditerranéenne XXXIV, 25–34.
- Nour El Bait, M., Rhoujjati, A., Eynaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K., Goslar, T., Khater, C., Tabel, J., Cheddadi, R., 2014. An 18 000-year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Quaternary Science* 29, 423–432. <https://doi.org/10.1002/jqs.2708>
- Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Benkaddour, A., Carré, M., Eynaud, F., Martinez, P., Cheddadi, R., 2015. Climate changes since the mid-Holocene in the Middle Atlas, Morocco. *Clim. Past Discuss.* 11, 4097–4121. <https://doi.org/10.5194/cpd-11-4097-2015>
- Nussbaum, F., 1931. Sur la formation des lacs de montagne dans les Pyrénées. *Le Globe. Revue genevoise de géographie* 70, 66–70. <https://doi.org/10.3406/globe.1931.3567>
- Obda, K., 2009. HYDROLOGIE DU HAUT MELLOULOU (MOYEN ATLAS NORD ORIENTAL) [WWW Document]. URL (accessed 7.16.23).
- Palmisano, A., Woodbridge, J., Roberts, C.N., Bevan, A., Fyfe, R., Shennan, S., Cheddadi, R., Greenberg, R., Kaniewski, D., Langgut, D., Leroy, S.A., Litt, T., Miebach, A., 2019. Holocene landscape dynamics and long-term population trends in the Levant. *The Holocene* 29, 708–727. <https://doi.org/10.1177/0959683619826642>
- Paola, C., Heller, P.L., Angevine, C.L., 1992. The large-scale dynamics of grain-size variation in alluvial basins, 1: Theory. *Basin Research* 4, 73–90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2117.1992.tb00145.x>
- Peinerud, E. K., 2000. Interpretation of Si concentrations in lake sediments: three case studies. *Environmental Geology* 40, 64–72. <https://doi.org/10.1007/PL00013330>
- Pimentel, D., Harman, R., Pacenza, M., Pecarsky, J., Pimentel, M., 1994. Natural Resources and an Optimum Human Population. *Population and Environment* 15, 347–369.
- Putz, H., Brandenburg, K., 2019. Match! - Phase Analysis using Powder Diffraction, Crystal Impact, Version 3.7.1.132, Crystal Impact - Kreuzherrenstr. 102, 53227 Bonn, Germany, <https://www.crystalimpact.de/match>.
- QGIS Development Team [WWW Document], 2019. . QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL <http://qgis.osgeo.org> (accessed 8.19.23).
- R Core Team [WWW Document], 2020. . R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.r-project.org/index.html> (accessed 8.20.23).
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalsgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J., Fjeldså, J., 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365, 1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Ramzi, H., Qarro, M., Abidine, A.Z.E., Ouahbi, Y., 2019. Interactions entre le couvert forestier et une population de cerf de Berbérie (*Cervus elaphus barbarus* Bennett, 1833) réintroduite dans la réserve animalière du Parc National de Tazekka, Moyen Atlas oriental, Maroc.
- Reille, M., 1976. Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas Marocains: premiers résultats. *Ecologia Mediterranea* 2, 153–170. <https://doi.org/10.3406/ecmed.1976.925>
- RGPH [WWW Document], 2014. . Recensement général de la population et de l'habitat 2014 (RGPH2014). URL <https://rgph2014.hcp.ma> (accessed 8.19.23).
- Rhanem, M., 2011. Aridification du climat régional et remontée de la limite inférieure du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) aux confins de la plaine de Midelt (Maroc). *Physio-Géo. Géographie physique et environnement* 143–165. <https://doi.org/10.4000/physio-geo.1983>
- Rhoujjati, A., Cheddadi, R., Taïeb, M., Baali, A., Ortu, E., 2010. Environmental changes over the past c. 29,000 years in the Middle Atlas (Morocco): A record from Lake Ifrah. *Journal of Arid Environments* 74, 737.
- Rietveld, H.M., 2014. The Rietveld method. *Physica Scripta* 89, 098002. <https://doi.org/10.1088/0031-8949/89/9/098002>
- Riley, S., DeGloria, S.D., Elliot, R., 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity.

- Rollinson, H.R. 1949-, 1993. Using geochemical data : evaluation, presentation, interpretation /. Longman Scientific & Technical ;
- Rouland, S., 2021. Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d'Ambre (nord de Madagascar).
- Rull, V., 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36, 481–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x>
- Sabaoui, 1998. Rôles des inversions dans l'évolution mésocénozoïque du Moyen-Atlas Septentrional (Maroc). L'exemple de la transversale El Menzel – Ribat Al Khayr – Bou Iblane. Thèse Doct. Etat, Rabat, 410 p.
- Sabaoui, A., 1987. Structure et evolution alpine du moyen-atlas septentrional sur la transversale tleta des zerarda-merhraoua (sw de taza, maroc) (thesis). <http://www.theses.fr>. Toulouse 3.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., Vega-Leinert, A.C. de la, Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310, 1333–1337. <https://doi.org/10.1126/science.1115233>
- Shah, E.J., Gurdziel, K., Ruden, D.M., 2019. Mammalian Models of Traumatic Brain Injury and a Place for Drosophila in TBI Research. *Frontiers in Neuroscience* 13.
- Simonneau, A., Chapron, E., Courp, T., Tachikawa, K., Le Roux, G., Galop, D., Garcia, M., Desmet, M., Bard, E., 2012. Archives lacustres de l'évolution du climat et des activités humaines récentes dans les Pyrénées ariégeoises au cours de l'Holocène (Étang Majeur, vallée du Haut-Vicdessos, Pyrénées, France). *Sud-Ouest européen. Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest* 101–116. <https://doi.org/10.4000/soe.309>
- Smol, J.P., 2014. Lakes and Climate Change - a Paleoecological Perspective, in: Freedman, B. (Ed.), *Global Environmental Change, Handbook of Global Environmental Pollution*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 231–241. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5784-4_111
- Steffen, W., Burbidge, A.A., Hughes, L., Kitching, R., Lindenmayer, D., Musgrave, W., Smith, M.S., Werner, P.A., 2009. *Australia's biodiversity and climate change*. CSIRO Publishing, Collingwood, Vic.
- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., Vidal, L., Benkaddour, A., Nourelbait, M., Cheddadi, R., 2016. Environmental changes over the past 25 000 years in the southern Middle Atlas, Morocco: PAST ENVIRONMENTAL CHANGES IN MOROCCO. *J. Quaternary Sci.* 31, 93–102. <https://doi.org/10.1002/jqs.2841>
- Taberlet, P., Cheddadi, R., 2002. Ecology. Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* 297, 2009–2010. <https://doi.org/10.1126/science.297.5589.2009>
- Taous, A., Tribak, A., Obda, K., Baena Escudero, R., López Lara, E.J., Miranda Bonilla, J., 2009. Karst et ressources en eau au moyen Atlas nord-oriental. *Karst and resources in water in the north-oriental Medium Atlas*.
- The IUCN Red List of Threatened Species [WWW Document], 2019. . IUCN Red List of Threatened Species. URL <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed 2.6.20).
- Thiry, M., Carrillo, N., Franke, C., Martineau, N., 2013. Technique de préparation des minéraux argileux en vue de l'analyse par diffraction des Rayons X et introduction à l'interprétation des diagrammes.
- Thomas, P., 2013. IUCN Red List of Threatened Species: *Cedrus atlantica*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>

- Touchan, R., Anchukaitis, K.J., Meko, D.M., Sabir, M., Attalah, S., Aloui, A., 2011. Spatiotemporal drought variability in northwestern Africa over the last nine centuries. *Clim Dyn* 37, 237–252. <https://doi.org/10.1007/s00382-010-0804-4>
- Tucker, C.J., Dregne, H.E., Newcomb, W.W., 1991. Expansion and Contraction of the Sahara Desert from 1980 to 1990. *Science* 253, 299–300. <https://doi.org/10.1126/science.253.5017.299>
- Valencia, B.G., Matthews-Bird, F., Urrego, D.H., Williams, J.J., Gosling, W.D., Bush, M., 2016. Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. *New Phytol* 212, 510–522. <https://doi.org/10.1111/nph.14042>
- Vanni re, B., Power, M.J., Roberts, N., Tinner, W., Carri n, J., Magny, M., Bartlein, P., Colombaroli, D., Daniau, A.L., Finsinger, W., Gil-Romera, G., Kaltenrieder, P., Pini, R., Sadori, L., Turner, R., Valsecchi, V., Vescovi, E., 2011. Circum-Mediterranean fire activity and climate changes during the mid-Holocene environmental transition (8500-2500 cal. BP). *The Holocene* 21, 53–73. <https://doi.org/10.1177/0959683610384164>
- Visher, G.S., 1969. Grain Size Distributions and Depositional Processes. *Journal of Sedimentary Research* 39.
- Vogel, J.C., RUMSEY, F.J., SCHNELLER, J.J., BARRETT, J.A., GIBBY, M., 1999. Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* 66, 23–37. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01915.x>
- Walsh, K., Berger, J.-F., Roberts, C.N., Vanni re, B., Ghilardi, M., Brown, A.G., Woodbridge, J., Lespez, L., Estrany, J., Glais, A., Palmisano, A., Finn , M., Verstraeten, G., 2019. Holocene demographic fluctuations, climate and erosion in the Mediterranean: A meta data-analysis. *The Holocene* 29, 864–885. <https://doi.org/10.1177/0959683619826637>
- Ward, M.N., Lamb, P.J., Portis, D.H., El Hamly, M., Sebbari, R., 1999. Climate Variability in Northern Africa: Understanding Droughts in the Sahel and the Maghreb, in: Navarra, A. (Ed.), *Beyond El Ni o: Decadal and Interdecadal Climate Variability*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 119–140. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58369-8_6
- Wassenburg, J.A., Immenhauser, A., Richter, D.K., Niedermayr, A., Riechelmann, S., Fietzke, J., Scholz, D., Jochum, K.P., Fohlmeister, J., Schr der-Ritzrau, A., Sabaoui, A., Riechelmann, D.F.C., Schneider, L., Esper, J., 2013. Moroccan speleothem and tree ring records suggest a variable positive state of the North Atlantic Oscillation during the Medieval Warm Period. *Earth and Planetary Science Letters* 375, 291–302. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.05.048>
- Wiens, J.J., 2016. Climate-Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species. *PLOS Biology* 14, e2001104. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001104>
- Zapata, L., L pez-S ez, J.A., Ruiz-Alonso, M., Linst dter, J., P rez-Jord , G., Morales, J., Kehl, M., Pe a-Chocarro, L., 2013. Holocene environmental change and human impact in NE Morocco: Palaeobotanical evidence from Ifri Oudadane: The Holocene. <https://doi.org/10.1177/0959683613486944>
- Zhang, S., Zhou, R., DePaolo, D.J., 2020. The seawater Sr/Ca ratio in the past 50 Myr from bulk carbonate sediments corrected for diagenesis. *Earth and Planetary Science Letters* 530, 115949. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2019.115949>
- Zhao, X., Dupont, L., Cheddadi, R., K lling, M., Reddad, H., Groeneveld, J., Ain-Lhout, F.Z., Bouimetarhan, I., 2019. Recent climatic and anthropogenic impacts on endemic species in southwestern Morocco. *Quaternary Science Reviews* 221, 105889. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105889>
- Zielhofer, C., Fletcher, W.J., Mischke, S., De Batist, M., Campbell, J.F.E., Joannin, S., Tjallingii, R., El Hamouti, N., Junginger, A., Stele, A., Bussmann, J., Schneider, B., Lauer, T., Spitzer, K., Strupler, M., Brachert, T., Mikdad, A., 2017. Atlantic forcing of Western Mediterranean winter rain minima during the last 12,000 years. *Quaternary Science Reviews* 157, 29–51. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.037>
- Zolitschka, B., 2014. The Use of Varved Lake Sediments in Dating☆, in: *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09416-1>

ANNEXES



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of African Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jafrearsci

Locating North African microrefugia for mountain tree species from landscape ruggedness and fossil records

Yassine El Hasnaoui^{a,*}, Nadia Mhammdi^a, Lisa Bajolle^b, Majda Nourelbait^c,
Ilham Bouimtarhan^{d,e}, Rachid Cheddadi^b

^a Mohammed V University in Rabat, Institut Scientifique, GEOPAC Research Center, Geophysics and Natural Hazards Laboratory, Av. Ibn Batouta, B.P 703 Agdal, Rabat, Morocco

^b ISEM, University of Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

^c Laboratoire Géosciences Marines et Sciences Du Sol, University Chouaib Doukkali, El Jadida, Morocco

^d Marun-Centre for Marine Environmental Sciences, University of Bremen, Germany

^e Faculté des Sciences Appliquées, University Ibn Zohr of Agadir, Morocco

ARTICLE INFO

Keywords:
Microrefugia
Holocene
Morocco
Mountain species
Atlas cedar
Conservation

ABSTRACT

In order to optimize conservation policies for endangered plant species in North Africa and minimize the investment of the public resources we explore the capacity of a mountain plant species to persist locally in restricted natural areas. Palaeoecological studies have shown that plant species survived major global climate changes within refugia which offered suitable condition for their long term persistence. Our study aims at identifying potential mountains areas which may play the role of modern microrefugia for preserving locally endangered plant species.

We analyzed the mountain ruggedness of an area in the North-East of the Middle Atlas mountains where a population of an endangered plant species, *Cedrus atlantica*, is isolated today around lake Tameda. In addition, we collected a sediment core in the lake to investigate the recent history of the species with the local environmental changes. We compared the terrain and fossil analyses with an area in the Rif mountains where the terrain rugosity is lighter than in the Middle Atlas and where Atlas cedar populations occur as well.

Our results show that the Atlas cedar is better preserved in terrains with high rugosity because they offer a wider panel of suitable microclimates for the species persistence and they restrict the number of inhabitants as well which, de facto, reduces the anthropogenic disturbances.

We have carried out this analysis at a very small scale (less than 40 km²). A more exhaustive analysis of the terrain rugosity over the Atlas and Rif mountains, combined with historical data, will help to identify more suitable refugial areas for preserving the species at a larger scale. Protecting these refugial areas over decades from any anthropogenic activity should be possible at a minimal cost and would represent an immediate response to the ongoing climate change for preserving endangered species.

1. Introduction

The ecological responses to recent climate change show that plant species are facing major challenges for persisting in their current range (Wiens, 2016). In Africa, the threat for most species combines now the ongoing climate change and the increasing direct anthropogenic impact (Boko et al., 2007). This double threat on species is acute in the Mediterranean region (Klausmeyer and Shaw, 2009; Henne et al., 2013) which is a hotspot of biodiversity (Myers et al., 2000) and where many relict and endemic species are endangered with extinction (Malcolm

et al., 2006). In 2013, one of the most emblematic forest tree species in the Mediterranean, Atlas cedar (*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière), was added to the red list of the International Union for the Conservation of Nature ("The IUCN Red List of Threatened Species, 2019) as a threatened species to extinction in regard to the decreasing trend of its populations in Morocco and Algeria.

Morocco represents an ideal area for investigating the past impacts of environmental changes and anthropogenic activities on ecosystems, particularly on mountain tree species. As most of the Mediterranean countries, Morocco underwent an increasing aridity over the past five

* Corresponding author.

E-mail address: elhasnaoui.yassin@gmail.com (Y. El Hasnaoui).

<https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103996>

Received 24 May 2020; Received in revised form 17 July 2020; Accepted 26 August 2020

Available online 6 September 2020

1464-343X/© 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

thousand years (Jalut et al., 2009) with a more pronounced trend over the last decades (Benassi, 2008; Bell et al., 2019). In the Rif mountains the range of the endemic Atlas cedar decreased by about 75% within the past five decades (Cheddadi et al., 2017) due to the increasing drought. This natural climate aridification is observed worldwide (Maslin et al., 2001) but it is more acute and it has a direct marked impact on the Mediterranean forest ecosystems (Carrion et al., 2010; Colombaroli et al., 2009) through a decrease of the water availability and an increase of the fire frequency (Vannière et al., 2011). Morocco has a wide variety of landscapes and (micro)climates which have played a major role in maintaining a high ecosystem biodiversity. Today, about a quarter of the plant species in Morocco are endemic (e-Monograph of Moroccan Flora, 2016) and many, among which the Atlas cedar tree, are endangered to extinction ("The IUCN Red List of Threatened Species,"2019).

The ongoing climate warming and aridification in Morocco has a

noticeable impact on the mountain ecosystems and particularly on the Atlas cedar forests (Linares et al., 2011a,b). Field observations (Rhanem, 2011) and vegetation model simulations (Cheddadi et al., 2017) show that the lower altitudinal limit migrated upwards by more than 100 m within the past five decades. In the Rif mountains, populations of Atlas cedar became highly fragmented and the remaining populations are confined within microrefugia (sensu Rull, 2009) where local environmental conditions in the Moroccan mountains are still suitable and the human impact is reduced (Cheddadi et al., 2017). Microrefugia located in mountainous areas may offer suitable local conditions, including microclimate, for their long-term survival until a more favorable climate will allow their re-expansion.

In the present study, we investigate an area in the North-East of the Middle Atlas Mountains where a healthy population of Atlas cedar is isolated around a high altitudinal lake. We used a geographical

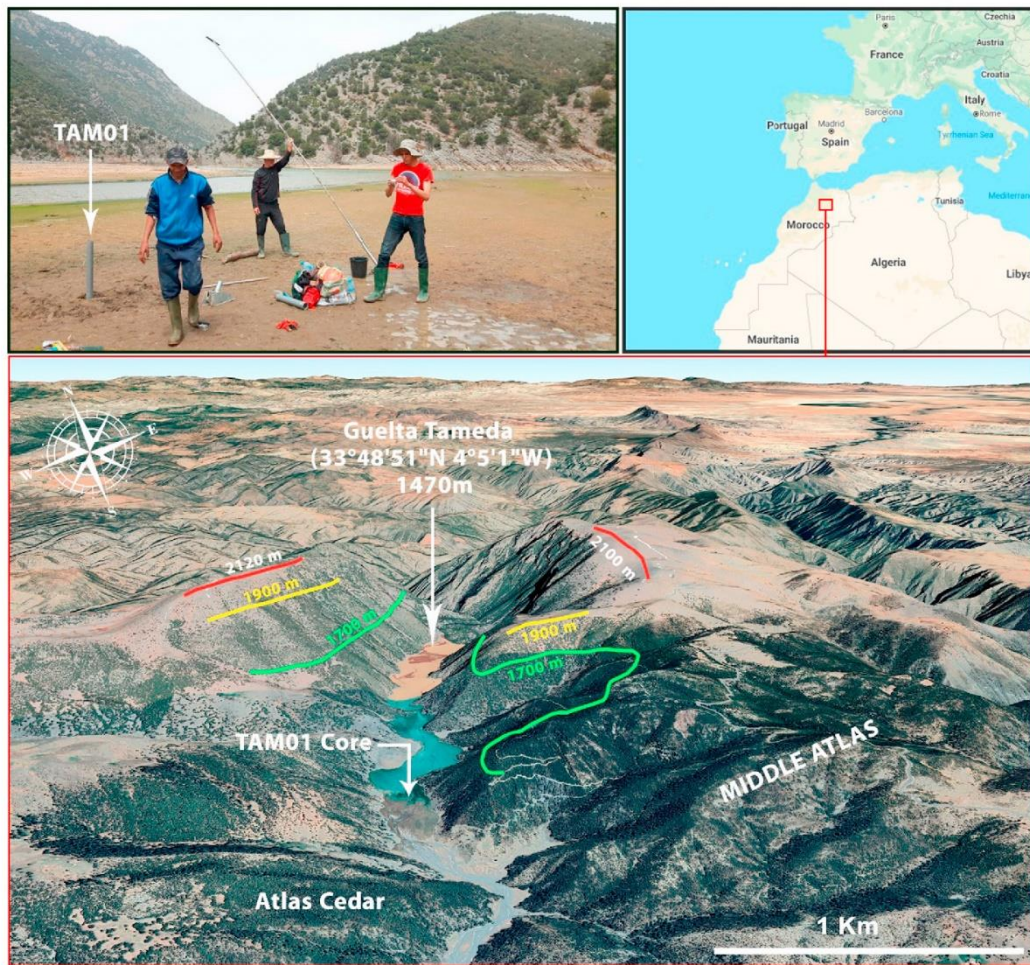


Fig. 1. Map of the studied area in the Middle Atlas mountains in Morocco (Google Earth, 2018), showing the location and the morphology of Guelta Tameda and the coring site of TAM01. The colored lines provide an approximate elevation around the studied site. The picture at the top left shows the location of the TAM01 core and the Guelta Tameda with a mixed evergreen oak/Atlas cedar forest surrounding the site.

information system (GIS) to analyze the topography of the catchment area and collected basic information about the modern local human occupancy in order to evaluate the potential long term persistence of the isolated population of Atlas cedar *in situ* under the ongoing climate change. In addition we collected a coring in the lake to investigate the relationship between the local populations of Atlas cedar and the recent local environmental changes.

2. Study area

Guelta Tameda is a temporary lake located in the North-East of the Middle Atlas mountains (Fig. 1). The water body is a floodplain area of 2 km long and 250 m wide which often dries in summer. A narrowing in the middle of the lake splits it into two parts. The upstream part in the south dries out at the beginning of spring. In the northeastern part, the waters persist much longer than in the southern part depending on the annual amount of precipitation and the water extraction for local (small) agriculture. The area undergoes large annual and seasonal precipitation fluctuations. The water body may reach 46 ha at its maximum extension with a perimeter of 5 km and may decrease down to ca. 33 ha during severe droughts such as those that occurred in North Africa between 1980 and 1990 (Tucker et al., 1991; Esper et al., 2007). Due to these annual lake level changes, the coring site of TAM01 (Fig. 1) may be out of the water during the summer season which affects the chemical content of the sediment and leads to an enhanced degradation of the organic matter (pollen grains).

Guelta Tameda is a natural dam lake which probably formed as a result of a collapse or landslide of a limestone rock terrain that closed the incised valley to the north towards Tahfour N'Ait Smaal. The slopes of the lake are steep varying between 50 and 70%. The catchment area of about 64 km², is surrounded by steep mountains whose altitudes vary between 1470 m and more than 2400 m. The surrounding mountains are dolomitic limestones of the lower and middle Lias and soft formations of triassic mudstones (Colo, 1961) that are more than 70% covered by a dense mixed forest of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*), evergreen oak (*Quercus coccifera* L.), deciduous oak (*Q. canariensis* Willd.) and pine (*Pinus halepensis* Mill.).

3. Material and methods

3.1. Terrain analysis

The terrain ruggedness (or rugosity) index (TRI) is a measurement of the elevation difference between one grid cell and its eight adjacent cells over a digital area (Riley et al., 1999). The latter authors provided the following classification of the terrain rugosity:

Level = 0 - 80

Nearly level = 81 - 116

Slightly rugged = 117 - 161

Intermediately rugged = 162 - 239

Moderately rugged = 240 - 497

Highly rugged = 498 - 958

Extremely rugged = 959 - 4367

The eight elevation difference values are squared (to obtain a positive value) then averaged. TRI corresponds to the square root of the averaged squares which provide an average elevation difference between each point of the cell gridded terrain (whatever the size of the grid cells is) and the adjacent cells (Riley et al., 1999). We used QGIS GIS (QGIS Development Team, 2019) to measure the TRI from a DEM ("EarthExplorer - Home," 1996) that covers the catchment area of Guelta Tameda and compared it to another area in the Rif mountains

where fossil pollen records are available (Fig. 2).

3.2. The sediment core in Lake Tameda

In April 2017, we collected a 6 m-long core (33°48'51"N, 4°5'1"W, 1470 m asl) in Guelta Tameda (TAM01, Fig. 1) using a Russian corer of 50 cm length and 8 cm section. The total length of the coring consists of 12 sections of 50 cm each. We analyzed the clay minerals content using X-ray diffraction (XRD), the sediment grain size using a laser particle size analyzer, the chemical elements using an X-ray Fluorescence (XRF) and the fossil pollen grain content.

Eleven radiocarbon dates were obtained from organic bulk sediments (Table 1). We used CLAM (Blaauw, 2010) to perform a polynomial regression, weighted by the calibrated probabilities, for building an age/depth model for TAM01 (Fig. 3). The calibration curve used is IntCal13.14C. The calendar age point estimates for each depth is based on the weighted average of all age-depth curves. The low accuracy of the dated bulk sediment is related to the lack of organic macro-remains in TAM01, which would have certainly provided more accurate ¹⁴C dates. The limestone catchment with probable variable hardwater effects (Lamb and van der Kaars, 1995) is a potential source of dating inaccuracy and may explain the reversed ages. These dating constraints might affect the confidence in the age model. The overall best polynomial regression fits seven dates and excludes four dates which are outside the best fit. The age/depth model suggests that core TAM01 covers the last 2000 years. The age model provides an average sedimentation rate of ca. 3 cm per decade. The potential dating bias related to the hardwater effect of about 100 years for the last 2000 years (Lamb and van der Kaars, 1995) should not affect the conclusions of the present study as we do not focus on any specific centennial event but rather on the occurrence of the Atlas cedar in the Middle Atlas over the past few millennia and its relationship with the local environment.

Fossil pollen grains were extracted following a standard procedure using cold HCl (10%) then hot KOH (10%) to remove carbonates and soluble humic acids, respectively. Heavy liquid (ZnCl₂ with a 1.8 density) was used to separate by density difference the organic matter, including pollen grains, from sediment particles. Acetolysis (acetic Anhydric + sulfuric acid) at 80 °C was finally used during 2 min to remove remaining organic matter. The remaining residue was diluted with a known volume of glycerin. The diluted residue of each fossil sediment sample was mounted in a microscope slide and the pollen grains were identified and counted using an optical microscope (Leica DM750). Below 190 cm, we analyzed 41 samples which contained less than 100 pollen grains. These samples were discarded from the final pollen diagram and the sediment core between 600 and 190 cm, which corresponds to the time span between 2000 and 500 cal. BP, is considered as sterile. Pollen percentages of the remaining samples, from the upper part of TAM01, were computed using the total pollen sum (Fig. 4) which includes trees, shrubs and herbs but excludes local aquatic plants (*Equisetum*, *Monolete* and *Trilete* spores, and *Polypodiaceae*). The final sampling time resolution is ca. 30 years. We performed a constrained hierarchical clustering using R package "rioja" v0.9-21 (Juggins, 2017) with R v3.6.3 (R Core Team, 2020) to set up pollen zones (Fig. 4). The analysis was performed on the total number of taxa identified (81) in all fossil samples.

X-ray fluorescence (XRF) analyses were carried out using a Niton XL3t GOLDD. The 211 XRF measurements were performed at 2 cm intervals between 180 and 600 cm with a counting time of 120s using an acceleration intensity of 50 kV. XRF measurements are based on the spectral properties of the chemical elements, which when exposed to an X-ray source, emit X-ray fluorescence radiation. The latter is then detected by an XRF detector placed at 90° with respect to the sediment surface. The processing of the recorded signal is then carried out by a software that analyses the variations in abundance (peaks) of the chemical elements through time. XRF analyses allowed us to estimate the content of 22 chemical elements among which we selected Cu, Pb,

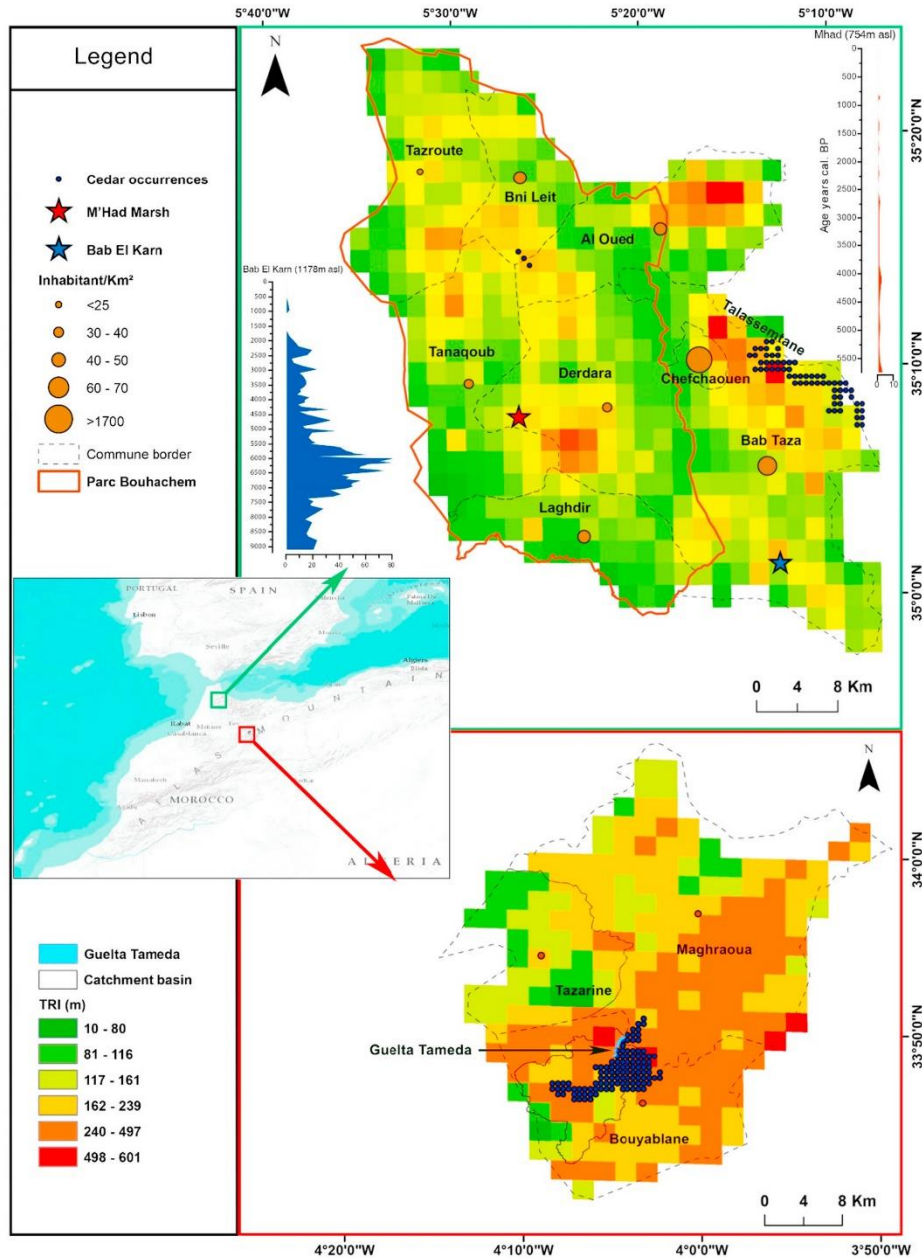


Fig. 2. Terrain ruggedness index (TRI) of North-West part of the Rif mountains (top panel), TRI of the catchment area of Guelta Tameda in the North-East part of the Middle Atlas (lower panel), and the cedar occurrence in both sites. The pollen percentages of the two sites located in the Rif Mountains (M'Had and Bab El Karn, Cheddadi et al., 2017) are shown in the top panel.

Table 1
Eleven ¹⁴C dates obtained for core TAM01. The age/depth model developed in Fig. 3 is based on seven dates (blue) and excludes four dates (red). Calibrated ages ranges are at 95% confidence intervals.

Core section (cm)	Depth (cm)	¹⁴ C age BP	SD	Min age cal BP	Max age cal BP	Probability	Lab number	Dated material
50–100	95	210	30	144	215	48.6	SacA50465	Bulk
100–150	148	165	30	132	230	49.7	SacA50466	Bulk
150–200	190	350	30	315	412	53.9	SacA50467	Bulk
200–250	240	390	30	427	509	69.3	SacA50468	Bulk
250–300	284	250	30	272	323	54.8	SacA50469	Bulk
300–350	330	1785	30	1686	1814	62.4	SacA50470	Bulk
350–400	363	1185	30	1052	1182	88.4	SacA50471	Bulk
400–450	445	185	30	137	224	53.6	SacA50472	Bulk
450–500	490	1910	30	1807	1928	91.2	SacA50473	Bulk
500–550	530	2225	30	2153	2278	75.7	SacA50474	Bulk
550–600	590	2235	30	2154	2273	72.4	SacA50475	Bulk

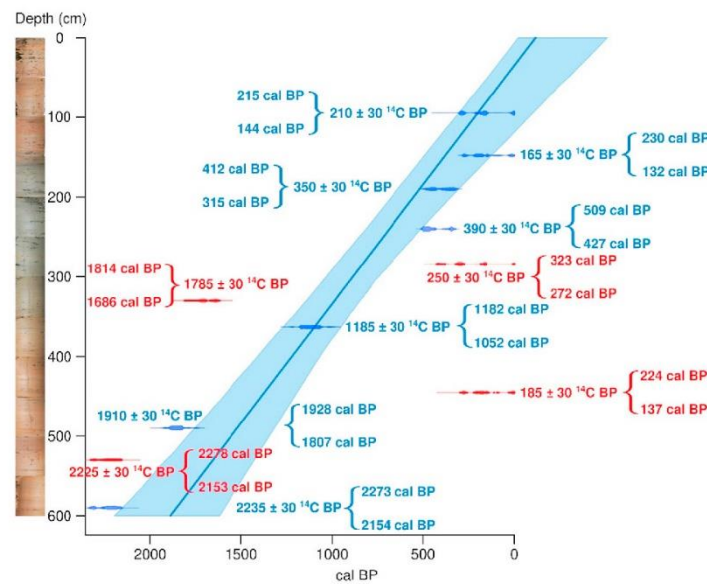


Fig. 3. Age/depth model for TAM01 using CLAM software (Blaauw, 2010). The linear model fits seven accepted dates (blue). Four dates (red) do not fit the polynomial age/depth model.

Fe, K, Ca and Sr (Fig. 5) as their content may be affected by human activities.

Nevertheless, many parameters can disrupt the measurement in geochemical analysis by micro-fluorescence X, for example, the water content, the percentage of organic matter, the presence of shells and the particle size variations (Löwemark et al., 2011). The composition of the sediment in elements measurable by the XRF detector, including carbon, oxygen, and nitrogen, can reduce the number of strokes of the heaviest elements, which may cause a dilution effect. In other words, an increase in organic matter would result in a decrease in values and vice versa (Rollinson, 1993). Thus, to overcome these limitations that could complicate the comparison of the sections of the same core, it becomes important to normalize the elements. This normalization would help preventing the interpretation of the variations from mirroring those of organic matter or carbonate. The most suitable element for normalization is Aluminum (Al) as it is abundant and not subject to variations in redox conditions (Löwemark et al., 2011). The ratio is calculated by dividing the ppm values of the elements, one by another. Due to technical problems, it was not possible to perform the XRF analyses on the

first 180 cm of core TAM01, which correspond to the top three sections of 50 cm each and the first 30 cm of the fourth section.

4. Results

4.1. Terrain ruggedness

We have chosen to compare two areas which have similar geographical surfaces (ca. 40–50 km²) and where Atlas cedar occurs today as fragmented populations. The terrain analysis of rugosity in the NE part of the Middle Atlas provides high values, particularly within the catchment area of Guelta Tameda (Fig. 2) around which the mountain chain has the highest rugosity (TRI > 498). In the north-western Rif mountains, we observe much more lighter TRI values than in the NE of the Middle Atlas. As is the case around Lake Tameda, in the Rif area Atlas cedar occurs today only in those areas where the TRI is the highest. Fossil data in the studied Rif area (Cheddadi et al., 2017, see Fig. 2) show that Atlas cedar occurred during the recent few millennia even in areas with lower TRI than those where it occurs today. However, it is no

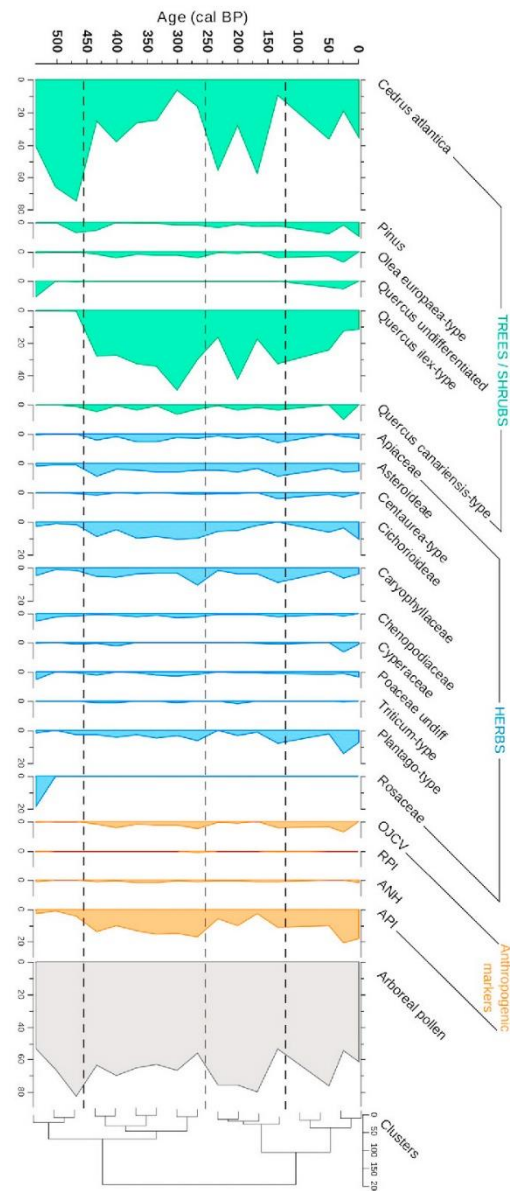


Fig. 4. Pollen diagram of core TAM01 showing relative abundances of the main trees and shrubs taxa, percentages of anthropogenic pollen markers (API Anthropogenic Pollen Index; RPI Regional Pastoral Indicators; ANH Anthropogenic Nitrophilous Herbs; OJCV *Olea-Juglans-Castanea-Vitis*, see Cheddadi et al. (2019)), arboreal pollen taxa (AP), and constrained hierarchical clustering.

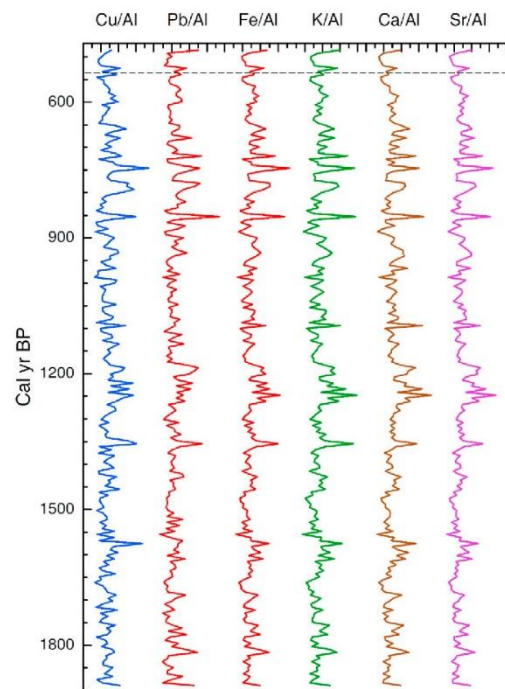


Fig. 5. X-Ray Fluorescence measured copper (Cu), lead (Pb), iron (Fe), potassium (K), calcium (Ca) and strontium (Sr) normalized by Al. The dashed black line shows the overlap between the XRF and pollen data.

longer present in areas with low TRI in the Rif mountains. Thus, in order to comprehend the adaptation of Atlas cedar in mountainous areas, with different rugosities, to past and potentially to expected future environmental changes, we complemented our GIS terrain data with the analysis of a sediment core from Lake Tameda.

4.2. Sediment core analyses

The sediments of TAM01 are rich in terrigenous elements mainly aluminosilicates (Al, Fe, K, Ti, Rb and V) particularly Si, Fe, K and Ca. Changes in Fe content can be indicative of oxidation-reduction conditions in the lake, detrital inputs and changes in sediment source (Davison, 1993). Calcium contains both allogenic and authigenic sources, i.e. by erosion and transport and by carbonate precipitation successively (Cohen and McComaughy, 2003). Geochemical elements play different roles within the lake system depending on the erosion process and the elements association. For instance, Si is generally abundant in quartz and many aluminosilicate minerals, which is a proxy of aeolian input. However, Si may also be associated with biogenic material (Martinez-Ruiz et al., 2015; Peinerud, 2000). Thus, its concentration in TAM01 may reflect either erosional processes related to higher runoff due to increased precipitation or to higher lake productivity related to higher concentrations of other nutrients. The Sr/Ca ratio (Fig. 6) provides an indication of calcium carbonate mineralogy. Calcite-dominated areas are marked by relatively low Sr/Ca values while aragonite-dominated areas are characterized by high Sr/Ca values. This ratio also varies with depth and may suggest significant changes in precipitation over the catchment area.

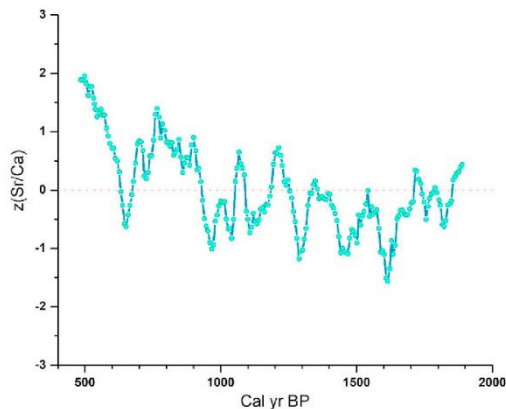


Fig. 6. Moving average of z-scores of the Sr/Ca ratio. z-score is a measure of the standard deviations that describes the distance of an element from the mean value. It is calculated according to the following formula: $z = (x - \mu) / \sigma$ where, x variable, μ mean value, σ standard deviation).

Pollen grains are well preserved only in the upper 190 cm, which cover the last 530 years (Fig. 4). However, due to technical issues XRF analyses were obtained only between 180 cm and 600 cm (Fig. 5) which encompasses the time span between 400 and 1900 years cal BP. As a matter of fact, the most important time span for detecting human disturbances in the Atlas mountains using XRF data is between 4000 and 500 cal BP (Cheddadi et al., 2015, 2019) where human activities are detectable by major changes in the geochemical elements such as iron, lead and copper. After 500 cal BP these chemical elements are less pertinent. Thus, the lack of overlap between pollen and XRF data is not crippling in this study since each environmental proxy is used for a different purpose.

Using a constrained hierarchical clustering over the pollen-reliable time span we depict four zones which are characterized by an alternation of the Atlas cedar and the evergreen oak (Fig. 4). Atlas cedar dominated between 530 and 450 cal. BP then between 250 and 125 cal. BP (pollen zones I and III) with pollen percentages higher than 40%. The evergreen oak (*Quercus ilex*-type) was absent during pollen zone I then it dominated with *Olea* and *Pinus* between 450 and 250 cal. BP and again after 125 cal. BP (pollen zones II and IV). The herbaceous plants show minor changes between 450 cal. BP and the present. The main pollen markers of human activities within the Anthropogenic Pollen Index (API), which are usually considered as ruderals or related to human cultivation, are *Centaurea* and *Plantago*. These two pollen taxa (genera) have minor occurrences in TAM01 and none of their known species related to human activities (*P. lanceolata*, *P. major/media* and *C. cyanus*, *C. nigra*, *C. scabiosa*) are present today in the study area. The overall trend of the arboreal pollen taxa and the occurrence of anthropogenic pollen markers do not indicate any potential causal effect of a local anthropogenic activity on the forest ecosystem.

5. Discussion

Atlas cedar underwent a strong decline over the past decades (Cheddadi et al., 2017). The ongoing decline led to the extinction of some populations just over the past few decades, a reduction of the modern range and consequently a more pronounced fragmentation, and an upslope shift of the lower limit by about 200 m in some areas in the Middle Atlas (Rhanem, 2011). In the Rif mountains, the total range decreased by about 75% over the past five decades (Cheddadi et al.,

2017). The declining trend of the Atlas cedars in Morocco is such that it has been added to the IUCN red list as a threatened species to extinction.

Atlas cedar is sensitive to recurrent drought (Kherchouche et al., 2013; Linares et al., 2013) while evergreen oak is tolerant to drought, even more than many other Mediterranean oak species (David et al., 2007). The observed alternation of Atlas cedar and evergreen oaks in the pollen diagram (Fig. 4) may be related to wetter and long lasting periods of drought. Thus, the time spans between 450 and 250 cal. BP then over the last 120 years, where the evergreen oaks expanded, are probably drier than the those between 250 and 120 cal. BP and prior to 450 where the Atlas cedar took over the evergreen oaks. However, depending on the studied area in the Moroccan mountains, one climate variable may have a more pronounced effect on the forest ecosystem composition than another one. An increase in summer aridity (Bell et al., 2019) or winter temperature (Cheddadi et al., 1998) or a decrease in the annual amount of precipitation or its seasonality (Cheddadi et al., 2017) or a complex combination of several climate variables have occurred in Moroccan mountains and they have impacted their ecosystems. In addition to the complex climate constraints, the human demography increased all throughout the Mediterranean during the Holocene (Palmisano et al., 2019) and human populations spread over the lowlands then in the mountainous regions (Cheddadi et al., 2019; Zhao et al., 2019). In Morocco, the natural climatic trend and the superimposed human impacts on the landscape became more pronounced over the past two thousands years with an even more marked imprint over the recent decades (Cheddadi et al., 2015, 2017). The ongoing loss of forest cover requires a scientific-based and low social cost strategy which can be an easily applicable solution for preserving the mountain forests in Morocco.

Whatever the explanation for the migration lags between the ongoing and/or expected velocity of the climate change, mainly warming (Loarie et al., 2009), and the migration rate of tree species, it seems that many species will not be able to track the expected global warming over the 21st century (Corlett and Westcott, 2013) and depending on different climate scenarios, the percentage of the species loss in the Mediterranean mountains might be very high (Thuiller et al., 2005). There are many options for preserving threatened plant species that are being debated. However, whatever the best scientific option is, we will be facing the problem of the necessary resources for its application in the southern edge of the Mediterranean. Thus, in order to increase the chances of applicability, we believe that the conservation strategy should take into account the low public resources for applying the scientific recommendations.

One of the options that we are exploring to preserve the Atlas cedar in Morocco is to identify refugial areas where it occurs today and where it may have the highest chance to persist locally over a sufficient time span. This will allow the species to reach a more suitable future climate for recolonizing a more secure range. Most long-lived tree species, such as the Atlas cedar, have a migration rate that will probably be slower than the velocity of the ongoing climate change.

5.1. Rugged mountains offer microrefugia for plant species

Scientists have shown that topography can play an important buffer role in the local modulation of global or regional climates (Ashcroft et al., 2012; Dobrowski, 2011; Keppel et al., 2012, 2015). The multitude of potential local microclimates related to the complex climatic features of rugged mountains may play a key role in species diversity and persistence (Rahbek et al., 2019). Valencia et al. (2016) showed that mountains with high rugosity may provide more microrefugial areas (sensu Rull, 2009) for plant species under regional less favorable climate than areas with smoother landscapes. These microrefugial areas may represent an option for species conservation (Hammah et al., 2014) which may represent a realistic and low necessary resources option in North Africa.

We analyzed the terrain ruggedness and the modern human

occupancy (Fig. 2) in two different areas in the Rif and the NE of the Middle Atlas where Atlas cedar occurs as fragmented populations at altitudes higher than 1400 m. As expected, the number of human inhabitants is higher in areas where both the elevation and terrain ruggedness are low (Fig. 2). In the western part of the Rif mountains where pollen records indicate a decline to a local extinction of the Atlas cedar (Cheddadi et al., 2017; Abel-Schaad et al., 2018) the terrain ruggedness is lower and the human density is higher than around Tameda (Fig. 2). The small locations with high TRI (near Dardara and near Tanaqoub, see Fig. 2) have lower elevations than the modern lower limit of the Atlas cedar range (about 1400 m). The two spots in the western Rif mountains with high rugosity and higher altitudes than 1400 m (Jbel Kelti and Talasemtane national park) shelter small populations of Atlas cedars and have already been identified as microrefugia (Cheddadi et al., 2017).

5.2. Low human impact in rugged mountains

The analysis of fossil biological and geochemical elements from the Tameda record provides information on the timing and type of past human and natural impacts on the local vegetation. Many major chemical elements, (lead (Pb), iron (Fe) or copper (Cu)) which are used as markers of the human exploitation of the natural resources before and during the Roman period show no changes between 1900 and 400 cal BP (Fig. 4) that may be directly related to human activities near the site of Tameda. Several fossil records from the Middle Atlas and the Rif mountains show marked changes of these chemical elements (Cheddadi et al., 2015; Nour El Bait et al., 2014; Tabel et al., 2016) over the last 3000 years. Sr/Ca ratio (Fig. 6) suggests a rather noticeable change in the local or regional precipitation regime which may have impacted the runoff and annual fluctuations of the lake level more than human disturbances in the catchment area.

Unlike in many Mediterranean records (Walsh et al., 2019), the human pollen markers (Fig. 4) do not show any major changes and are not over-represented which suggests a minor human impact on the local vegetation over the last five centuries. In addition, Atlas cedar pollen record shows high frequencies over that time span and it is present today around the lake. Geochemical and pollen data clearly indicate that the area of Guelta Tameda was less impacted by human activities during the past 1900 years than other forest areas in the Middle Atlas (Lamb et al., 1991) and the Rif mountains (Cheddadi et al., 2015).

The modern Atlas cedars population around Guelta Tameda seem to be naturally protected from the ongoing decline of the species that is observed in the Rif and Atlas mountains. The local persistence of the species is related to the very low human density in the area and the difficult access to the forest ecosystem which covers the steep slopes of the mountain, due to its high ruggedness. The fossil record shows that the human impact was very limited and that the cedar forest persisted locally without declining trend. Thus, Guelta Tameda is a potential microrefugium area for the Atlas cedar and potentially for other species related to this conifer ecosystem.

In order to extend our knowledge of putative microrefugial areas we need to investigate other natural wetlands located at high altitudes where human activities have, and are still less impacting the landscape. Some of the wetlands in the Atlas and Rif mountains have been investigated and provided valuable environmental records. However, in the context of the ongoing global warming and in many areas, we still lack temporal high resolution studies of the recent past vegetation changes and human related inferences that may help us assess the impact of the natural climate variability and the anthropogenic activities in the southern part of the Mediterranean.

5.3. Conservation strategies

Mountain regions with microrefugial areas which may offer suitable local microclimates would represent a faster option for tree species to

cope with rapid climate changes (Cheddadi et al., 2017). The criteria to define these modern and potentially future refugial areas may be quite simple:

- (1) they should offer a wide range of geological substrates, different exposures to both cold and/or warm climate and high topographic ruggedness to allow species to adapt more easily even with a low dispersal or migrational rate,
- (2) they should have potential natural corridors to spread in and out to retract and/or colonize different areas as climate becomes more favorable or deteriorates through time,
- (3) they should be as remote as possible from dense human populations or at least with very limited human occurrence and/or access. This is expected to minimize the investment of the public resources or reduce the cost for the conservation policies.

Besides these simple criteria, we need to evaluate the potential of species persistence over a period of time that is much longer than a century and evaluate its relationship to past environmental changes and recent human activities.

The studied site of Tameda fits these basic criteria as it has a rugged topography with corridors (see Fig. 1) which may serve as potential pathways for the species migration. The site is also distant from strong human inferences with remote main roads and isolated small villages where human populations are very low. Tameda should be considered as a potential microrefugial area for the long term preservation of the Atlas cedar in Morocco.

6. Conclusions

In Morocco the total endemic plant species represent almost a quarter (>21%) of the total (ca. 4200) species diversity (e-Monograph of Moroccan Flora, 2016). It is striking that the conservation of this biodiversity hotspot, which is expected to undergo major climate warming and increased severe drought over the next century (Hoerling et al., 2012), is still overlooked. Besides climate, there are multiple challenges which include the ever increasing human inferences and the lack of resources needed to the long term conservation of threatened species. Besides these biodiversity issues, mountain ecosystems with the endemic Atlas cedar are considered as water towers in Morocco because, unlike the steppe and shrublands, they help regulate the water flow into water tables. This is an additional reason why the Atlas cedar populations in Morocco are protected in several national parks and are considered as part of the national heritage.

The ongoing range reduction of Atlas cedar in Morocco already had an impact on the overall forest ecosystems and their social services. Conservation initiatives in the Southern Mediterranean countries often face the issue of limited financial and/or human resources for their application. Our study shows that mountain areas such as Guelta Tameda with a variety of natural resources and low human occupancy may provide suitable habitats for the long-lived tree species to survive to harsher regional/global climate changes and may serve as an excellent microrefugium for preserving threatened plant species.

In order to be efficient, scientific solutions for species conservation must integrate a realistic cost of their application on the field. In the present study, we suggest that the identification of microrefugia, using modern and fossil data, is probably the most efficient and easily applicable strategy for species conservation.

Authors contributions

RC and YEH collected the Guelta Tameda TAM01 coring. MNEB and LB performed the pollen analyses. YEH performed the XRF and XRD analyses. YEH, NM and RC have written the original text. All co-authors have contributed to discussing and improving the manuscript content.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

This work is a contribution to the Belmont Forum funded project VULPES (Project ID: ANR-15-MASC-0003). We thank Mr. Abdelghani Boutalrak for his valuable help during the fieldwork. We thank Laurent Dezileau for providing the XRF facility at the Geosciences lab in Montpellier. We thank the LMC14 staff (Laboratoire de Mesure du Carbone-14), ARTEMIS national facility, UMS 2572 CNRS-CEA-IRD-IRSN-MCC, for the results obtained with the Accelerator Mass Spectroscopy method.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103996>.

References

- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J.A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., Alba-Sánchez, F., 2018. Does moroccan atlas cedar forests head to certain extinction? palaeoecological contributions to conservation and land management. *Holocene* 28 (6), 1023–1037.
- Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., Warton, D.I., Ramp, D., 2012. A novel approach to quantify and locate potential microrefugia using topoclimate, climate stability, and isolation from the matrix. *Global Change Biol.* 18, 1866–1879. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02661.x>.
- Bell, B.A., Hatcher, W.J., Cornelissen, H.L., Campbell, J.F.E., Ryan, P., Grant, H., Zielhofer, C., 2019. Stable carbon isotope analysis on fossil *Cedrus* pollen shows summer aridification in Morocco during the last 5000 years. *J. Quat. Sci.* 34, 323–332. <https://doi.org/10.1002/jqs.3103>.
- Benassi, M., 2008. Drought and climate change in Morocco. *Analysis of precipitation field and water supply. Options méditerranéennes* 80, 83–87.
- Blaauw, M., 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quat. Geochronol.* 5, 512–518. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.002>.
- Boko, M., Hwang, I., Hyong, A., Vogel, A., Githeko, A., Medany, M., Osman-Hasha, B., Tabo, R., Yanda, P., 2007. Africa. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge UK, pp. 433–467.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010. Expected trends and surprises in the lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian peninsula and balearic islands. In: *Review of Palaeobotany and Palynology, Iberian Floras through Time: Land of Diversity and Survival*, 162, pp. 458–475. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.12.007>.
- Cheddadi, R., Lamb, H.F., Guiot, J., van der Kaars, S., 1998. Holocene climatic change in Morocco: a quantitative reconstruction from pollen data. *Clim. Dynam.* 14, 883–890. <https://doi.org/10.1007/s003820050262>.
- Cheddadi, R., Nourelbait, M., Bouaissa, O., Tabet, J., Rhoujjati, A., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., Khater, C., Ballouche, A., Dezileau, L., Lamb, H., 2015. A history of human impact on Moroccan mountain landscapes. *Afr. Archaeol. Rev.* 32, 233–248. <https://doi.org/10.1007/s10437-015-9186-7>.
- Cheddadi, R., Henriot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P.E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, M., Nourelbait, M., Rhoujjati, A., Tabet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., Zheng, Z., 2017. Microrefugia, climate change, and conservation of *Cedrus atlantica* in the Rif mountains, Morocco. *Front. Ecol. Evol.* 5 <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114>.
- Cheddadi, R., Palmisano, A., López-Sáez, J.A., Nourelbait, M., Zielhofer, C., Tabet, J., Rhoujjati, A., Khater, C., Woodbridge, J., Lucarini, G., Broodbank, C., Fletcher, W.J., Roberts, C.N., 2019. Human demography changes in Morocco and environmental imprint during the Holocene. *Holocene* 29, 816–829. <https://doi.org/10.1177/0959683619826657>.
- Cohen, A.L., McConaughy, T.A., 2003. Geochemical perspectives on coral mineralization. *Rev. Mineral. Geochem.* 54, 151–187. <https://doi.org/10.2113/0540151>.
- Coto, G., 1961. Contribution à l'étude du Jurassique du Moyen Atlas septentrional. de la Division de la géologie, Rabat, Maroc.
- Colombaroli, D., Tinner, W., Leeuw, J.V., Noti, R., Vescovi, E., Vannièrè, B., Magny, M., Schmidt, R., Bugmann, H., 2009. Response of broadleaved evergreen Mediterranean forest vegetation to fire disturbance during the Holocene: insights from the peri-Adriatic region. *J. Biogeogr.* 36, 314–326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01987.x>.
- Corlett, R.T., Westcott, D.A., 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends Ecol. Evol.* 28 (8), 482–488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>.
- David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J. S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C., David, J.S., 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiol.* 27 (6), 793–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>.
- Davison, W., 1993. Iron and manganese in lakes. *Earth Sci. Rev.* 34, 119–163. [https://doi.org/10.1016/0012-8252\(93\)90029-7](https://doi.org/10.1016/0012-8252(93)90029-7).
- Dobrowski, S.Z., 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate: a climatic basis for microrefugia. *Global Change Biol.* 17, 1022–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>.
- e-Monograph of Moroccan Flora, January 2016. Version 1 [Database continuously updated]. <http://herbaria.plants.ox.ac.uk/bol/Morocco>. (Accessed 1 March 2020).
- EarthExplorer - Home, 1996 [WWW Document]. <https://earthexplorer.usgs.gov/> (accessed 1.6.20).
- Espér, J., Frank, D., Büntgen, U., Verstege, A., Luterbacher, J., Xoplaki, E., 2007. Long-term drought severity variations in Morocco. *Geophys. Res. Lett.* 34, 1–5. <https://doi.org/10.1029/2007GL030844>.
- Google Earth V 7.3.2.5776, 2018. Guelta Tamba, Morocco. 33°49'51.65"N, 4°03'54.35"W, elevation 1702M. 3D map. viewed January 19, 2020. <http://www.google.com/earth/index.html>.
- Hannah, L., Hint, L., Syphard, A.D., Moritz, M.A., Buckley, L.B., McCullough, I.M., 2014. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends Ecol. Evol.* 29, 390–397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.006>.
- Henne, P.D., Elkin, C., Colombaroli, D., Samartin, S., Bugmann, H., Heiri, O., Tinner, W., 2013. Impacts of changing climate and land use on vegetation dynamics in a Mediterranean ecosystem: insights from paleoecology and dynamic modeling. *Landsc. Ecol.* 28 (5), 819–833. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9782-8>.
- Hoefting, M., Eisechid, J., Perlitwiz, J., Quan, X., Zhang, T., Pegion, P., 2012. On the increased frequency of mediterranean drought. *J. Clim.* 25, 2146–2161. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00296.1>.
- Jalut, G., Dedoubat, J.J., Fontugne, M., Otto, T., 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: climate forcing and human impact. *Quat. Int.* 200 (1–2), 4–18. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.03.012>.
- Juggins, S., 2017. *Rioja: Analysis of Quaternary Science Data*, R Package Version, 0.9-21. <http://cran.r-project.org/package=rjoja>.
- Keppel, G., Mokany, K., Wardell Johnson, G.W., Phillips, B.L., Webbergen, J.A., Reside, A.E., 2015. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Front. Ecol. Environ.* 13, 106–112.
- Keppel, G., Van Nieu, K.P., Wardell Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change: identifying and understanding refugia. *Global Ecol. Biogeogr.* 21, 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>.
- Kherchouche, D., Kalla, M., Gutierrez, E., Briki, A., Hamchi, A., 2013. La sécheresse et le dépérissement du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif du Belezma (Algérie). *Sécheresse (Montrouge)* 24, 129–137. <https://doi.org/10.1684/sec.2010.0256>.
- Klausmeyer, K.R., Shaw, M.R., 2009. Climate change, habitat loss, protected areas and the climate adaptation potential of species in mediterranean ecosystems worldwide. *PLoS One* 4 (7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006392>.
- Lamb, H.F., Dambon, F., Maxted, R.W., 1991. Human impact on the vegetation of the middle atlas, Morocco, during the last 5000 years. *J. Biogeogr.* 18, 519–532. <https://doi.org/10.2307/2845688>.
- Lamb, H.F., van der Kaars, S., 1995. Vegetational response to Holocene climatic change: pollen and palaeolimnological data from the Middle Atlas, Morocco. *Holocene* 5 (4), 400–408.
- Linares, J.C., Seco, J.I., Carreira, J.A., 2011a. Tree growth decline on relict western-Mediterranean mountain forests: causes and impacts. In: *Jenkins, Joshua A. (Ed.), Forest Decline: Causes and Impacts*. Nova Science, pp. 1–20.
- Linares, J.C., Taiqui, L., Camarero, J.J., 2011b. Increasing drought sensitivity and decline of atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan middle atlas forests. *Forests* 2 (3), 777–796. <https://doi.org/10.3390/f2030777>.
- Linares, J.C., Taiqui, L., Sangüesa-Barreda, G., Seco, J.I., Camarero, J.J., 2013. Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Dendrochronologia* 31 (2), 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.003>.
- Loaicie, S.R., Dufy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Fidd, C.B., Ackerly, D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052–1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>.
- Löwemark, L., Chen, H.-F., Yang, T.-N., Kylander, M., Yu, E.-F., Hsu, Y.-W., Lee, T.-Q., Song, S.-R., Jarvis, S., 2011. Normalizing XRF-scanner data: a cautionary note on the interpretation of high-resolution records from organic-rich lakes. *J. Asian Earth Sci.* 40, 1250–1256. <https://doi.org/10.1016/j.jseas.2010.06.002>.
- Malcolm, J.R., Liu, C., Neilson, R.P., Hansen, L., Hannah, L., 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* 20 (2), 538–548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>.
- Martinez-Ruiz, F., Kastner, M., Gallego-Tortes, D., Rodrigo-Gámiz, M., Nieto-Moreno, V., Ortega-Huertas, M., 2015. Paleoclimate and paleoceanography over the past 20,000 yr in the Mediterranean Sea Basins as indicated by sediment elemental proxies. *Quat. Sci. Rev.* 107, 25–46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.018>.
- Mañin, M., Stickle, C., Brtwein, V., 2001. Holocene climate variability. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Elsevier, pp. 1210–1217. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0246>.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. da, Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nour El Bait, M., Rhoujjati, A., Eymaud, F., Benkaddour, A., Dezileau, L., Wainer, K., Goslar, T., Khater, C., Tabel, J., Cheddadi, R., 2014. An 18 000-year pollen and sedimentary record from the cedar forests of the Middle Atlas, Morocco. *J. Quat. Sci.* 29, 423–432. <https://doi.org/10.1002/jqs.2708>.
- Palmisano, A., Woodbridge, J., Roberts, C.N., Bevan, A., Fyfe, R., Shennan, S., Cheddadi, R., Greenberg, R., Kaniewski, D., Langgut, D., Leroy, S.A., Litt, T., Miebach, A., 2019. Holocene landscape dynamics and long-term population trends in the Levant. *Holocene* 29, 708–727. <https://doi.org/10.1177/0959683619826642>.
- Peinerud, E.K., 2000. Interpretation of Si concentrations in lake sediments: three case studies. *Environ. Geol.* 40, 64–72. <https://doi.org/10.1007/PL00013330>.
- QGIS Development Team, 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J., Fjeldså, J., 2019. Humboldt's enigma: what causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* (New York, N.Y.) 365 (6458), 1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>.
- Rhanem, M., 2011. Aridification du climat régional et remontée de la limite inférieure du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) aux confins de la plaine de Midelt (Maroc). *Physio-Géo. Géographie physique et environnement* 143–165. <https://doi.org/10.4000/physio-geo.1983>.
- Riley, S., DeGloria, S.D., Elliot, R., 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Internat. J. Sci.* 5 (1–4), 23–27.
- Rollinson, H.R., 1993. *Using Geochemical Data: Evaluation, Presentation, Interpretation*. Pearson Education, Upper Saddle River, New Jersey.
- Rull, V., 2009. Microrefugia. *J. Biogeogr.* 36, 481–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x>.
- Tabel, J., Khater, C., Rhoujjati, A., Dezileau, L., Bouimetarhan, I., Carre, M., Vidal, L., Benkaddour, A., NourElbait, M., Cheddadi, R., 2016. Environmental changes over the past 25 000 years in the southern Middle Atlas, Morocco: past environmental changes in Morocco. *J. Quat. Sci.* 31, 93–102. <https://doi.org/10.1002/jqs.2641>.
- The IUCN Red List of Threatened Species [WWW Document], 2019. IUCN red list of threatened species. <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed 2.6.20).
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102 (23), 8245–8250.
- Tucker, C.J., Dregne, H.E., Newcomb, W.W., 1991. Expansion and contraction of the Sahara desert from 1980 to 1990. *Science* 253, 299–301. <https://doi.org/10.1126/science.253.5017.299>.
- Valencia, B.G., Matthews-Bird, F., Urrego, D.H., Williams, J.J., Gosling, W.D., Bush, M., 2016. Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. *New Phytol.* 212, 510–522. <https://doi.org/10.1111/nph.14042>.
- Vannière, B., Power, M.J., Roberts, N., Tinner, W., Carrión, J., Magny, M., Bartlein, P., Colombaroli, D., Daniou, A.L., Finsinger, W., Gil-Romera, G., Kaltenrieder, P., Pini, R., Sadori, L., Turner, R., Valsecchi, V., Vescovi, E., 2011. Circum-Mediterranean fire activity and climate changes during the mid-Holocene environmental transition (8500–2500 cal. BP). *Holocene* 21, 53–73. <https://doi.org/10.1177/0959683610384164>.
- Walsh, K., Berger, J.F., Roberts, C.N., Vannière, B., Ghilardi, M., Brown, A.G., Woodbridge, J., Lespez, L., Estrany, J., Glais, A., Palmisano, A., Finné, M., Verstraeten, G., 2019. Holocene demographic fluctuations, climate and erosion in the Mediterranean: a meta data-analysis. *Holocene* 29 (5), 864–885. <https://doi.org/10.1177/0959683619826637>.
- Wiens, J.J., 2016. Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biol.* 14, e2001104 <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001104>.
- Zhao, X., Dupont, L.M., Cheddadi, R., Kölling, M., Reddad, H., Groenewald, J., Aïn-Lhout, F.Z., Bouimetarhan, I., 2019. Recent climatic and anthropogenic impacts on endemic species in southwestern Morocco. *Quat. Sci. Rev.* 221.



Article

Towards a More Realistic Simulation of Plant Species with a Dynamic Vegetation Model Using Field-Measured Traits: The Atlas Cedar, a Case Study

Alain Hambuckers, Franck Trollet, Marie Dury, Alexandra-Jane Henrot, Kristof Porteman, Yassine El Hasnaoui, Jan Van den Bulcke, Tom De Mil, Cécile C. Remy, Rachid Cheddadi et al.

Special Issue

Past Environmental Changes and Forest Conservation

Edited by

Dr. Rachid Cheddadi, Prof. Dr. Adam A Ali and Dr. Cécile Remy



<https://doi.org/10.3390/f13030446>

Article

Towards a More Realistic Simulation of Plant Species with a Dynamic Vegetation Model Using Field-Measured Traits: The Atlas Cedar, a Case Study

Alain Hambuckers ^{1,*}, Franck Trolliet ², Marie Dury ², Alexandra-Jane Henrot ², Kristof Porteman ¹, Yassine El Hasnaoui ³, Jan Van den Bulcke ⁴, Tom De Mil ⁵, Cécile C. Remy ⁶, Rachid Cheddadi ⁷ and Louis François ²

- ¹ Behavioural Biology Unit, UR-SPIERES, University of Liège, 4020 Liège, Belgium; porteman.kristof@gmail.com
 - ² Unit for Modelling of Climate and Biogeochemical Cycles, UR-SPIERES, University of Liège, 4000 Liège, Belgium; trollietf@googlemail.com (F.T.); mariedury@hotmail.com (M.D.); henrot_alexandra@yahoo.fr (A.-J.H.); louis.francois@uliege.be (L.F.)
 - ³ Geophysics and Natural Hazards Laboratory, GEOPAC Research Center, Mohammed V University, Agdal, Rabat B.P. 703, Morocco; elhasnaoui.yassin@gmail.com
 - ⁴ UGCT—UGent-Woodlab, Department of Environment, Ghent University, 9000 Gent, Belgium; jan.vandenbulcke@ugent.be
 - ⁵ TERRA Teaching and Research Center, Gembloux Agro-Bio Tech, University of Liège, 5030 Gembloux, Belgium; tom.demil@uliege.be
 - ⁶ Institute of Geography, Augsburg University, 86135 Augsburg, Germany; cecile.remy2@gmail.com
 - ⁷ CNRS-UM-IRD, Institut des Sciences de l'Évolution, Université Montpellier, 34095 Montpellier, France; rachid.cheddadi@umontpellier.fr
- * Correspondence: alain.hambuckers@uliege.be



Citation: Hambuckers, A.; Trolliet, F.; Dury, M.; Henrot, A.-J.; Porteman, K.; El Hasnaoui, Y.; Van den Bulcke, J.; De Mil, T.; Remy, C.C.; Cheddadi, R.; et al. Towards a More Realistic Simulation of Plant Species with a Dynamic Vegetation Model Using Field-Measured Traits: The Atlas Cedar, a Case Study. *Forests* **2022**, *13*, 446. <https://doi.org/10.3390/f13030446>

Academic Editor: Nick Strigul

Received: 17 January 2022

Accepted: 9 March 2022

Published: 11 March 2022

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Abstract: Improving the model-based predictions of plant species under a projected climate is essential to better conserve our biodiversity. However, the mechanistic link between climatic variation and plant response at the species level remains relatively poorly understood and not accurately developed in Dynamic Vegetation Models (DVMs). We investigated the acclimation to climate of *Cedrus atlantica* (Atlas cedar), an endemic endangered species from northwestern African mountains, in order to improve the ability of a DVM to simulate tree growth under climatic gradients. Our results showed that the specific leaf area, leaf C:N and sapwood C:N vary across the range of the species in relation to climate. Using the model parameterized with the three traits varying with climate could improve the simulated local net primary productivity (NPP) when compared to the model parameterized with fixed traits. Quantifying the influence of climate on traits and including these variations in DVMs could help to better anticipate the consequences of climate change on species dynamics and distributions. Additionally, the simulation with computed traits showed dramatic drops in NPP over the course of the 21st century. This finding is in line with other studies suggesting the decline in the species in the Rif Mountains, owing to increasing water stress.

Keywords: dynamic vegetation modelling; specific leaf area; sapwood nitrogen; leaf nitrogen; acclimation; net primary productivity; *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière

1. Introduction

Anthropogenic climate change causes range shifts and might lead to the extinction of numerous plant and animal species [1–3]. The subsequent redistribution of species and the alteration of community composition may impact the functioning of whole ecosystems and, therefore, affect the production of ecosystem services and human well-being [4]. Understanding how species are responding to climate change is paramount to help biodiversity conservationists and to anticipate and adapt to the array of socio-ecological consequences

of climate change. However, the mechanistic link between climatic variation and plants' response at the species level remains relatively poorly understood [5].

Global Dynamic Vegetation Models (DVMs) are powerful tools to integrate water and carbon cycles, soil and species ecophysiology, and hence, provide reliable estimates of biomass and primary productivity changes. DVMs have increasingly been used to study the response of vegetation to past climates and projected climate change, e.g., [6–8]. To increase the accuracy of the DVMs and our ability to apply them in the field, we need to use them at the species level and scale, which is limited by the knowledge of the species features [9,10]. DVMs require a set of traits that characterize morphology and physiology of the plant species. These traits describe the exposure thresholds to environmental factors such as water stress or minimum temperature to break dormancy [11] or morphophysiological characteristics such as the stomatal conductance or the root depth [12]. Threshold traits could be extracted from environmental factor maps using species distribution samples [13]. Morpho-physiological traits could be directly quantified by sampling in nature but could also need experiments [14]. An alternative method to obtain traits is based on a Bayesian inversion method from the validation dataset of the model outputs [15,16].

However, traits vary not only between species but may also vary within species in response to environmental factor exposure [17]. These variations might determine, among others, different aspects of acclimation of species to local conditions and, hence, have to be taken into account to accurately infer the effect of ongoing global climate change on plant species [18,19]. Thus, trait variations are key components for the parametrization of DVMs [20,21] for evaluating the species' ability to persist within a plant community [22,23].

The western Mediterranean region, especially in northern Africa, is highly sensitive to climate change, as exemplified by several drought events and increasing temperature in recent decades [24–26], and projected future decrease in winter rain fall combined with increase in temperature and evaporation [24]. While the Mediterranean region is viewed among biodiversity hotspots that deserve particular attention for conservation efforts [27], it is only recently that the effects of climate change on some important tree species of the region have been assessed [25,26,28–30]. The Atlas cedar (*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière) is a long-lived majestic tree species, classified as endangered on the IUCN red list [31]. Its extant distribution is limited to mountainous regions of Morocco and Algeria where it is threatened by anthropogenic activities. Semi-nomadic pastoral tradition, widespread across the Rif and Atlas Mountains, continues to generate an intensive grazing pressure that severely prevents natural regeneration [26,32]. Recent increased aridity and temperature led to a decrease in growth rate and an increase in mortality [25,26,28,29]. Notably, the range of the Atlas cedar has shrunk by 75% in the Rif Mountains where populations currently persist in isolated microrefugia [30]. UNESCO has recently designated the Atlas Cedar Biosphere Reserve to ensure the conservation of this ecologically and culturally rich region.

The climatic conditions found across the Moroccan cedar's range show strong variations. Precipitation and temperature regimes are influenced by air masses from the Atlantic Ocean, the Mediterranean and the Sahara Desert. Such climatic regimes are ideal to investigate trees' ecophysiological response and acclimation to climate and to test a DVM's ability to simulate the growth of a mountain tree species under different climatic gradients. Such a study would be of particular interest because it would allow us to evaluate our capacity to make realistic prognosis with a DVM, also for the future of threatened species such as the Atlas cedar and possibly to highlight which actions or research would be needed to improve the model outputs. Otherwise, it is difficult to obtain validation data for a DVM, such as net primary productivity (NPP) and traits values, at the same time and for a sample of locations. Here, we collect biomass, NPP data and three important traits for DVM parametrization: specific leaf area (SLA), leaf C:N and sapwood C:N of the Atlas cedar. Those traits are easy to estimate and potentially vary across the range of the species, as well as the biomass and the NPP. We then test whether the use of trait values estimated at sampling sites improve the ability of a DVM to simulate local NPP and biomass, and

whether the spatial variations in the three traits would improve the simulated range of the Atlas cedar.

2. Materials and Methods

2.1. Study Area

We collected the three plant traits of the Atlas cedar (*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière), in Morocco at three sites of the Rif mountains in March 2017, eight sites of the Middle Atlas Mountains in November 2017 and five sites in November 2018 in both ranges (Figure 1, Table 1). Sites were located at altitudes between 1488 and 2205 m above sea level and encompassed a range of contrasted annual and seasonal regimes of temperatures and precipitations.

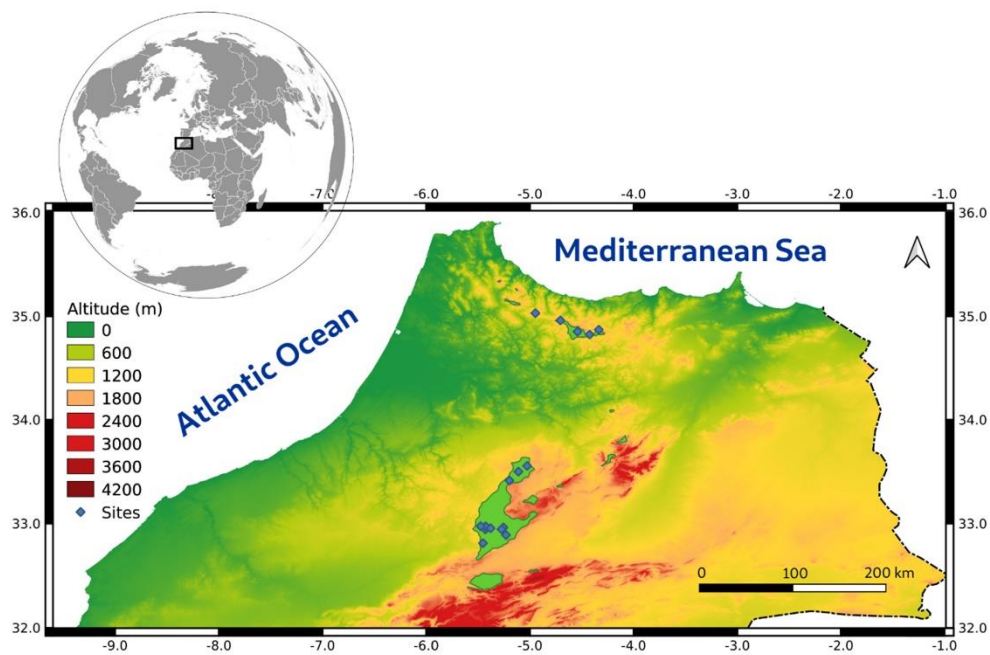


Figure 1. Northern Morocco with the border of Algeria (on the right), extant distribution of the Atlas cedar (light green areas) and sampling locations (blue dots).

Table 1. Location, altitude, sampling period, numbers of covered plots and of sampled trees.

Site	Region	Longitude	Latitude	Altitude (m asl)	Period	Plot Number	Tree Number
1	Rif	−4.9481	35.0295	1524	Spring 2017	2	44
2	Rif	−4.7064	34.9597	1551	Spring 2017	2	31
3	Rif	−4.3356	34.8703	1768	Spring 2017	1	15
4	Middle Atlas	−5.2564	32.9622	2205	Autumn 2017	2	37
5	Middle Atlas	−5.4316	32.9430	1673	Autumn 2017	2	35
6	Middle Atlas	−5.2750	32.9442	1960	Autumn 2017	2	56
7	Middle Atlas	−5.4290	32.9722	1581	Autumn 2017	3	24
8	Middle Atlas	−5.4767	32.9735	1590	Autumn 2017	2	34
9	Middle Atlas	−5.4539	32.8101	1488	Autumn 2017	8	15
10	Middle Atlas	−5.3812	32.9539	1697	Autumn 2017	2	16
11	Middle Atlas	−5.2317	32.8888	1980	Autumn 2017	1	31
12	Rif	−4.4243	34.8233	1794	Autumn 2018	2	48
13	Rif	−4.5416	34.8519	1820	Autumn 2018	1	37
14	Middle Atlas	−5.0287	33.5529	1749	Autumn 2018	2	38
15	Middle Atlas	−5.1120	33.4972	1717	Autumn 2018	2	44
16	Middle Atlas	−5.1995	33.4122	1755	Autumn 2018	2	41

2.2. Morpho-Physiological Trait Estimates

We followed standardized protocols [33]. For SLA and leaf C:N, we collected as far as possible 2 twigs per tree from 10 trees in each plot, selecting twigs exposed to direct sunlight. The initial objective was to sample at least two plots with 20 trees per plot but the number of plots per site varied according to tree density and opportunity (Table 1). To determine sapwood C:N, we took a single branch with a diameter larger than 5 cm (it was not possible to take stem slices as suggested [33]), in each plot. The twigs and the branch were collected in the lowest part of the canopy with a 4 m telescopic handle if necessary. To estimate SLA, we isolated 5 sub-samples of fresh needles from a composite sample from the field samples and took pictures using a flat-bed scanner. We put each sub-sample in a paper envelop for drying in an oven at 70 °C to constant weight and weighed the dry mass. Each scan was analyzed with the ImageJ software (<https://imagej.net>, accessed on 31 March 2021 [34]). For leaf C:N, we prepared 5 composite sub-samples of needles as for SLA. For sapwood C:N, we prepared sub-samples by cutting chips with a chisel. N concentrations were determined following a standard Kjeldahl method. We considered C concentration as 52.8% in leaves [35] and as 50.1% in sapwood [36].

2.3. Climate Data

We used CRU (Climate Research Unit, (<http://www.cru.uea.ac.uk/>, accessed on 12 May 2021) monthly climatic anomalies (0.5° dataset [37]) combined with WorldClim version 2 monthly climate data for 1971–2000 (30 arc sec dataset [38]) to obtain high-resolution (~1 km) transient climatic inputs over the period 1901–2016. Potential evapotranspiration was computed by the DVM with the Penman formula.

2.4. Traits–Climate Factor Relationships

Using the coordinates of the sampling sites, we linked the trait values with the climate annual values (temperature, daily temperature range, precipitations, relative humidity, potential evapotranspiration, wind speed, sunshine duration, using the ‘raster’ R package [39]). We first tested linear mixed models with traits as dependent variables, climate factors as fixed effects and season as a random effect. We tested the significance of the random effect with a likelihood ratio test. Since the random effect was never significant, we used linear models with fixed effects only. To select the best model in terms of the Akaike information criterion (AIC), we conducted an exhaustive search of climate factor effects but limiting the maximal number to be included to 5, using ‘glmulti’ R package [40]. In a preliminary attempt, we evaluated the linear and quadratic effects and pairwise interactions,

and different time frames, the overall means over the 30 last years, only the annual values of 2016 or the means over the 3 previous years. The models with the linear effects and pairwise interactions produced better fits than models with quadratic effects. Additionally, the climate factor means over the last 3 years, i.e., corresponding to the development of the sampled leaves, gave better fit in terms of AIC than the values of a single year or the means over the last 30 years.

2.5. Field Net Primary Productivity Estimates

To obtain growth between 2012 and 2016, we estimated aboveground growth. We fixed belowground growth as 0.3 of the aboveground growth. For aboveground growth, we evaluated (1) wood increments, by forest inventories and (2) the amount of foliage per unit of surface, by dividing the leaf area index (LAI) by SLA, and making the assumptions (1) that its amount was constant over the course of the years and (2) that the renewal time was 3 years. Forest inventories were conducted by establishing, as far as possible, several circular plots with radius varying between 10 and 15.80 m to approximately include 20 cedar trees with DBH ≥ 10 cm. Most of the sites were largely dominated by cedar, except one site (#9) where cedars were mostly scattered among other tree species. For site #9, we kept the surface to 315 m² (10 m radius) and increased the number of plots to approach the target number of specimens. In each plot, we measured tree height (h_{tot}) with a clinometer (SILVA 70498, Bromma, Sweden) and the diameter at breast height (DBH) of all the trees with DBH ≥ 10 cm with a forester tape; we also recorded the slope of the plot for area correction. By applying a specific allometric equation for total volume (Vol_{Tot} , Equation (1)) from [41]:

$$Vol_{Tot} = \frac{h_{tot} \times c_{130}^2}{4\pi \times \left(1 - \frac{1.3}{h_{tot}}\right)^2} \times \left(a + b \times \frac{\sqrt{c_{130}}}{h_{tot}} + c \times \frac{h_{tot}}{c_{130}}\right) \quad (1)$$

with c_{130} the circumference computed from DBH, a the constant (0.340), b the robustness (1.756) and c the taper (0.002), and taking into account the proportion of basal area of the Atlas cedar among plot total basal area, we obtained the aboveground wood volumes per unit of surface of each tree in each plot. The estimation of tree growth was based on lateral and height growth. For lateral growth, we cored all trees at breast height with a 5 mm-diameter increment borer (HAGLÖF, Langsle, Sweden) and determined the ring widths using a standard measuring table equipped with a binocular magnifier and recording software. These values allowed us to estimate DBH of the previous years by subtractions of the width of the annual ring. For height growth, we computed a linear relationship between observed heights and the log of the circumferences with the data of each site. This allowed us to compute the annual height increments, using the circumferences obtained thanks to the radial annual increments (Table S1, Figure S1). We estimated the variation of wood density in the rings of a sample of 44 cores for rings up to 50 years old by X-ray-computed tomography. All cores were mounted in a custom-made sample holder [42] and scanned with the Nanowood CT scanner from the UGent Centre for X-ray Tomography (Ghent University, Belgium) [43]: 2500 projections were acquired over 360°, each with an exposure time of 1 s. Density profiles and values per ring were then extracted from the 3D images of the cores using the Densitometry Toolbox [44].

Density was related to the linear and the quadratic effects of log of ring width and tree DBH in a linear mixed model, with tree identity as a random effect (Table S2, Figure S2) using the 'lme4' R package [45]. We then used the model to predict the density of each ring omitting the random effect. The differences in volume between the successive years were multiplied by wood density to obtain the aboveground net primary productivity of wood.

To estimate LAI, we took 13 hemispheric canopy pictures per plot with a SAMYANG (Changwon, Korea) 8 mm f/3.5 CS II Fisheye lens mounted on a NIKON (Groot-Bij-gaarden, Belgium) D3100 camera. The pictures were analyzed with the software Hemisfer [46,47], following the settings of [48]. The amount of foliage per unit of surface was obtained by dividing LAI by SLA.

2.6. Vegetation Model Simulations

We used the CARAIB (CARbon Assimilation in the Biosphere) dynamic vegetation model [49] to simulate the growth of the Atlas cedar. The functioning of CARAIB has been widely described [7,11,30]. Our simulations consider only one tree species (the Atlas cedar) in the overstory and C3 herbs in the understory. We used the climate data obtained as described above. Atmospheric CO₂ concentrations are prescribed from time series of global values [50,51]. The soil texture was obtained from the global HWSD v1.21 (30 arc sec) database (FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC, Harmonized World Soil Database (version 1.2), 2012). Exposure thresholds were obtained by superimposing the above CRU/WorldClim 2 gridded climatology interpolated at a 30 arc sec resolution with a sample of distribution in natural range of the Atlas cedar, and then selecting the prescribed quantile in the distribution of the climatic variables. The range of the study extended between -6.438° and -3.004° of longitude and between 32.254° N and 35.896° N of latitude.

We conducted spatial simulations over the natural range of the Atlas cedar. Four simulations were carried out, varying the set of traits. The first simulation (*PFT traits*) used conifer PFT values (SLA = 100 sq. cm/g; leaf C:N = 55 g/g; sapwood C:N = 400 g/g [52]). The second one (*Field mean traits*) used the means of the field values determined in this study (SLA = 53.1 sq. m/g; leaf C:N = 46.2 g/g, sapwood C:N = 423 g/g). The third one (*Computed traits*) used spatial extrapolations of the traits obtained by applying the traits–climate factor relationships over the study area but limiting the predicted values to the ranges of the observed values. We also conducted simulations at site scale to retrieve NPP and biomass estimates for each of the sites where field sampling had been carried out using the local estimates (*Site traits*).

The potential distribution of the Atlas cedar simulated with CARAIB is discussed and compared with the modern geographical distribution of the species. As a threshold of presence, we selected the site with the lowest biomass field values, recorded in the most southern site of our sampling, in the Middle Atlas, where only small trees were scattered in other native species forming a low forest.

3. Results

We set up statistical relationships between the three morpho-physiological trait values and climate factors. We analyze the differences between the DVM outputs parametrized with standard parametrization, i.e., with the plant functional type values (*PFT traits* simulation), with mean values of field estimates (*Field mean traits*) or with local estimates of the traits derived from the relationships with climate factors (*Computed traits*). We then compare NPP and biomass DVM outputs with the field estimates.

3.1. The Traits and Their Relationships with Climate Factors

The three traits estimated in the field considerably varied between the sites, particularly those of sapwood C:N (Figure 2, Table S3). SLA values were in the lower range of the values reported in [53] for Gymnosperms but in [54], a nitrogen value in *Cedrus deodora* is given, which combined with mean C content gives leaf C:N of 52.8 g/g, rather close to the mean value of this study. The observed sapwood C:N values were very high compared to the value for temperate Gymnosperms given in [36], but they were in the range of the values compiled for Gymnosperms in [55,56]. The variations are within the ranges found in other studies. SLA inside species variation among 1300 individuals belonging to 383 species accounts for 30% of the total [57]. SLA varies between 10 and 32 sq. cm/g among 10 species [58]. Leaf N variation inside species contributes to 50 % of total variation among 442 samples of 223 species [59] and leaf C:N ranges between 20.2 and 53.4 g/g among 10 species [60]. Additionally, sapwood C:N values in [61] comprise between 84.7 and 1360.8 g/g among 59 species.

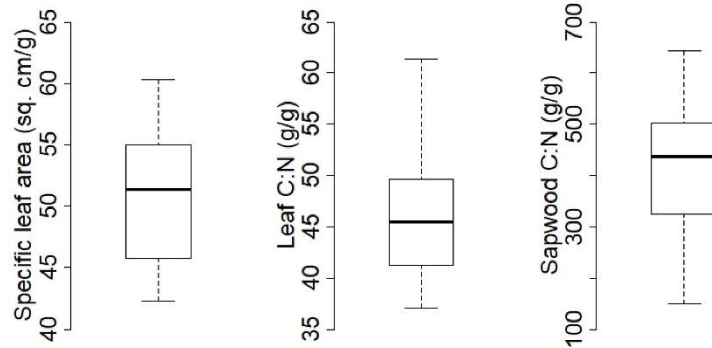


Figure 2. Boxplots of the morpho-physiological traits estimated in field.

Additionally, we found significant relationships between the traits and the climate factors, with R-squared between 0.6551 and 0.9086 (Figure 3). All the tested climate factors appeared at least once in the relationships and most of the effects were pairwise interactions (Table S4).

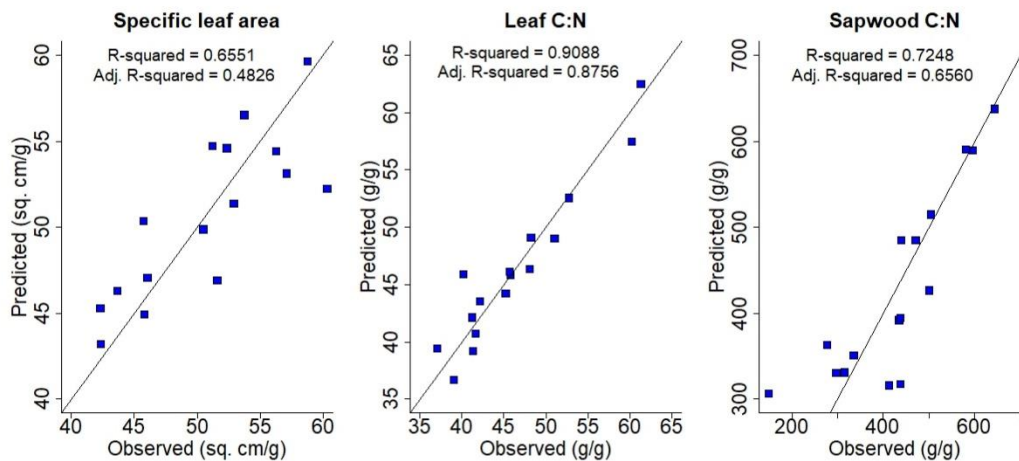


Figure 3. Relationships between observed traits (see also Table S3) and predicted values with models shown in Table S4.

The relationships between traits and climate factors allow us to produce successions of maps of trait distribution over the study area for each year (examples in Figure 4). The traits smoothly vary over the course of the years, probably owing to the fact that the climate factors were averaged over three years (Figure 5).

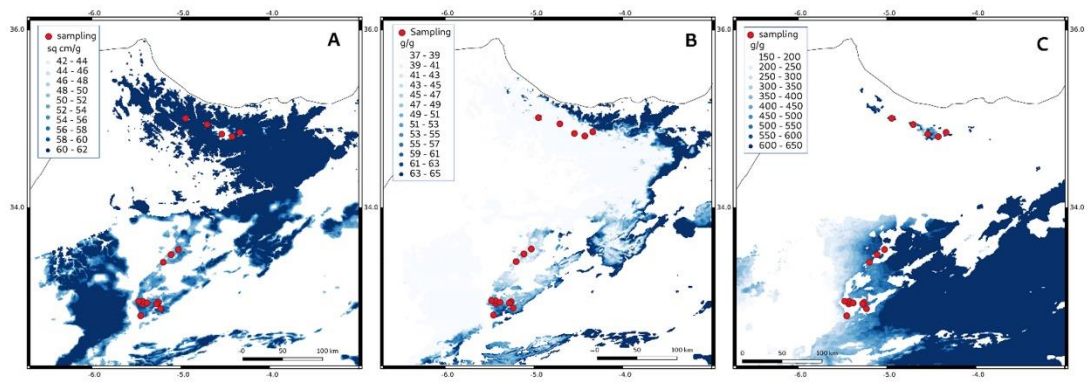


Figure 4. Examples of predicted distribution of the 3 traits (for 2016 growth year) over the study area with sampling locations (red dots). (A): specific leaf area, (B): leaf C:N, (C): sapwood C:N).

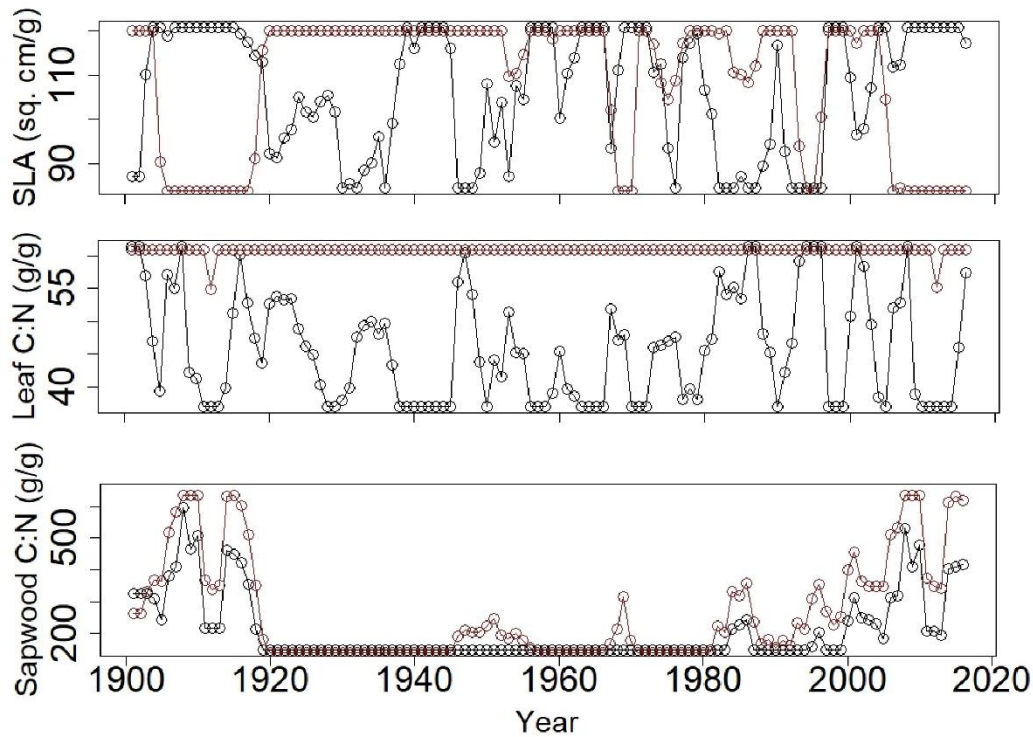


Figure 5. Evolution in the course of the years of the predicted specific leaf area (SLA), leaf C:N and sapwood C:N, over the pixel of two sampling locations (black: Middle Atlas #9, brown: Rif #12).

3.2. Comparisons of the DVM Outputs According to Parametrization

The comparisons of the NPP simulations from 1901 to 2016 produced with *PFT traits*, *field mean traits*, *computed traits* or *site traits* showed contrasted levels and variabilities in time and space (Figure 6 and Videos S1–S3) but, nevertheless, that NPP is predicted higher in the Rif than in the Middle Atlas. *PFT trait* simulations showed the lowest NPP level and variability. *Field mean trait* simulation was intermediate while *computed trait* simulation gave the highest values and variability. These observations were confirmed over the sampling sites, particularly with *site trait* parametrization where the differences between sites were larger (Figure 7). Otherwise, the simulated ranges were much larger than the extant range (Figure 6). Finally, the biomass distribution produced by the model under the four parametrizations reflects the NPPs, but simulated values were much smaller than the estimated ones (Figure 8 and Table S5). The simulations also sometimes showed sudden local drops in biomass (Videos S4–S6).

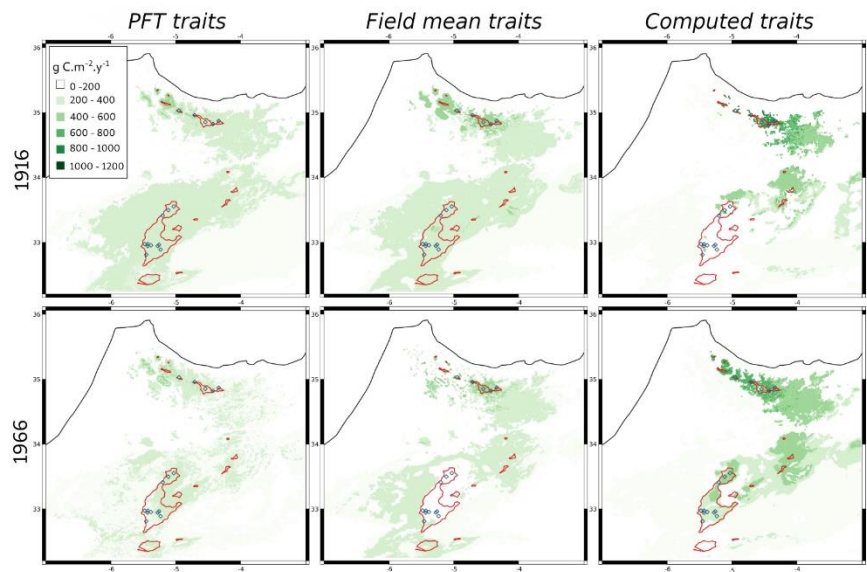


Figure 6. *Cont.*

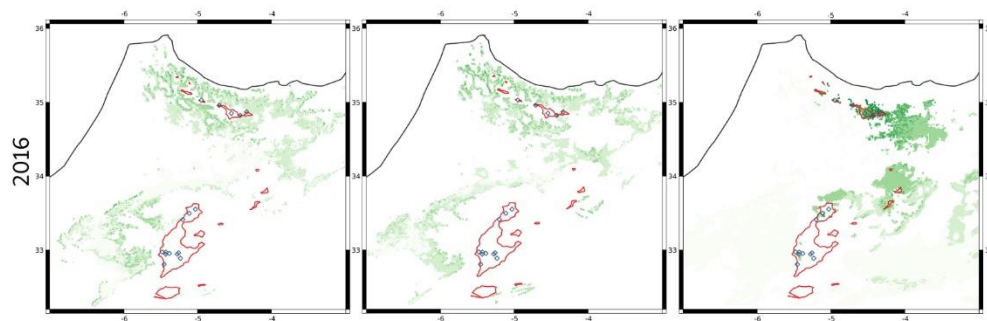


Figure 6. Examples of simulated net primary productivity annual distributions for selected years. Comparisons of simulation outputs using *PFT traits*, *field mean traits* or *computed traits*, with sampling locations (blue squares), and contours of the extant distribution (red lines).

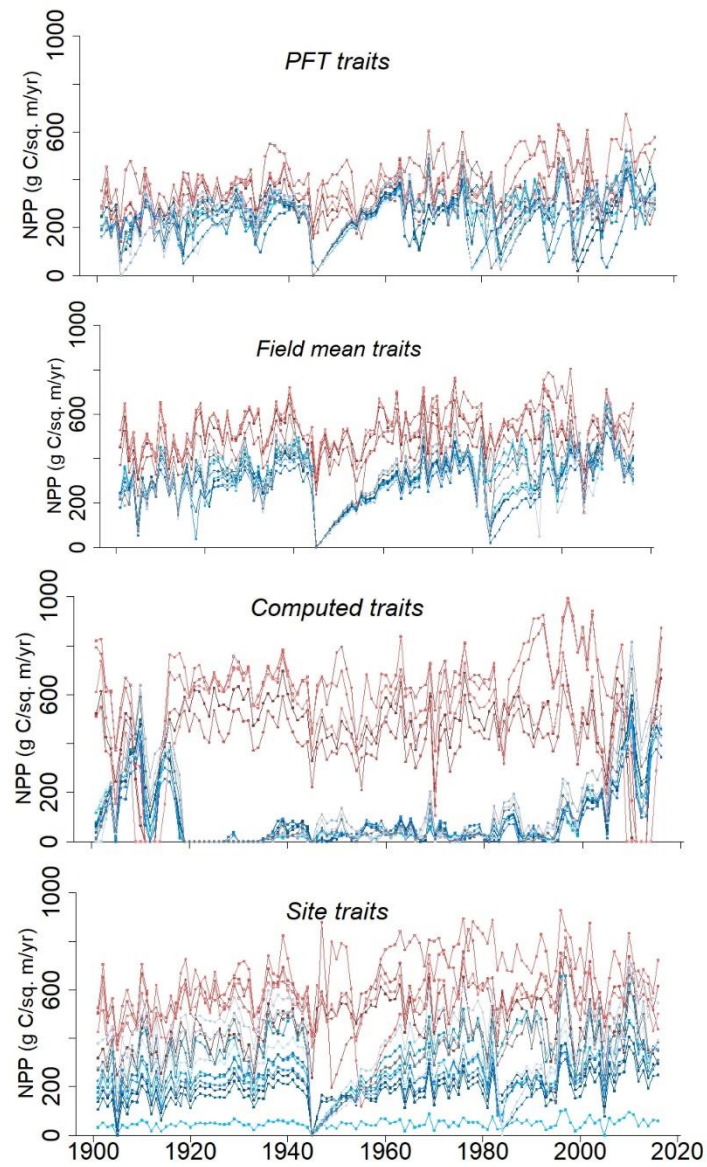


Figure 7. Simulated net primary productivity (NPP) between 1900 and 2016 over the sampling locations (Middle Atlas in blue colors, Rif in reds) using *PFT traits*, *field mean traits*, *computed traits* and *site traits*.

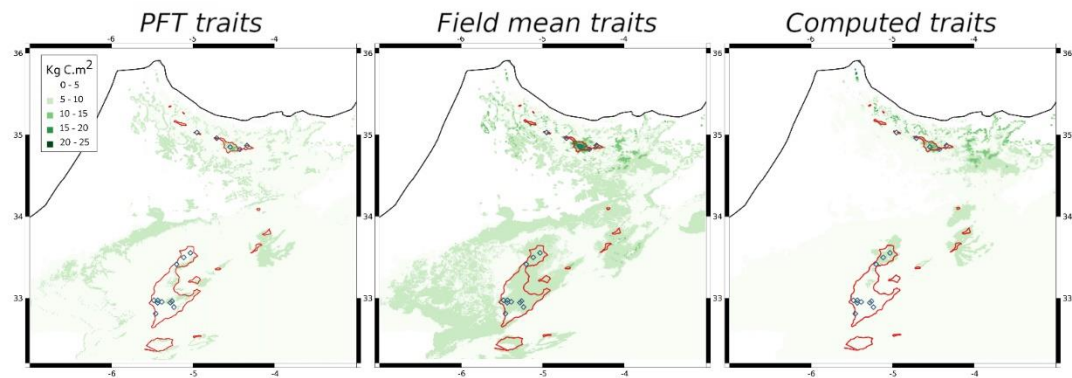


Figure 8. Predicted biomass in 2016. Comparisons of simulation outputs using *PFT traits*, *field mean traits* or *computed traits* with sampling locations (blue squares), and contours of the extant distribution (red lines). The threshold of 11.7 kg C/sq. m corresponding to the lowest recorded field value (site #9) was only reached in the Rif with the field and the *computed trait* simulations.

3.3. Comparisons of DVM Outputs with Field Estimates

The field estimations of NPP considerably varied between the sites (Table S5). The comparison of the simulated NPP values with the field estimates revealed the poor response of the model parametrized with *PFT traits*. The simulations seemed improved with *field mean traits* and more with *computed traits* or *site traits* (Figure 9). However, this was only partially confirmed by the performance indicators. For instance, the highest R-squared value was obtained with the *computed trait* simulation for 2016 but the root mean square and the mean bias were also higher (Figure 10). Otherwise, the relationships between simulated and field values of biomass were insignificant.

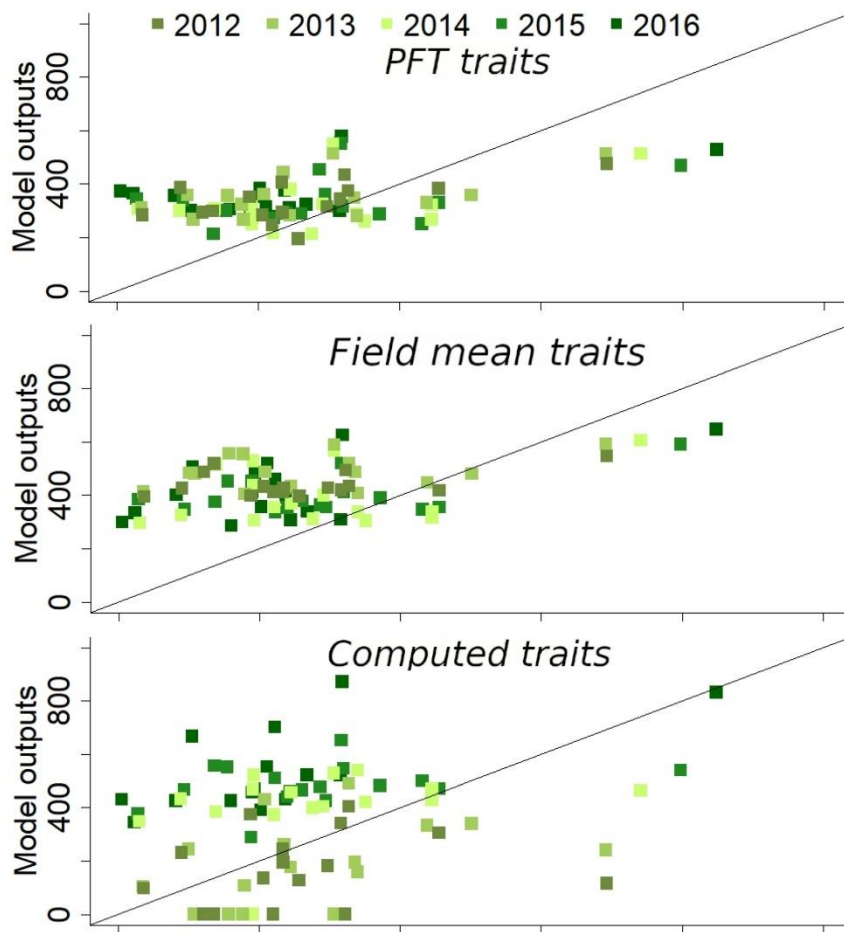


Figure 9. Cont.

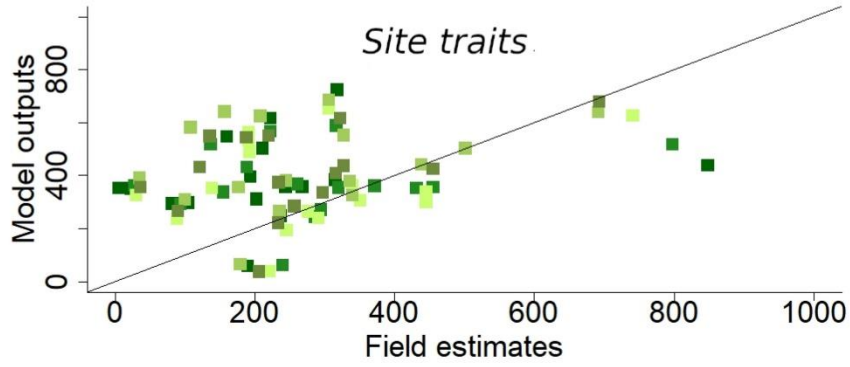


Figure 9. Comparison of net primary productivity (g C/sq. m/yr) model outputs for years 2012 to 2016 with sites estimates, when using *PFT traits*, *field mean traits*, *computed traits* or *site traits*.

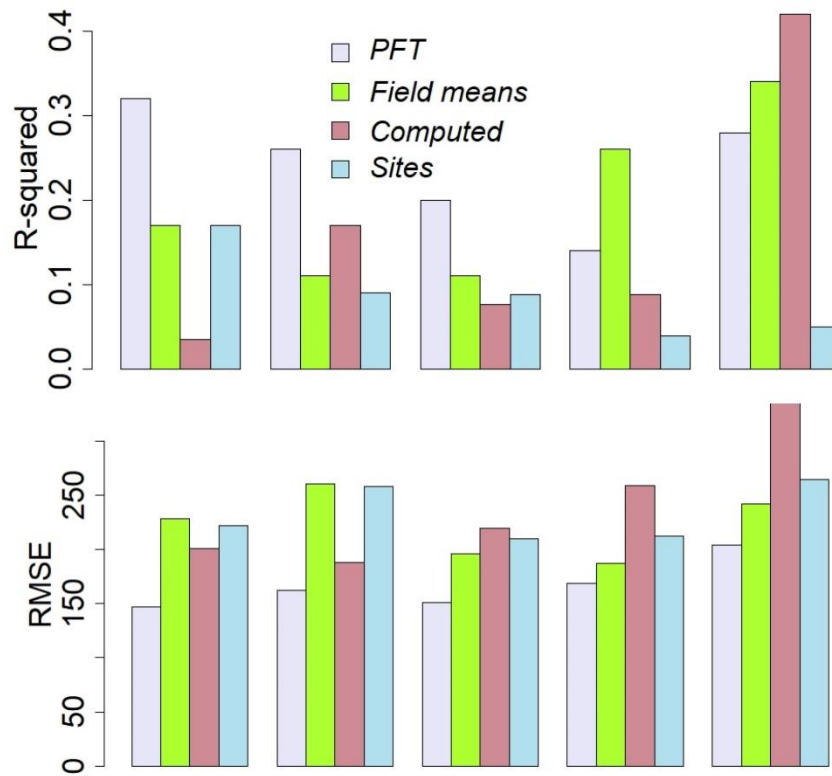


Figure 10. *Cont.*

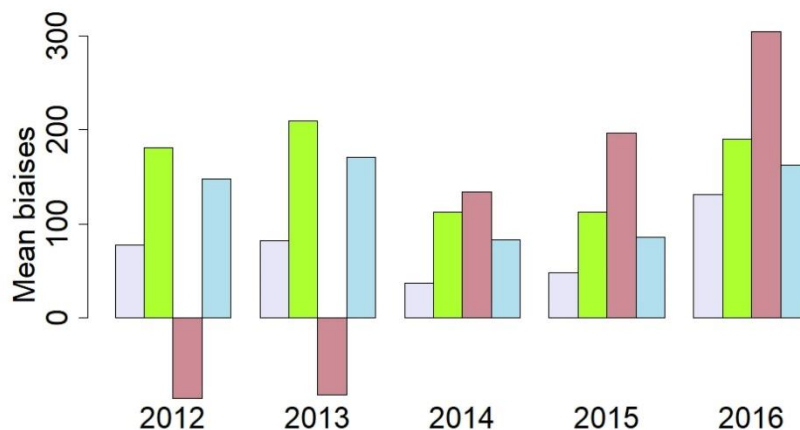


Figure 10. Performance indicators of net primary productivity model outputs for years 2012 to 2016 (comparisons with field estimates), when using *PFT traits*, *field mean traits*, *computed traits* or *site traits*: R-squared, root mean squared errors (RMSE, g C/sq. m/yr) and mean biases (g C/sq. m/yr).

4. Discussion

In accordance with our hypothesis, the estimations of the three selected traits showed large variations between the sampling sites (Figure 2), notably for sapwood C:N. We identify significant but complex relationships between the traits and the climate factors over the 3 previous years (Figure 3, Table S4). These relationships were better than those obtained with 30-year climate means or with current year values. They allowed us to produce smooth annual trait maps, which were used in the *computed trait* simulation (Figures 4 and 5). NPP estimated at the field sampling sites also considerably varied (by a factor of 170, Table S5). The four simulations performed with CARAIB (*PFT traits*, *field mean traits* or *computed traits*) produced comparable ranges but were dramatically larger than the extant range. The use of the *computed traits* increased the range of the temporal and the spatial responses of the model (Figures 6–8). Comparisons of the four simulations with the field-estimated NPP suggest an improved response of the model parametrized with *computed traits* or *site traits*, but this was not confirmed by the statistics (Figures 9 and 10).

The differences in NPP estimations between the sampling sites have been explored. Differences in site fertility may often play a role because the Atlas cedar occurs in pure or in quasi-monospecific stands. At margins when competition with other species increases, site fertility probably plays a minor role [62]. The Atlas cedar growth responds to temperature, precipitation and drought stress [29] and the capacity for regeneration relies on winter temperature, which affects the germination rate [63]. We cannot exclude some estimation deviations related to insufficient sampling, uneven radial growth, distribution of wood density, and estimation of the height. Nevertheless, DBH responds well to climate variation [64]. Also, aboveground biomass estimates obtained with allometric equations Combined with tree ring data give similar results to successive estimations in permanent plots [65]. In addition, we varied wood density with ring width and DBH, since this factor is recognized as more important than the selection of allometric equation to estimate carbon immobilization [64]. Using the allometric equations of [35] rather than those provided by [41] has a minor impact on the results. In addition, most of our estimations were in the range of the extrapolated standing wood biomass produced over one century by [66] in Algerian cedar forests. Using estimations based on [35] to obtain branches, leaves and belowground NPP, we found for the Algerian Atlas cedar stands an NPP between 18.5 and 605 g C/sq. m/yr. In our study, the most productive sites have high biomass and trees with

extremely large rings, while those sites with the lowest productivity have very small and scattered trees, smaller than the average with finer rings. The latter may not be considered as cedar forests.

Our study shows that the three traits varied spatially and that these variations may be related to recent potential acclimation of the Atlas cedar to the ongoing climate change in the Mediterranean. SLA increases with temperature and water availability and decreases with light intensity and duration [53]. In evergreen conifers, N is stored in the youngest needles as photosynthetic proteins [67] and leaf N decreases with increasing temperature, drought and irradiance [19,68–70]. Leaf N is positively correlated with wood N [71] but N is not stored in the wood of conifers [67]. Sapwood N does not seem related to drought or temperature [72] and its relationship to soil N is not established [71,73], probably because of its low concentration. For instance, relationship of N sapwood with soil N only appears in the outer stem after N fertilization [74]. Combined with the proportion of sapwood to heartwood, which positively scales radial growth to satisfy the conductive needs and adjusts to tree height and leaf mass [75,76], sapwood N is nevertheless an important component to compute respiratory cost.

We found relationships between traits and climate factors (Figure 3). A single climate factor or aggregated variables have little predictive power, which may explain the data dispersion, e.g., [77]. We assume that the selected models have some predictive power in the range of the observed climate. However, the studied sites do not cover the whole range of conditions over the simulated area and years, which probably limit their relevance.

SLA is considered as a major factor for plant growth rate, although its relationship to maximized photosynthetic function is not well understood [33,57,78]. As SLA increases, the number of photosynthetic cells per unit of plant weight increases too, which boosts photosynthetic rate and carbon uptake. Additionally, high growth rate is reached at the expense of structural tissues and stress protection and notably water stress. SLA triggers N leaf concentration, when N is available [68]. As SLA, leaf N (also leaf C:N) is a major morpho-physiological trait favoring photosynthesis assimilation because it allows the synthesis of enzymes and particularly of Rubisco, but it is also a driver of dark respiration [79]. Sapwood N (also sapwood C:N) is another important trait in trees because it reflects the importance of wood parenchyma [80] and, hence, of wood respiratory costs, which might be significant in the carbon budget, even during the dormant season [81]. The main factors controlling tree performance are the availability of light, water and nutrients; however, performances also rely on the capacity of trees to collect these resources and their efficiency in their use. These features are mediated by intraspecific traits. It is concluded that individual traits are poor predictors of individual performance variation [57,82] because many traits affect more than a single aspect of the physiology and that acclimation, like adaptation, would finally be a combination of opposite requirements. In the DVM CARAIB, SLA allows the conversion of the assimilated carbon into leaf area index [16], which is a fundamental factor of the canopy sub-model computing light assimilation [49]. The leaf C:N ratio controls the dark respiration rate and the maximum carboxylation velocity in the Farquhar et al. photosynthesis model [83], and the sapwood C:N controls sapwood respiration [49]. A major feature of the DVMs is their ability to integrate ecophysiological variables that have opposite effects.

Simulated NPP was strongly influenced by the three traits values as previously observed [9]. The annual and spatial variability notably increased when we used the *field-mean*, the *computed* or the *site traits*. However, the gain in performances of the model was modest. Process-based models lack the ability to reproduce the full range of productivity variability of natural or artificial plant systems. For instance, the simulation of wheat yield for several years across a European gradient indicated the low performances of a set of process-based models [84]. Comparisons of gross primary productivity outputs of several DVMs at a global scale showed low ability to reproduce interannual variations [85]. CARAIB simulating vegetation over Western Europe responded to the strong climate gradients but tended to underestimate the highest NPP values and overestimate the lowest ones [11].

When several PFTs are simulated together over an area, the traits differences between plant types allow geographic turnover in the simulation, mimicking trait acclimation. This is the reason why the DVMs show reasonable agreement with observational data. On the contrary, when a single species is simulated, there is only one trait set and no acclimation mimicry is possible. Adjusting traits (height, SLA, leaf C:N, root depth) to species may markedly modulate the simulated NPP [9]. Additionally, adjusting traits of plant types (SLA, leaf nitrogen and phosphorus, and wood density) to local conditions provided more accurate model predictions in a tropical altitudinal gradient only thanks to solar radiation [86,87]. Beyond SLA and N concentrations, the DVMs may also benefit from improved parametrization for other traits. Notably, stomatal conductance related with water stress is an important trait because it controls the internal CO₂ concentration and photosynthesis dark reaction. Plants also acclimatize to water availability by adjustment of the root to shoot ratio [88,89], of stomatal regulation sensitivity [90] and of leaf features, such as trichomes, epicuticular wax, cuticle, hypoderm, and stomata density [91–97]. Thus, in our *computed* and *site trait* simulations, we assume that the increased variations of NPP may be balanced by variations of other traits.

Concerning the range prediction in this study, it is worth noting that four simulations produced comparable results in terms of NPP and biomass (Figures 6 and 8), the differences being mainly in the levels and the variations, but not in the distributions. This is because of the constraints exerted by the bioclimatic thresholds. With the minimal NPP value (20 g C/sq. m/yr observed at site #9), the simulated potential ranges are much larger than the modern range of the Atlas cedar, which confirms that CARAIB predicts the fundamental climate niche because it is constrained by climate extremes [12]. To compute the realized niche and to delineate the actual range, the model needs to take into account the intensity of the main biotic interactions. DVMs are able to partially simulate interspecific competition, i.e., competition for light and water, but this requires correct parametrization for each species, which leads us back to the main issue of this study, while natural grazing, parasitism and the pressure generated by anthropic activities require the coupling of the DVMs with other sources of information.

5. Conclusions

In this study, we show that traits vary across the range of the Atlas cedar in relationship with climate, that their use improves the DVM simulations of local NPP, and that adjusting these traits with climate could lead to better performances. However, the benefit of predicting traits with multiple regressions driven by climate factors was modest and a more sophisticated approach such as a more mechanistic approach for each trait with climate factors would be desirable. Notwithstanding the limits of our results, it should also be underlined that the levels obtained for simulated NPP are in the correct range of the observed values despite the absence of any calibration phase. Thus, quantifying the influence of climate on traits and including these variations in DVMs may be of paramount importance for evaluating the consequences of global climate change on species dynamics and plant community persistence. Besides SLA and leaf and sapwood C:N, additional traits concerning physiological processes such as stomatal regulation, or elements of plant structure such as the root to shoot ratio, should be adjusted or modelled in the DVMs to allow for more reliable simulations.

So far, our best simulation shows the Atlas cedar NPP collapses over several years of the 21st century in the Rif mountains (Figure 7, *computed traits*), which has to be viewed in parallel with a probable reduction in available soil water and field observed episodes of decline due to water stress [30]. Even if these dramatic modelling results are perfectible, they are nevertheless congruent. However, most of all, they also concern the most productive stands that we encountered and what is considered to be modern microrefugia, essential for the future conservation of the species. This is disturbing because it suggests that even these scattered populations would not be sheltered from climate change.

Supplementary Materials: The following supporting information can be downloaded at: <https://www.mdpi.com/article/10.3390/f13030446/s1>, Figure S1: Relationships between *Cedrus atlantica* circumference at breast height and height per site; Figure S2: Relationship between ring width and wood density of 44 cores of *Cedrus atlantica*; Table S1: Linear models of *Cedrus atlantica* height as a function of log of circumference for each site; Table S2: Linear mixed model of *Cedrus atlantica* wood density as a function of linear and quadratic effects of the log of ring width and tree diameter at breast height as fixed effects, and tree identity as random effect; Table S3: Traits estimated for each site; Table S4: Linear models of three traits (specific leaf area, leaf C:N and sapwood C:N) as a function of climate factors (means over 2014, 2015 and 2016 of precipitation: prc, of daily temperature range: dte, of temperature: tem, of sunshine hours: shr, wind speed: wnd, of potential evapotranspiration: pet, of relative humidity: rhu) effects (linear effects and pairwise interactions). Best models (with maximum 5 terms for sample sizes = 16) after exhaustive searches and selections on the basis of AIC and F tests; Table S5: Estimations of mean biomass for 2013 to 2017 (kg C/sq. m) and of net primary productivity (NPP) for years 2012 to 2016 (g C/sq. m/yr); Videos S1–S3: Simulated net primary productivity over the study area between 1900 and 2016 with *PFT traits*, *Field mean traits* or *Computed traits*; Videos S4–S6: Simulated biomass over the study area between 1900 and 2016 with *PFT traits*, *Field mean traits* or *Computed traits*.

Author Contributions: Conceptualization, A.H. and L.F.; methodology, A.H. and L.F.; data acquisition, A.H., L.F., F.T., R.C. and Y.E.H.; data analyses, A.H., K.P., F.T., J.V.d.B. and T.D.M.; DVM modelling, L.F., M.D. and A.-J.H.; original draft preparation, A.H. and F.T.; visualization, A.H. and R.C.; manuscript revision, A.H., R.C., C.C.R., J.V.d.B., and T.D.M.; funding acquisition, R.C., L.F. and A.H. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by the F.R.S.-FNRS under research grant FRS-FNRS X.3041.17—VULPES-ULg. It is a contribution to the Belmont Forum project VULPES ANR-15-MASC-0003. BOF Special Research Fund support the UGCT Center of Expertise (BOF.EXP.2017.0007) and J.V.d.B. (BOF Starting Grant, BOFSTG2018000701).

Acknowledgments: We are grateful to the Department of Water and Forests of Morocco which allowed the sampling of the trees and provided assistance for field operations. The authors thank an anonymous referee for helpful comments that improved the paper.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

References

- Walther, G.R.; Post, E.; Convey, P.; Menzel, A.; Parmesan, C.; Beebee, T.J.C.; Fromentin, J.M.; Hoegh-Guldberg, O.; Bairlein, F. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **2002**, *416*, 389–395. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Thomas, C.D.; Cameron, A.; Green, R.E.; Bakkenes, M.; Beaumont, L.J.; Collingham, Y.C.; Erasmus, B.F.N.; Ferreira De Siqueira, M.; Grainger, A.; Hannah, L.; et al. Extinction risk from climate change. *Nature* **2004**, *427*, 145–148. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Steinbauer, M.J.; Grytnes, J.-A.; Jurasinski, G.; Kulonen, A.; Lenoir, J.; Pauli, H.; Rixen, C.; Winkler, M.; Bardy-Durchhalter, M.; Bami, E.; et al. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* **2018**, *556*, 231–234. [[CrossRef](#)]
- Pecl, G.T.; Araújo, M.B.; Bell, J.D.; Blanchard, J.; Bonebrake, T.C.; Chen, I.C.; Clark, T.D.; Colwell, R.K.; Danielsen, F.; Evengård, B.; et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* **2017**, *355*, eaai9214. [[CrossRef](#)]
- Meng, H.; Wei, X.; Franklin, S.B.; Wu, H.; Jiang, M. Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relict tree species across its distribution in China. *Plant Biol.* **2017**, *19*, 552–561. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Dai, Z.; Johnson, K.D.; Birdsey, R.A.; Hernandez-Stefanoni, J.L.; Dupuy, J.M. Assessing the effect of climate change on carbon sequestration in a Mexican dry forest in the Yucatan Peninsula. *Ecol. Complex.* **2015**, *24*, 46–56. [[CrossRef](#)]
- Henrot, A.J.; Utescher, T.; Erdei, B.; Dury, M.; Hamon, N.; Ramstein, G.; Krapp, M.; Herold, N.; Goldner, A.; Favre, E.; et al. Middle Miocene climate and vegetation models and their validation with proxy data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.* **2017**, *467*, 95–119. [[CrossRef](#)]
- Wu, Z.; Ahlström, A.; Smith, B.; Ardö, J.; Eklundh, L.; Fensholt, R.; Lehsten, V. Climate data induced uncertainty in model-based estimations of terrestrial primary productivity. *Environ. Res. Lett.* **2017**, *12*, 064013. [[CrossRef](#)]
- Dury, M.; Mertens, L.; Fayolle, A.; Verbeeck, H.; Hambuckers, A.; François, L. Refining species traits in a dynamic vegetation model to project the impacts of climate change on tropical trees in Central Africa. *Forests* **2018**, *9*, 722. [[CrossRef](#)]

10. Maréchaux, I.; Langerwisch, F.; Huth, A.; Bugmann, H.; Morin, X.; Reyer, C.P.O.; Seidl, R.; Collalti, A.; Dantas de Paula, M.; Fischer, R.; et al. Tackling unresolved questions in forest ecology: The past and future role of simulation models. *Ecol. Evol.* **2021**, *11*, 3746–3770. [[CrossRef](#)]
11. Dury, M.; Hambuckers, A.; Wamant, P.; Henrot, A.; Favre, E.; Ouberdous, M.; François, L. Responses of European forest ecosystems to 21 st century climate: Assessing changes in interannual variability and fire intensity. *Iforest* **2011**, *4*, 82–99. [[CrossRef](#)]
12. Raghunathan, N.; François, L.; Dury, M.; Hambuckers, A. Contrasting climate risks predicted by dynamic vegetation and ecological niche-based models applied to tree species in the Brazilian Atlantic Forest. *Reg. Environ. Change* **2019**, *19*, 219–232. [[CrossRef](#)]
13. Schneider, F.D.; Morsdorf, F.; Schmid, B.; Petchey, O.L.; Hueni, A.; Schimel, D.S.; Schaepman, M.E. Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. *Nat. Commun.* **2017**, *8*, 1441. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
14. Carmona, P.; Rota, C.; Azcárate, F.M.; Peco, B. More for less: Sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients. *Funct. Ecol.* **2015**, *29*, 579–588. [[CrossRef](#)]
15. Hartig, F.; Dyke, J.; Hickler, T.; Higgins, S.I.; O'Hara, R.B.; Scheiter, S.; Huth, A. Connecting dynamic vegetation models to data—An inverse perspective. *J. Biogeogr.* **2012**, *39*, 2240–2252. [[CrossRef](#)]
16. Minet, J.; Laloy, E.; Tychon, B.; François, L. Bayesian inversions of a dynamic vegetation model at four European grassland sites. *Biogeosciences* **2015**, *12*, 2809–2829. [[CrossRef](#)]
17. Shipley, B.; De Bello, F.; Cornelissen, J.H.C.; Laliberté, E.; Laughlin, D.C.; Reich, P.B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* **2016**, *180*, 923–931. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
18. Heilmeyer, H. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora* **2019**, *254*, 1–11. [[CrossRef](#)]
19. Dalle Fratte, M.; Brusa, G.; Pierce, S.; Zanzottera, M.; Cerabolini, B.E.L. Plant trait variation along environmental indicators to infer global change impacts. *Flora* **2019**, *254*, 113–121. [[CrossRef](#)]
20. Moran, E.V.; Hartig, F.; Bell, D.M. Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Glob. Change Biol.* **2016**, *22*, 137–150. [[CrossRef](#)]
21. Berzaghi, F.; Wright, I.J.; Kramer, K.; Oddou-Muratorio, S.; Bohn, F.J.; Reyer, C.P.O.; Sabaté, S.; Sanders, T.G.M.; Hartig, F. Towards a new generation of trait-flexible vegetation models. *Trends. Ecol. Evol.* **2020**, *35*, 191–205. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
22. Bloomfield, K.J.; Cernusak, L.A.; Eamus, D.; Ellsworth, D.S.; Colin Prentice, I.; Wright, I.J.; Boer, M.M.; Bradford, M.G.; Cale, P.; Cleverly, J.; et al. A continental-scale assessment of variability in leaf traits: Within species, across sites and between seasons. *Funct. Ecol.* **2018**, *32*, 1492–1506. [[CrossRef](#)]
23. Gillison, A.N. Plant functional indicators of vegetation response to climate change, past present and future: I. Trends, emerging hypotheses and plant functional modality. *Flora* **2019**, *254*, 12–30. [[CrossRef](#)]
24. Touchan, R.; Anchukaitis, K.J.; Meko, D.M.; Kerchouche, D.; Slimani, S.; Ilmen, R.; Hasnaoui, F.; Guibal, F.; Julio Camarero, J.; Sánchez-Salguero, R.; et al. Climate controls on tree growth in the Western Mediterranean. *Holocene* **2017**, *27*, 1429–1442. [[CrossRef](#)]
25. Kherchouche, D.; Kalla, M.; Gutierrez, E.; Briki, A.; Hamchi, A. Drought and dieback of atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) in the Belezma mountains (Algeria). *Sécheresse* **2013**, *24*, 129–137. [[CrossRef](#)]
26. Slimani, S.; Derridj, A.; Gutierrez, E. Ecological response of *Cedrus atlantica* to climate variability in the massif of Guetiane (Algeria). *For. Syst.* **2014**, *23*, 448–460. [[CrossRef](#)]
27. Myers, N.; Mittermeyer, R.A.; Mittermeyer, C.G.; Da Fonseca, G.A.B.; Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **2000**, *403*, 853–858. [[CrossRef](#)]
28. Linares, J.C.; Taïqui, L.; Camarero, J.J. Increasing drought sensitivity and decline of atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Forests* **2011**, *2*, 777–796. [[CrossRef](#)]
29. Linares, J.C.; Taïqui, L.; Sangüesa-Barreda, G.; Seco, J.I.; Camarero, J.J. Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Dendrochronologia* **2013**, *31*, 88–96. [[CrossRef](#)]
30. Cheddadi, R.; Henrot, A.; Francois, L.; Boyer, F.; Bush, M.; Carre, M.; Coissac, E.; De Oliveira, P.; Ficetola, F.; Hambuckers, A.; et al. The role of modern microrefugia in preserving mountain tree species: *Cedrus atlantica* in Morocco. *Front. Ecol. Environ.* **2017**, *5*, 114. [[CrossRef](#)]
31. Thomas, P. *Cedrus atlantica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T42303A2970716. Available online: <https://www.iucnredlist.org/species/42303/2970716> (accessed on 10 December 2021).
32. Coudel, M.; Aubert, P.-M.; Aderghal, M.; Hély, C. Pastoral and woodcutting activities drive *Cedrus atlantica* Mediterranean forest structure in the Moroccan Middle Atlas. *Ecol. Appl.* **2016**, *26*, 574–586. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
33. Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; ter Steege, H.; Morgan, H.D.; Van der Heijden, M.G.A.; et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Austral. J. Bot.* **2003**, *51*, 335–380. [[CrossRef](#)]
34. Schneider, C.A.; Rasband, W.S.; Eliceiri, K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* **2012**, *9*, 671–675. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
35. Durkaya, B.; Durkaya, A.; Makineci, E.; Ülküdü, M. Estimation of above-ground biomass and sequestered carbon of Taurus Cedar (*Cedrus libani* L.) in Antalya, Turkey. *Iforest* **2013**, *6*, 278–284. [[CrossRef](#)]

36. Martin, A.R.; Gezahegn, S.; Thomas, S.C. Variation in carbon and nitrogen concentration among major woody tissue types in temperate trees. *Can. J. For. Res.* **2015**, *45*, 744–757. [CrossRef]
37. Harris, I.; Jones, P.D.; Osborn, T.J.; Lister, D.H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations—The CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.* **2014**, *34*, 623–642. [CrossRef]
38. Fick, S.E.; Hijmans, R.J. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **2017**, *37*, 4302–4315. [CrossRef]
39. Hijmans, R.J.; van Etten, J. Raster: Geographic data Analysis and modeling (R Package). Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed on 1 April 2020).
40. Calcagno, V.; de Mazancourt, C. glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *J. Stat. Softw.* **2010**, *34*, 1–29. [CrossRef]
41. Deleuze, C.; Morneau, F.; Renaud, J.-P.; Vivien, Y.; Rivoire, M.; Santenoise, P.; Longuetaud, F.; Mothe, F.; Hervé, J.C.; Vallet, P. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. *Rendez-Vous Tech.* **2014**, *44*, 22–32. Available online: https://www.onf.fr/outils/ressources/d805d212-4584-4a8d-ae3a-c3a896a386a4/++versions++/1/++paras++/2/++ass++/1/++i18n++data:fr?_=1543929504.543255&download=1 (accessed on 22 February 2019).
42. Van den Bulcke, J.; Wemersson, E.L.G.; Dierick, M.; Van Loo, D.; Masschaele, B.; Brabant, L.; Boone, M.N.; Van Hoorebeke, L.; Hanece, K.; Brun, A.; et al. 3D tree-ring analysis using helical X-ray tomography. *Dendrochronologia* **2014**, *32*, 39–46. [CrossRef]
43. Dierick, M.; Van Loo, D.; Masschaele, B.; Van Den Bulcke, J.; Van Acker, J.; Cnudde, V.; Van Hoorebeke, L. Recent micro-CT scanner developments at UGCT. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. B* **2014**, *324*, 35–40. [CrossRef]
44. De Mil, T.; Yannoppen, A.; Beeckman, H.; Van Acker, J.; Van den Bulcke, J. A field-to-desktop toolchain for X-ray CT densitometry enables tree ring analysis. *Ann. Bot.* **2016**, *117*, 1187–1196. [CrossRef] [PubMed]
45. Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B.; Walker, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* **2015**, *67*, 48. [CrossRef]
46. Schleppei, P.; Conedera, M.; Sedivy, I.; Thimonier, A. Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. *Agric. Forest Meteorol.* **2007**, *144*, 236–242. [CrossRef]
47. Thimonier, A.; Sedivy, I.; Schleppei, P. Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: A comparison of methods. *Eur. J. For. Res.* **2010**, *129*, 543–562. [CrossRef]
48. Bequet, R.; Kint, V.; Campioli, M.; Vansteenkiste, D.; Muys, B.; Ceulemans, R. Influence of stand, site, and meteorological variables on the maximum leaf area index of beech, oak and Scots pine. *Eur. J. For. Res.* **2012**, *131*, 283–295. [CrossRef]
49. Warnant, P.; François, L.; Strivay, D.; Gérard, J.-C. CARAIB: A global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochem. Cycles* **1994**, *8*, 255–270. [CrossRef]
50. Meinshausen, M.; Smith, S.J.; Calvin, K.; Daniel, J.S.; Kainuma, M.L.T.; Lamarque, J.; Matsumoto, K.; Montzka, S.A.; Raper, S.C.B.; Riahi, K.; et al. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Clim. Change* **2011**, *109*, 213–241. [CrossRef]
51. Dlugokencky, E.J.; Lang, P.M.; Masarie, K.A.; Crotwell, A.M.; Crotwell, M.J. Atmospheric Carbon Dioxide Dry Air Mole Fractions from the NOAA. In ESRL Carbon Cycle Cooperative Global Air Sampling Network. Available online: ftp://afp.cndl.noaa.gov/data/trace_gases/co2/flask/surface/ (accessed on 1 April 2020).
52. Popova, S.; Utescher, T.; Gromyko, D.V.; Mosbrugger, V.; Herzog, E.; François, L. Vegetation change in Siberia and the northeast of Russia during the cenozoic cooling: A study based on diversity of plant functional types. *Palaïos* **2013**, *28*, 418–432. [CrossRef]
53. Poorter, H.; Niinemets, U.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Villar, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytol.* **2009**, *182*, 565–588. [CrossRef]
54. Perry, E.; Hickman, G.W. A survey to determine the leaf nitrogen concentrations of 25 landscape tree species. *J. Arboric.* **2001**, *27*, 152–159. [CrossRef]
55. Meerts, P. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: A literature review. *Ann. For. Sci.* **2002**, *59*, 713–722. [CrossRef]
56. Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Pregitzer, K.S.; Wright, I.J.; Oleksyn, J.; Machado, J.L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecol. Lett.* **2008**, *11*, 793–801. [CrossRef] [PubMed]
57. Poorter, L.; Castilho, C.V.; Schiatti, J.; Oliveira, R.S.; Costa, F.R.C. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytol.* **2018**, *219*, 109–121. [CrossRef]
58. Verbeeck, H.; Betehndoh, E.; Maes, W.H.; Hubau, W.; Kearsley, E.; Buggenhout, L.; Hufkens, K.; Huygens, D.; Van Acker, J.; Beeckman, H.; et al. Functional leaf trait diversity of 10 tree species in congolese secondary tropical forest. *J. Trop. For. Sci.* **2014**, *26*, 409–419.
59. Dong, N.; Colin Prentice, I.; Evans, B.J.; Caddy-Retalic, S.; Lowe, A.J.; Wright, I.J. Leaf nitrogen from first principles: Field evidence for adaptive variation with climate. *Biogeosciences* **2017**, *14*, 481–495. [CrossRef]
60. Luo, T.; Luo, J.; Pan, Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia* **2005**, *142*, 261–273. [CrossRef] [PubMed]
61. Martin, A.R.; Erickson, D.L.; Kress, W.J.; Thomas, S.C. Wood nitrogen concentrations in tropical trees: Phylogenetic patterns and ecological correlates. *New Phytol.* **2014**, *204*, 484–495. [CrossRef]
62. Guedira, A.; Satrani, B.; Douira, A. Effet de la densité de *Cytisus grandiflorus* (Brot.) DC. sur la fertilité du sol en azote et son influence sur la croissance d'une plantation de cèdre (*Cedrus atlantica* Manetti). *Acta Bot. Gall.* **2008**, *155*, 375–387. [CrossRef]

63. Takos, I.; Merou, T. Effect of storage conditions and seed treatment on germination of *Cedrus deodara* Loud. and *C. libani* A. Rich. *Silvae Genet.* **2001**, *50*, 205–208. [CrossRef]
64. Bouriaud, O.; Bréda, N.; Dupouey, J.L.; Granier, A. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can. J. For. Res.* **2005**, *35*, 2920–2933. [CrossRef]
65. Dye, A.; Plotkin, A.B.; Bishop, D.; Pederson, N.; Poulter, B.; Hessler, A. Comparing tree-ring and permanent plot estimates of aboveground net primary production in three eastern U.S. forests. *Ecosphere* **2016**, *7*, e01454. [CrossRef]
66. Bentouati, A.; Oujdeh, B. Première étude de la croissance et de la productivité du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif de Bélezma (Aurès—Algérie). *For. Méditerran.* **1999**, *20*, 115–119. Available online: http://www.foret-mediterraneenne.org/upload/biblio/FORET_MED_1999_2_115-119.pdf (accessed on 23 September 2016).
67. Millard, P.; Grelet, G.A. Nitrogen storage and remobilization by trees: Ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiol.* **2010**, *30*, 1083–1095. [CrossRef] [PubMed]
68. Meziane, D.; Shipley, B. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Ann. Bot.* **2001**, *88*, 915–927. [CrossRef]
69. Reich, P.B.; Oleksyn, J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2004**, *101*, 11001–11006. [CrossRef] [PubMed]
70. Chen, Y.; Han, W.; Tang, L.; Tang, Z.; Fang, J. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate and plant growth form. *Ecography* **2013**, *36*, 178–184. [CrossRef]
71. Heineman, K.D.; Turner, B.L.; Dalling, J.W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytol.* **2016**, *211*, 440–454. [CrossRef]
72. Cui, Z.Y.; Yang, Z.J.; Xu, D.P.; Xi, R.C.; Zhang, N.N.; Liu, X.J.; Hong, Z. Stem respiration and chemical composition in *Dalbergia odorifera* plantations differing in soil moisture content. *Aus. J. For. Sci.* **2017**, *134*, 347–365.
73. Kotowska, M.M.; Wright, I.J.; Westoby, M. Parenchyma abundance in wood of evergreen trees varies independently of nutrients. *Front. Plant Sci.* **2020**, *11*, 86. [CrossRef]
74. Alcobilla, M.; Aufsess, H.V.; Heibl, R.; Rehfuess, K.E. Stickstoffdüngungsversuche in einer Fichtenwuchsstockung (*Picea abies* Karst.) auf devastierter Kalkmergel-Rendzina: III. Einflüsse von Ernährungszustand und Inokulation auf die Inhaltsstoffe von Bast und Holz. *Forstwiss. Centralbl.* **1988**, *107*, 205–218. [CrossRef]
75. Koch, G.W.; Fredeen, A.L. Transport challenge in tall trees. In *Vascular Transport in Plants*; Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A., Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2005. [CrossRef]
76. Morais, M.C.; Pereira, H. Heartwood and sapwood variation in *Eucalyptus globulus* Labill. trees at the end of rotation for pulpwood production. *Ann. For. Sci.* **2007**, *64*, 665–671. [CrossRef]
77. Steane, D.A.; McLean, E.H.; Potts, B.M.; Prober, S.M.; Stock, W.D.; Stylianou, V.M.; Vaillancourt, R.E.; Byrne, M. Evidence for adaptation and acclimation in a widespread eucalypt of semi-arid Australia. *Biol. J. Linn. Soc.* **2017**, *121*, 484–500. [CrossRef]
78. Dijkstra, P. Cause and effect of differences in specific leaf area. In *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*; Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H., Eds.; SPB Academic Publishing: The Hague, The Netherlands, 1989; pp. 125–140.
79. Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Funct. Ecol.* **1998**, *12*, 948–958. [CrossRef]
80. Pruyn, M.L.; Gartner, B.L.; Harmon, M.E. Storage versus substrate limitation to bole respiratory potential in two coniferous tree species of contrasting sapwood width. *J. Exp. Bot.* **2005**, *56*, 2637–2649. [CrossRef] [PubMed]
81. Maier, C.A.; Zarnoch, S.J.; Dougherty, P.M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *Tree Physiol.* **1998**, *18*, 11–20. [CrossRef] [PubMed]
82. Guimarães, Z.T.M.; dos Santos, V.A.H.F.; Nogueira, W.L.P.; Martins, N.O.D.A.; Ferreira, M.J. Leaf traits explaining the growth of tree species planted in a Central Amazonian disturbed area. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *430*, 618–628. [CrossRef]
83. Farquhar, G.D.; von Caemmerer, S.; Berry, J.A. A biogeochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* **1980**, *149*, 78–90. [CrossRef]
84. Pirttioja, N.; Carter, T.R.; Fronzek, S.; Bindi, M.; Hoffmann, H.; Palosuo, T.; Ruiz-Ramos, M.; Tao, F.; Tmka, M.; Acutis, M.; et al. Temperature and precipitation effects on wheat yield across a European transect: A crop model ensemble analysis using impact response surfaces. *Clim. Res.* **2015**, *84*, 87–105. [CrossRef]
85. Chen, M.; Rafique, R.; Asrar, G.R.; Bond-Lamberty, B.; Ciais, P.; Zhao, F.; Reyer, C.P.O.; Ostberg, S.; Chang, J.; Ito, A.; et al. Regional contribution to variability and trends of global gross primary productivity. *Environ. Res. Lett.* **2017**, *12*, 105005. [CrossRef]
86. Fyllas, N.M.; Bentley, L.P.; Shenkin, A.; Asner, G.P.; Atkin, O.K.; Diaz, S.; Enquist, B.J.; Farfan-Rios, W.; Gloor, E.; Guerrieri, R.; et al. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient. *Ecol. Lett.* **2017**, *20*, 730–740. [CrossRef] [PubMed]
87. Fyllas, N.M.; Christopoulou, A.; Galanidis, A.; Michelaki, C.Z.; Giannakopoulos, C.; Dimitrakopoulos, P.G.; Arianoutsou, M.; Gloor, M. Predicting species dominance shifts across elevation gradients in mountain forests in Greece under a warmer and drier climate. *Reg. Environ. Change* **2017**, *17*, 1165–1177. [CrossRef]
88. Schwinning, S.; Ehleringer, J.R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J. Ecol.* **2001**, *89*, 464–480. [CrossRef]

89. Li, C.; Wang, K. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *179*, 377–385. [[CrossRef](#)]
90. Zhou, S.X.; Medlyn, B.E.; Prentice, I.C. Long-term water stress leads to acclimation of drought sensitivity of photosynthetic capacity in xeric but not riparian *Eucalyptus* species. *Ann. Bot.* **2016**, *117*, 133–144. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
91. Latimer, J.G.; Severson, R.F. Effect of mechanical and moisture-stress conditioning on growth and cuticle composition of broccoli transplants. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **1997**, *122*, 788–791. [[CrossRef](#)]
92. Grill, D.; Tausz, M.; Pöllinger, U.; Jiménez, M.S.; Morales, D. Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora* **2004**, *199*, 85–89. [[CrossRef](#)]
93. Bacelar, E.A.; Santos, D.L.; Moutinho-Pereira, J.M.; Gonçalves, B.C.; Ferreira, H.F.; Correia, C.M. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Sci.* **2006**, *170*, 596–605. [[CrossRef](#)]
94. Pospíšilová, J.; Synková, H.; Haisel, D.; Semorádová, Š. Acclimation of plantlets to ex vitro conditions: Effects of air humidity, irradiance, CO₂ concentration and abscisic acid (a Review). *Acta Hort.* **2007**, *748*, 29–38. [[CrossRef](#)]
95. Navarro, M.; Ayax, C.; Martinez, Y.; Laur, J.; El Kayal, W.; Marque, C.; Teulières, C. Two EguCBF1 genes overexpressed in *Eucalyptus* display a different impact on stress tolerance and plant development. *Plant. Biotechnol. J.* **2011**, *9*, 50–63. [[CrossRef](#)]
96. Tapia, G.; Acuña, H.; Inostroza, L. Plant drought tolerance: Some genetics and agronomics relevant aspects for breeding in forage species. In *Droughts: New Research*; Neves, D.N., Sanz, J.D., Eds.; Nova Science Publishers: Hauppauge, NY, USA, 2013; pp. 157–187.
97. Tapia, G.; Morales-Quintana, L.; Parra, C.; Berbel, A.; Alcorta, M. Study of nsLTPs in *Lotus japonicus* genome reveal a specific epidermal cell member (LjLTP10) regulated by drought stress in aerial organs with a putative role in cutin formation. *Plant Mol. Biol.* **2013**, *82*, 485–501. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]