

# Le MONDE des PLANTES

**INTERMEDIAIRE DES BOTANISTES**

FONDE EN 1898 PAR H. LEVEILLE

**REDACTION :**

Gérard LARGIER, Thierry GAUQUELIN, Guy JALUT

**TRESORERIE :** LE MONDE DES PLANTES

C.C.P.2420-92 K Toulouse

Tél. : 05 62 95 85 30

**ADRESSE :**

ASSOCIATION GESTIONNAIRE DU MONDE DES PLANTES

Conservatoire botanique pyrénéen Vallon de Salut BP 70315

65203 Bagnères-de-Bigorre Cedex

Courriel : lemonde.desplantes@laposte.net

1 - Pin strobus

2 - Pin remarquable

3 - Pin  
d'Alep

4 - Pin pinier

5 - Pin sylvestre

6 - Pin à crochets

## PORTAIL DOCUMENTAIRE DU CBN DES PYRENEES ET DE MIDI-PYRENEES

PLUS DE 20 000 REFERENCES CATALOGUEES, PLUS DE 3 000 DOCUMENTS NUMERIQUES ACCESSIBLES LIBREMENT EN LIGNE

ACCES AUX NUMEROS DU MONDE DES PLANTES DE 1899 A 1980

CONSERVATOIRE  
BOTANIQUE NATIONAL  
PYRENEES ET MIDI-PYRENEES

Portail documentaire

Accès réservé CBNMP

Identifiant:

Mot de passe:

[Mot de passe oublié ?](#)

Rechercher dans tout le catalogue

Rechercher...

[Recherche avancée](#) [Aide](#)

**Nouveautés**

Les lacs de montagne illustres

**Le Monde des Plantes**

Accès à la revue

**Exploration**

Flores

Habitats

Conservation

Messicoles

Semences et cultures

Restauration écologique

Plantes exotiques envahissantes

Ethnobotanique et cueillette

Bryologie

Lichénologie

Mycologie

Publications

Ouvrages imprimés et manuscrits, revues, publications scientifiques, thèses ou rapports techniques, supports d'information et de sensibilisation, l'ensemble des titres composant le fond documentaire du Conservatoire botanique est consultable depuis le printemps 2023 grâce au catalogue en ligne : <https://biblio.cbnpmp.fr>.

Les recherches peuvent être lancées à l'aide de mots-clés, par titre ou par auteur, et précisées par type de document, année de publication, etc.

La navigation peut se faire à partir des catégories thématiques : *Flore, Habitat, Conservation, Messicoles, Semences et cultures, Restauration écologique, Plantes exotiques envahissantes, Ethnobotanique et cueillette, Bryologie, Lichénologie, Mycologies et Publications* qui rassemble les productions du Conservatoire.

Pour prendre contact avec l'équipe du centre de documentation : du lundi au vendredi, de 9h30 à 12h et de 14h à 16h45, Anne Gaultier et Nicolas Soubies : [biblio\[@\]cbnpmp.fr](mailto:biblio[@]cbnpmp.fr).

**Accès aux numéros du Monde des Plantes** par le bloc situé en bas à gauche : du numéro 117 (1919) au 403-405 (1980), mise en ligne par le CBNMP avec un fichier.pdf indexé par numéro (la série sera complétée progressivement). Merci à Benoit Bock pour la numérisation haute définition avec reconnaissance de caractères. Pour les numéros antérieurs, lien vers le site de la BNF et du *Real Jardín Botánico* de Madrid.

## SOMMAIRE DU NUMERO 520

MARCEL SAULE (1929-2022)

par Gérard LARGIER

page 3

LA QUESTION DU POLYMORPHISME CHEZ LE PIN A CROCHETS DANS LES PYRENEES.

par Renaud CANTEGREL

1. VARIABILITE ECOGEOGRAPHIQUE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES DE *PINUS UNCINATA* page 112. LA DIVERSITE GENETIQUE DE *PINUS UNCINATA* AUX PYRENEES page 193. L'ORIGINE PALEOCHOROLOGIQUE DU POLYMORPHISME DE *PINUS UNCINATA* page 27Départements concernés  
par ce numéro

Données bibliographiques hors France métropolitaine :

Andorre, Espagne, Allemagne, Autriche, Italie, Suisse.

Ce numéro est consacré aux Pyrénées avec un hommage à Marcel Saule (1929-2022) et trois articles sur le Pin à crochets.

Forestier aujourd'hui en retraite, Renaud Cantegrel nous livre une synthèse sur cet arbre des hautes altitudes qui le passionne depuis de nombreuses années et auquel il avait consacré une thèse. Au cours du siècle écoulé différents auteurs s'attachèrent à affiner la diagnose de *Pinus uncinata* effectuée par Ramond dans les Pyrénées. Le premier article synthétise les principales études biométriques entreprises au cours des dernières décennies afin de dégager les tendances guidant la variabilité morphologique du Pin à crochets dans ce massif situé en limite occidentale de son aire de répartition. Il révèle certains hiatus entre populations pyrénéennes et pose la question du déterminisme des discontinuités géographiques observées. Le deuxième article s'attache à explorer la diversité génétique de *Pinus uncinata* en relation avec sa morphométrie et sa répartition dans la chaîne pyrénéenne. Il résume les acquis récents relatifs à la diversité génétique du Pin à crochets pyrénéen et relève certaines discontinuités ou similarités génétiques entre populations pyrénéennes en relation avec les contrastes géographiques existant entre massifs. Le troisième article s'attache à montrer que la diversité génétique de *Pinus uncinata* trouve avant tout son origine dans la reconquête des Pyrénées consécutive à la dernière période glaciaire. Une partition en trois grands ensembles est proposée pour la chaîne pyrénéenne.

Le prochain numéro, à paraître avant la fin de l'année, rendra hommage à Jean Vivant (1923-2010) pour le centenaire de sa naissance.

**Citation des articles :** la référence à utiliser est indiquée à la fin de chaque article. La date de publication est celle du dépôt légal de la revue indiquée en dernière page, en bas à gauche, depuis 2005 (n°486). Afin de rendre plus lisible cette question de date sur la revue, les deux années apparaissent désormais en entête de chaque page lorsqu'elles sont différentes, l'année de toison étant alors indiquée entre crochets. Dans les citations bibliographiques, c'est l'année du dépôt légal qui doit être mentionnée. Dans la référence bibliographique, l'année de toison est indiquée entre parenthèses entre crochets après le numéro de volume.

## MARCEL SAULE (1929-2022)

par Gérard LARGIER

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées. Vallon de Salut, BP 70315. F-65203 Bagnères-de-Bigorre Cedex  
 gerard.largier@icloud.com

*Marcel Saule, botaniste pyrénéen, remarquable illustrateur de la flore des Pyrénées, est décédé le mercredi 30 novembre 2022 à l'âge de 93 ans.*

*Avec l'autorisation de l'éditrice Marie Lauribe, nous publions la préface de Nouvelle flore illustrée des Pyrénées parue en 2018 aux Éditions du Pin à crochets.*

Quand paraît en 1991 la *Grande flore illustrée des Pyrénées*, chez Milan et Randonnées pyrénéennes, une œuvre unique s'achève, née d'une belle passion pour les Pyrénées et du grand talent d'un dessinateur naturaliste et pédagogue. Il avait fallu 20 années d'observation et de patience à cet homme discret et charmant, Marcel Saule. Le succès est immense, inattendu pour un tel ouvrage. À la première édition ornée des superbes reproductions d'aquarelles d'Hélène Saule-Sorbé et de photographies de l'auteur qui révèlent les floraisons les plus caractéristiques au fil des saisons, succède une nouvelle édition en 2002, au format réduit et couverture souple, sans les aquarelles et les photographies, qui fait l'objet de plusieurs réimpressions successives.

L'ouvrage a rencontré un public fait de bibliophiles, de pyrénéistes et surtout, de botanistes et d'amateurs de plantes, tous ceux qui veulent en savoir plus sur la flore des Pyrénées et que voulait atteindre Marcel Saule. Car si Marcel Saule est un homme désintéressé, confiant ses dessins à qui en fera bon usage, la publication de la Grande flore n'est pas un acte gratuit. Son idée est qu'une meilleure connaissance des fleurs, une connaissance « amicale » du monde végétal, permet d'empêcher des destructions abusives. Son souci est de transmettre aux générations futures un patrimoine préservé. Un souvenir attristant l'a marqué, celui d'une gerbe de Lis des Pyrénées abandonnée au pied d'une falaise sur un chemin qui conduit au lac des Bouillouses, sans doute à cause de sa forte odeur. « *Quand on connaît les plantes, on peut les aimer davantage* » conclut Marcel Saule dans une interview réalisée dans le cadre de l'exposition *Flore de nos Pyrénées, Cimes et Rochers à Pau à la Cité des Pyrénées à l'été 2014*.

Après la publication de la *Grande flore*, Marcel Saule participe au travail de l'*Atlas de la flore des Pyrénées aragonaises*, mené par ses amis de l'Institut pyrénéen d'écologie de Jaca, Luis Villar et Pedro Montserrat. Il s'agit d'illustrer chaque plante qui fera l'objet d'un texte de présentation et d'une carte de répartition. C'est l'occasion pour lui de découvrir et dessiner de nouvelles plantes, en particulier des espèces du piémont aragonais. L'ouvrage paraît en deux tomes (1997, 2001). Marcel Saule dispose alors d'une telle base d'information et d'iconographie sur la flore du piémont qu'un « *petit effort* » (sic) suffirait pour l'étendre à tous les piémonts pyrénéens et au littoral des deux mers. Ainsi naît le projet, non d'une édition revue et augmentée, mais bien celui d'un nouvel ouvrage refondant

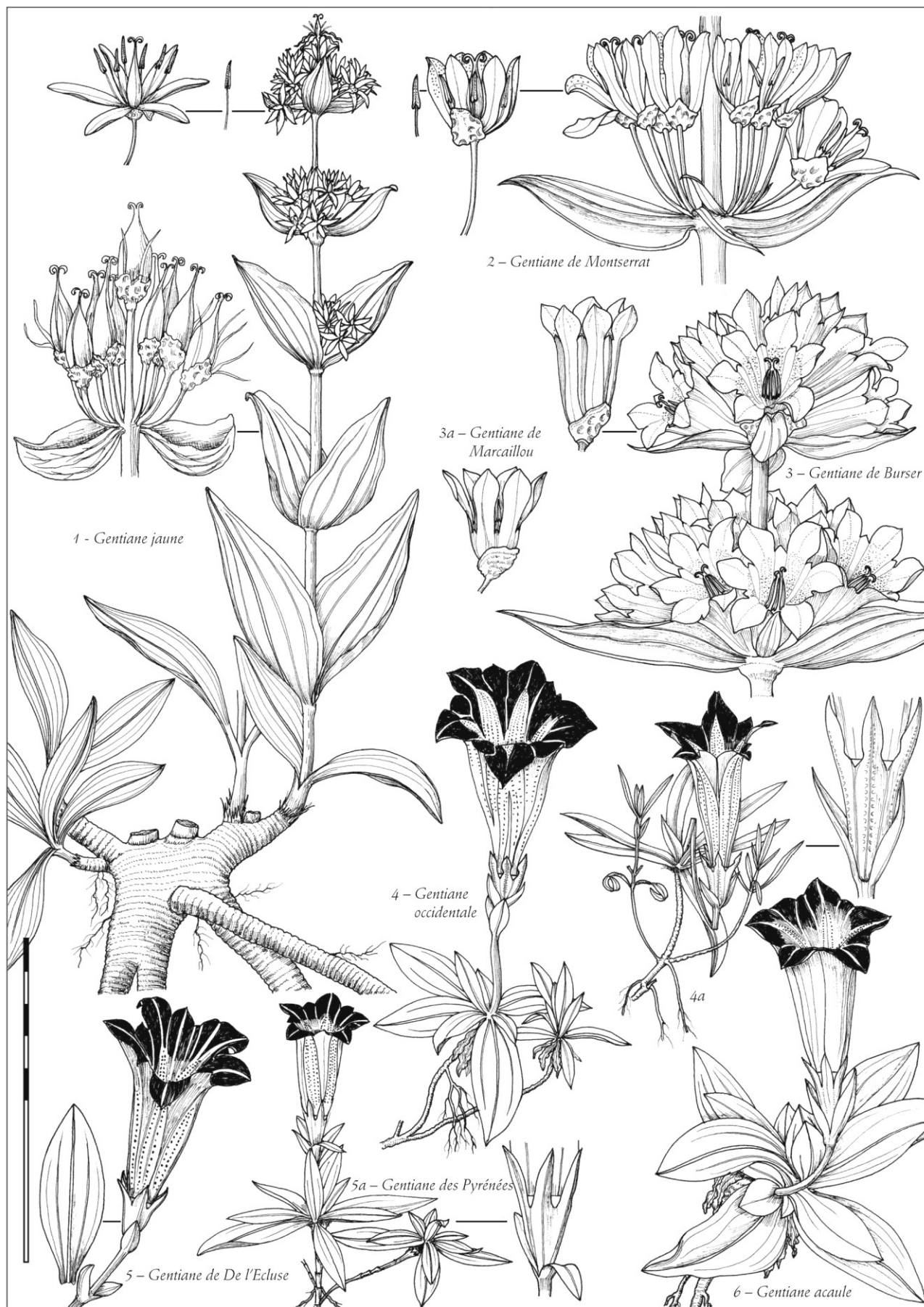
entièrement le premier. On comprendra plus loin l'ampleur du travail...

Au fil du temps, l'information se propage dans les milieux pyrénéens. On y croit sans y croire, « Marcel Saule préparerait une nouvelle flore ! » Quand elle est enfin confirmée, on prend des nouvelles, on s'enquiert de la date de parution. L'évènement botanique des Pyrénées se prépare, la *Nouvelle flore illustrée des Pyrénées*.

Après avoir participé à l'illustration du Guide du naturaliste dans les Pyrénées occidentales, de Claude Dendaletche (1973), Marcel Saule avait systématisé les études. Il dessine au crayon chaque plante pyrénéenne, reproduisant tous les détails de la tige, des feuilles, fleurs, fruits et graines. La plante est dessinée entière. Des annotations donnent des compléments d'information. L'étude est faite si possible sur un échantillon frais, à même le terrain ou au bureau. Il lui arrive aussi de travailler à partir d'un échantillon d'herbier, pour les plantes qui ne peuvent se conserver fraîches ou pour les plus rares quasiment introuvables. L'Herbier de l'Institut pyrénéen d'écologie lui est alors d'un grand secours.

Le dessin final est réalisé à la plume sur papier-calque, en s'adaptant au format de l'édition, éventuellement en repliant une tige trop longue. Ainsi la même étude peut donner plusieurs dessins, selon l'ouvrage. Marcel Saule a ainsi illustré plusieurs travaux espagnols, comme l'*Atlas de la flora del Pirineo aragonés* ou *Plantas medicinales del Pirineo aragonés*, publiés par ses amis botanistes de Jaca, ou des comptes rendus d'excursions de sociétés botaniques, notamment pour André Baudière, et contribué largement aux textes et aux dessins des *Botanistes de la flore pyrénéenne*, ouvrage paru en 2010 aux Éditions du Pin à crochets, et dont il a été l'instigateur.

Pour la Flore, les dessins sont assemblés en planches regroupant jusqu'à 8 plantes. L'édition originale comportait 330 planches pour un total de 1 800 espèces. Elle concernait la flore pyrénéenne de moyenne et haute montagne, de France, Espagne et Andorre. La nouvelle édition comprend l'ensemble des plantes des Pyrénées et de leur piémont soit environ 3 650 espèces présentées en 521 planches. Le travail fut immense car il a fallu non seulement compléter les études mais aussi recréer toutes les planches afin d'insérer les nouvelles plantes à la bonne place, dans la logique de la classification botanique retenue par l'auteur. Comme le précédent, le nouvel ouvrage décrit également le paysage végétal des Pyrénées et offrira quelques-unes des superbes aquarelles d'Hélène. Des clés de détermination accompagnées de dessins de détail permettent d'accéder à la famille puis au genre. Le texte descriptif de chaque plante est présenté en vis-à-vis, mais l'ajout d'espèces a augmenté notablement le texte, conduisant l'éditrice, au risque de surprendre, à dupliquer certaines des planches afin de maintenir ce principe dans un souci pratique évident pour le lecteur.





Pour Marcel Saule, le dessin est une attitude de naturaliste, indissociable de l'observation et indispensable à la médiation. C'est aussi une approche sensible, chargée d'émotion pour les plantes remarquables. Enfant, dans les années 1936-37, il était fasciné par les vignettes des cafés Gilbert, en particulier par les oiseaux et les poissons. Ce seront ses premiers thèmes d'étude. La botanique est depuis toujours une passion essentielle pour ce naturaliste accompli. Né en 1929, Marcel Saule avait découvert les simples et les fleurs sauvages avec son père de famille paysanne. Ce dernier, revenu épuisé de la Grande guerre, avait été soigné avec des plantes par un herboriste guérisseur. Il y avait ainsi dans la bibliothèque paternelle, qui ne comptait que quelques livres, le médecin des pauvres un ouvrage que Marcel Saule feuilletait souvent. Un jour, vers 1938, son père avait ramené un nouveau livre, *Quelle est donc cette fleur?* Marcel Saule avait été conquis par les illustrations. Il lui permit l'assimilation des plantes qu'il reconnaissait autour de lui. Témoignage de ces lectures d'autrefois qui marquaient les écoliers, Marcel Saule aime encore aujourd'hui faire référence à cette citation d'Anatole France « *Elle cueille des bleuets, des coquelicots, des coucous et des boutons-d'or, qu'on appelle aussi cocottes. Elle cueille encore de ces jolies fleurs violettes qui croissent au bord des blés et qu'on nomme des miroirs de Vénus. Elle cueille les sombres épis de l'herbe à lait et des becs-de-grue et le lis des vallées, dont les blanches clochettes, agitées au moindre souffle, répandent une odeur délicieuse. Catherine aime les fleurs parce que les fleurs sont belles...* ». On notera également la sensibilité de sa mère pour la nature, qu'on en juge par la belle dédicace de la première édition « *à la mémoire de maman, humble brodeuse aux doigts de fée, qui ornait la toile de lin de guirlande de fleurs et de papillons* ».

Marcel Saule entre à l'École normale d'instituteurs de Montauban où il est interne et ne rentre à Martel, berceau de la famille lotoise qu'une fois par trimestre. Ses professeurs de lettres, Pierre Bayrou (1892-1979) qui racontait ses observations dans la vallée de l'Aveyron, d'agriculture et d'histoire naturelle, Albert Cavaillé (1917-2000) qui utilisait la flore de Gaston Bonnier, ont poursuivi sa formation à la botanique. Pendant son temps libre, il reproduit les illustrations de livres ornithologiques. Lors de ses promenades dominicales, il dessine les oiseaux rencontrés. Et pour son devoir de fin d'études, il illustrera la faune et la flore du Quercy.

À cette époque, il découvre les Pyrénées avec son ami Paul Disabo, ossalois, qui l'emmène randonner dans ses montagnes. Il garde d'une excursion à Bious-Dessus, un souvenir ébloui de la flore de ces lieux, et des trolles qu'il avait reconnus alors qu'il les voyait pour la première fois.

En Kabylie, puis à Alger, où il commence sa carrière d'enseignant en 1950, il se passionne pour la pêche et les poissons. Il garde de cette période un joli album personnel, mêlant photos de famille et dessins de ses prises. Un album à deux mains, car on y trouve aussi des illustrations réalisées par son épouse Henriette, également institutrice. Une autre expression de ses talents, souvenir des années algériennes, orne le sol de la salle à manger de leur maison de Salies-de-Béarn, où ils s'installent à partir de 1958 : une très belle mosaïque aux poissons qu'il a lui-même réalisée.

Aux Pyrénées, très vite il se consacre à sa flore exceptionnelle. La rencontre avec Jean Vivant (1923-2010),

l'éminent botaniste d'Orthez, est déterminante. Une rencontre pédagogique entre les professeurs de sciences naturelles du collège de Salies et du lycée d'Orthez en est le point de départ. La relation se noue autour d'une première sortie de terrain sur les traces de l'Ornithogale des Pyrénées. Le meilleur spécialiste contemporain de la flore des Pyrénées occidentales va ainsi devenir le guide de son plus célèbre illustrateur. Un autre professeur de sciences naturelles de collège à Pau, Jean Fourcade (1928-1973), joue un rôle important, compagnon de nombreuses excursions botaniques, et également investi dans le cadre d'œuvres laïques pour faire partager sur le terrain sa connaissance de la montagne et de la flore pyrénéenne à des écoliers palois.

Car dans la famille Saule, la pédagogie est une seconde nature, partagée par leur fils et leurs deux filles, qui deviendront tous enseignants. À partir des années 1960, les Saule prennent part aux débuts de l'Œuvre éducative laïque de montagne (OELM) fondée par Henri Barrio dit « Coucou », instituteur et guide de haute-montagne, célèbre pour ses courses et premières pyrénéennes, notamment à Ansabère en vallée d'Aspe. La famille a adhéré avec enthousiasme à l'objectif de l'Œuvre qui était d'ouvrir la pratique de la montagne aux classes populaires. Des stages familiaux sont organisés, notamment en Haute-Vallée d'Aure. Sous la conduite de guides chevronnés, l'ascension des principaux sommets des Pyrénées centrales permet de découvrir la riche flore des hautes altitudes. Marcel Saule est le botaniste du groupe, toujours prompt à dessiner les plantes pour expliquer. Il photographie la flore et projette ses diapositives à l'occasion de soirées à l'OELM, à Pau ou encore Oloron. C'est sans doute dans cette ambiance qu'est née la première idée d'un ouvrage, pour les dessiner toutes, car il ressent l'expression du besoin d'un outil pour identifier la flore des Pyrénées.

En 1970, une autre amitié s'installe avec Pedro Montserrat, créateur de l'Herbier de Jaca il y a plus de 50 ans, lors d'une rencontre fortuite dans le massif d'Anie, avec Jean Fourcade, Claude Dendaletche et Luis Villar. Elle initie des travaux communs et conduit nos botanistes béarnais sur les pentes du versant sud et de ses piémonts. Enfin, dans les années 1980, la rencontre avec André Baudière, botaniste universitaire toulousain, plonge Marcel Saule dans l'étude de la flore des Pyrénées catalanes, les plus méditerranéennes, à l'occasion de semaines estivales où il campe avec sa famille à proximité de la Cabanasse, le havre d'été d'André Baudière.

Dans la préface de la première édition, Claude Dendaletche resitue l'œuvre de Marcel Saule dans l'histoire de la botanique pyrénéenne. Plus de quatre siècles nous séparent du premier ouvrage qui cita des plantes de ces montagnes, maints auteurs illustres se sont succédé et ont apporté leur pierre à l'édifice mais, écrivait Claude Dendaletche, « *aucun auteur n'eut l'audace d'envisager un travail détaillé, de longue haleine, sur l'ensemble de la chaîne. Le livre que nous avons entre les mains, s'inscrit magnifiquement dans cette belle et longue histoire et relève ce dernier défi. J'eus la chance extraordinaire d'en voir naître l'idée vers 1974, d'assister aux premières fondations, d'admirer les premiers dessins... et d'être effrayé par la somme de travail, de temps, de patience et de talent qu'il faudrait à Marcel Saule pour conduire l'œuvre à son terme.* ».



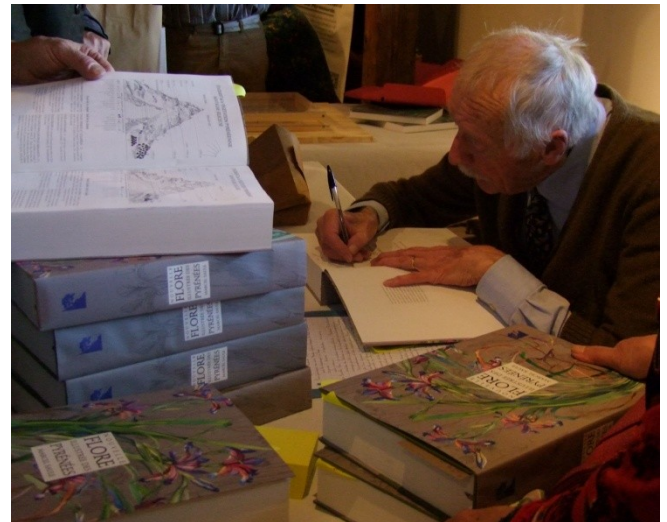
Avec la *Flora Pyrenaea* (1897) de Pietro Bubani, il faut citer les catalogues de l'abbé Soulié (1916), celui de l'abbé Coste (vers 1922) restés manuscrits, et la tentative non aboutie d'Henri Gaussen de flore des Pyrénées, qui se résume à une introduction (1933) suivie d'une première monographie sur le genre *Thalictrum* rédigée par Fernande Flous, et remplacée par la publication inachevée d'un catalogue-flore dans la revue *le Monde des Plantes*. Plus tard, les collègues espagnols publient magnifiquement la *Flora dels paisos catalans* (1984-2001) et la *Flora iberica*, un travail de longue haleine dont le premier volume sort en 1986. Pour le premier ouvrage, l'iconographie reprend celle de la *Flore de France* de l'abbé Coste, quant au deuxième, il donne à voir de très beaux dessins originaux mais toutes les espèces ne sont pas représentées. Rares en effet sont les travaux contemporains qui comprennent l'illustration de l'ensemble de la flore, plante entière. Pour la France métropolitaine, nous avons la *Flore de France* de l'abbé Coste (1900-1906), celle de Gaston Bonnier parue en fascicules à partir de 1912 et rééditée en 1990 en 5 volumes, originale par le procédé et la couleur, et plus récemment, mais restreinte aux forêts, les trois tomes de la *Flore forestière française* initiée par Jean-Claude Rameau, richement illustrée par Dominique Mansion (1987, 1993, 2008). Mais un tel programme pour les Pyrénées restait un serpent de mer dans les milieux spécialisés même si le sujet s'invitait dans tous les colloques de botanique pyrénéo-cantabriques depuis qu'André Baudière en avait ouvert le premier en 1986. Une collaboration entre toutes les institutions qui rassemblent, dans les trois pays, les informations sur la distribution de la flore vasculaire pyrénéenne a maintenant vu le jour, elle a produit un premier atlas en ligne, en cours d'amélioration, qui peut compléter utilement les informations chorologiques de la nouvelle flore des Pyrénées et de leur piémont.

L'ouvrage de Marcel Saule n'aurait pu paraître sans la volonté indéfectible de Marie Lauribe, editrice pyrénéiste, pierre angulaire des éditions du Pin à crochets, dont le travail exigeant et courageux nous impressionne à chaque nouvelle publication et marque l'édition pyrénéenne. Le lecteur pensera également à chaque page à Didier Sorbé, si tôt disparu, qui a mis son talent de photographe au service de la numérisation des planches, un travail lui aussi considérable et délicat : chaque dessin a été observé attentivement, en le comparant avec l'original, pour effacer les traits intempestifs produits par la numérisation du papier-calque. Mais il fallait distinguer ces traces malvenues des détails apportés par l'auteur lors du report sur calque, car Didier s'était vite aperçu que Marcel Saule affinait les dessins sur la base de ses notes et de sa mémoire.

Parmi les vers que Marcel Saule se plaît à citer, on retiendra encore ceux-ci de Victor Hugo, tirés de la *Tristesse d'Olympio* (1837),

*Dieu nous prête un moment les prés et les fontaines,  
Les grands bois frissonnants, les rocs profonds et sourds  
Et les cieus azurés et les lacs et les plaines,  
Pour y mettre nos cœurs, nos rêves, nos amours...*

La *Nouvelle flore illustrée des Pyrénées* est désormais entre nos mains, nous lui souhaitons la même destinée que la première édition, poursuivant l'œuvre pédagogique à laquelle Marcel Saule s'est consacré, nous émerveillant à chaque page et à chaque détour d'un sentier pyrénéen.



Séance de dédicace lors de la présentation de la *Nouvelle Flore*  
10 novembre 2018 © CBNPMP

#### Publications de Marcel Saule

La Société botanique de France avait décerné à Marcel Saule le prix Gandoger de phanérogamie 2018 lors de la parution de la *Nouvelle Flore des Pyrénées*. Il avait également reçu le prix du Livre pyrénéen 2019 « Spécial 10<sup>e</sup> édition » (Bagnères-de-Bigorre). Marcel Saule s'intéressait également à l'histoire et à l'archéologie, en particulier celle de sa cité d'adoption, Salies-de-Béarn, où il a cofondé le Musée du sel et des traditions béarnaises.

BAUDIERE A., FOURNOL P. & SAULE M., 1995. Considérations critiques sur les populations de *Salix lapponum* L. de la partie orientale de la chaîne pyrénéenne. *Le Monde des plantes*, 454 : 1-9.

ESCARPIT A. & SAULE M., 2002. *Visiter Salies-de-Béarn*. Illustrations de B. Cabrol & Guy-Marie Renié, Éditions Sud-Ouest, Bordeaux, 30 p.

FOURCADE, J. & SAULE M., 1972. La flore de l'Anie. *Bulletin de la Société des sciences, lettres et arts de Pau*, 7 : 169-184.

LABARTHE J. & SAULE M., 1993. *Visiter Salies-de-Béarn*. Illustrations de B. Cabrol, P. Moulin & Guy-Marie Renié, Éditions Sud-Ouest, Bordeaux, 32 p.

SAULE M. & BAUDIERE A., 2001. Le site du Malpas (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des plantes*, 472 : 23-24.

SAULE M. & GASCOUAT P., 1986. Deux nouvelles stations à *Adonis pyrenaica* DC. en vallée d'Aspe (Pyrénées-Atlantiques). *Actes du Colloque international de botanique pyrénéenne (La Cabanasse) 3-5 juillet 1986*, pp. 305-312.

SAULE M., LAZARE J.J. & DENDALETCHÉ C., 1983. La flore du massif du Roumendarès : l'étage montagnard des chaînons calcaires nord-pyrénéens. *Bulletin de la Société des sciences, lettres et arts de Pau*, 11 : 79-98.

SAULE M. & SAULE H., 2016. *Au temps des tiradous, la semaine d'un part-prenant*. Bande dessinée, illustrations de Marcel, Henriette et Hélène Saule. Les amis du Vieux-Salies, Salies-de-Béarn, 32 p.

SAULE M. & VILLAR L., 2002. Blanches floraisons des Pyrénées. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 3 : 27-39.

SAULE M. & VIVANT J., 1989. Sur la présence de *Juncus foliosus* Desf. dans les Landes méridionales. *Bulletin de la Société botanique de France. Lettres botaniques*, 136 (4-5) : 335-338.

SAULE M., 1990. Quelques plantes intéressantes de la zone frontière allant du massif du Visaurin au massif d'Anie (Pyrénées occidentales). *Actas del II Coloquio Internacional de Botánico Pirenaico-cantábrica, Jaca, juillet 1989, Botánico Pirenaico-cantábrica*, 5:191-198.

- SAULE M., 1991. *La grande Flore illustrée des Pyrénées*. Préface de C. DENDALETCHÉ, aquarelles de H. SAULE-SORBE, Milan, Toulouse, 765 p.
- SAULE M., 1994. Itinéraire botanique en vallée d'Aspe, le cirque de Lescun. *Pyrénées*, 178 (2) : 141-150.
- SAULE M., 1995. Itinéraire botanique en vallée d'Aspe, le cirque de Lescun (suite). *Pyrénées*, 182 : 125-132.
- SAULE M., 1995. Un botaniste français à la rencontre des botanistes espagnols au cours des campagnes napoléoniennes. [Léon DUFOUR], In : *Les naturalistes français en Amérique du sud. XVI<sup>e</sup>-XIX<sup>e</sup> siècle*, Actes du 118<sup>e</sup> congrès national des sociétés historiques et scientifiques, pp. 319-329.
- SAULE M., 1995. *x Gymnigritella suaveolens* Cam. en Capcir (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des plantes*, 454 : 10.
- SAULE M., 1996. Itinéraire botanique en vallée d'Aspe, le cirque de Lescun (suite et fin). *Pyrénées*, 187 : 235-243.
- SAULE M., 1996. La flore en Barétous. In : District de la vallée de Barétous, *Le Barétous*, Aquitaine Communication, Pau et Musée pyrénéen, Lourdes, pp. 19-34.
- SAULE M., 1999. Flore pyrénéenne originale. In : Lévy A. (dir.). *Le Dictionnaire des Pyrénées*. Privat, Toulouse. pp. 322-323 + 40 notices floristiques + schémas sur l'étagement de la végétation.
- SAULE M., 1999. Le Pin à crochets dans le paysage pyrénéen. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 1 : 5-9.
- SAULE M., 2002. *La grande Flore illustrée des Pyrénées*. Préface de C. Dendaletche, Milan & Rando éditions, Cahors, 730 p.
- SAULE M., 2004. Les remparts de Muro de Roda. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 5 : 49-53.
- SAULE M., 2005. Un ourson pleure sur la montagne. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 6 : 4-7.
- SAULE M., 2006. Présence des industries acheuléennes autour de Salies-de-Béarn (Pyrénées-Atlantiques). *Archéologie des Pyrénées occidentales et des Landes*, 25 : 7-10.
- SAULE M., 2008. Pèlerinage à Saint-Paul-des-Fonts en hommage au " curé des fleurs ". *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, 39 : 415-418.
- SAULE M., 2010. Notices bibliographique de : Pierre ALLORGE (1891-1944) [avec G. DUSSAUSOIS], Émile ANCIBURE (1842-1925), Jean BERGERET (1751-1813), Marcel BLANCHET (1815-1899), Antoni de BOLOS I VAYREDA (1889-1975), Oriol de BOLOS I CAPDEVILA (1924-2007), Roger DE BOUILLE (1819-1906), Joachim BURSER (1583-1639) [avec G. LARGIER], Jacques CAMBESSES (1799-1863), Creu CASAS I SICART (1913-2007), Ulysse DARRACQ (1798-1872), Jacques-Émile DOASSANS (1853-1908), Léon DUFOUR (1780-1865), Pierre DUPONT (1925-2017), Jean FOURCADE (1928-1973), Paul-Victor FOURNIER (1877-1964), Dominique Alexandre GODRON (1807-1880), Jean JALLU (1899-1979), Dominique LUIZET (1852-1930), Jean André MANESCAU (1791-1875), Marie MARTIGNON-CSERVIEWSKY (1888-1977), Jean-Baptiste NOULET (1802-1890), José PARDO SASTRON (1822-1909), Émile PRESTAT (1848-1930), Esprit REQUIEN (1788-1851), Bernard DE RETZ (1910-2004) [avec J.-J. AMIGO], Pierre-Salvador REXACH (1927-2008), Jules Adolphe RICHTER (1821-1910), David Ross (1810-1881), Justo Ruiz de Azua (1903-1980), Juan Ruiz Casaviella (1834-1897), Joseph SOULIE (1868-1930) [avec G. DUSSAUSOIS], Hubert Félix SOYER-WILLEMET (1791-1867), Jean VIVANT (1923-2010) [avec G. LARGIER], George WALKER-ARNOTT (1799 -1868) [avec A. BAUDIERE et J.-J. AMIGO], Heinrich WILLKOMM (1821-1895) [avec J.-J. AMIGO], Juan GIMENEZ [XIMENEZ] GIL (XV<sup>e</sup>-XVI<sup>e</sup> Siècle) & Johann Emanuele ZETTERSTEDT (1828-1880). In : SAULE-SORBE H. & LARGIER G. (coord.). *Les Botanistes de la flore pyrénéenne. Les Feuilles du Pin à crochets*, 9, 311 p.
- SAULE M., 2017. Le rayonnement transpyrénéen du professeur Pedro Montserrat. *Pirineos*, 172, im004.
- SAULE M., 2018. *Nouvelle Flore illustrée des Pyrénées*. Préface de G. LARGIER, aquarelles de H. SAULE-SORBE, Éditions du Pin à crochets, Pau, 1380 p, 530 pl.
- SAULE M. (dir.), 2020. *François Saule. Du Puy d'Issolud au Tomorós, souvenirs d'un jeune poilu*. Edité par Marcel Saule, Presses d'Escourbiac, Graulhet, 88 p.
- SAULE-SORBE H. & SAULE M., 1999. *Les Pyrénées du comte Roger de Bouillé*. Éditions du Pin à crochets, Pau, 2 vol., 72 p., 68 p.
- SAULE-SORBE H. & SAULE M., 2018. Préface. In : Martignon A., *Montagne*. Le Festin, Bordeaux, collection Les Paysages, 177 p.
- SAULE-SORBE H., LAGASQUIE J.J., MARTINEZ DE PISON E., POEYDOMENGE H., LAVIGNE E., VOINCHET J., DUGENE J.P., MASSOURE J.L., LABOURIE J.F., SAULE M., CARBO E., SALVAIL R., RAVIER C. & DARMAGNAC, P., 2004. Pyrénées, hommes et pierres. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 5, 87 p.
- VERDENAL J. & SAULE M., 2001. Une promenade botanique, sur la route de Laruns aux Eaux-Bonnes. *Pyrénées*, 207 (3) : 263-272.
- VILLAR L., GÓMEZ GARCÍA D. & SAULE M., 1988. Lista ilustrada de los taxa descritos por el profesor Montserrat o que le han sido dedicados. In : *Homenaje a Pedro Montserrat*, pp. 37-68.
- VIVANT J., PIERRE A. & SAULE M., 1998. Quelques plantes ornementales naturalisées sur le piémont pyrénéen béarnais, bilan et perspectives. *Journal de Botanique de la Société botanique de France*, 5 : 97-103.

#### Publications illustrées par Marcel Saule

- BAUDIERE A., 2001. Session extraordinaire en juillet 2000 dans la partie orientale des Pyrénées. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, 32 : 419-434.
- CAMOUGRAND P., 1979. *Salies-de-Béarn au temps des Piquetalos*. Edité par l'auteur, Salies-de-Béarn, 127 p.
- DENDALETCHÉ C., 1973-1974. *Guide du naturaliste dans les Pyrénées Occidentales*. Delachaux et Niestlé, Paris, 2 vol. 348 & 429 p.
- DENDALETCHÉ C., 1988. *Flore sauvage des Pyrénées*. Éditions Loubatières, Portet-sur-Garonne, 32 p.
- DENDALETCHÉ C., 1997. *Guide du naturaliste dans les Pyrénées : la vie sauvage et celle des hommes en montagne*. Delachaux & Niestlé, Lausanne, 335 p.
- GARRETA R. & MORISSON B., 2007. Pyrénéens, habitat et végétal. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 8, 95 p.
- GESLOT A., VILLAR L. & PALMA, B., 1990. Chorologie des campanules pyrénéennes de la sous-section *Heterophylla* (Wit.) Fed. In : *Actas del II Coloquio Internacional de Botánico Pirenaico-cantábrica*, pp. 137-159.
- LAIGNEAU F., 2019 - *Découvrir la flore des Pyrénées : 400 espèces dans leur milieu*. Rando éditions / Éditions Glénat, Grenoble, 478 p.
- LAZARE J.-J., 1998. Actes du III<sup>e</sup> colloque international de botanique pyrénéo-cantabrique. Biarritz, 17-19 septembre 1992. *Le Journal de botanique de la Société botanique de France*, 5, 192 p.
- SAULE-SORBE H. & LARGIER G. (coord.), 2010. Les Botanistes de la flore pyrénéenne. Préface de G.G. AYMONIN. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 9, 311 p.
- SAULE-SORBE H., BAUDEAN D. & LAURIBE M. (coord.), 2002. Blancs pyrénéens. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 3, 87 p.
- SAULE-SORBE H., CANTEGREL R., BAUDEAN D. & LAURIBE M. (coord.), 1999. Le pin à crochets. *Les Feuilles du Pin à crochets*, 1, 95 p.
- TANGUY LE GAC J., 1975. *Pyrénées vivantes*. Avec le concours de J.C. ALBERNY, C. BERDUCOU, M. CABIDOCHÉ, C. DENDALETCHÉ, B. HOURCADE, J.Y. MERLE, H. NAVARRE, J.F. ET M. TERRASSE, H. VENANT, dessins de P. PETIT, M. SAULE et de l'auteur, Éd. SAEP, Colmar-Ingersheim, 209 p.
- VILLAR L., PALACÍN LATORRE J.M., CALVO EITO C., GÓMEZ GARCÍA D. & MONTSERRAT MARTI G., 1987. *Plantas medicinales del Pirineo Aragonés y semas tierra oscenses*. CSIC - Instituto Pirenaico de



Ecología (IPE), Jaca & Exema, Disputacion Provincial de Huesca, Huesca, 291 p.

VILLAR L., SESÉ J.A. & FERRANDEZ J.V., 1997-2001. *Atlas de la Flora del Pirineo Aragonès*. Consejo de protección de la naturaleza de Aragon & Instituto de estudios altoaragoneses, Huesca, 2 vol., 648 & 790 p.

#### A propos de Marcel Saule

BELHACENE L., 2007. Un week-end avec Marcel Saule : deux balades botaniques inoubliables. *Isatis*, 7 : 157-161.

DENDALETCHÉ C., 1991. Préface. In : Saule M., *La grande Flore illustrée des Pyrénées*. Milan, Toulouse, pp. 4-5.

DENDALETCHÉ C., 2019. Nouvelle Flore illustrée des Pyrénées, Marcel Saule, 2018. *Bulletin pyrénéen*, 277 : 16-26.

LARGIER G., 2013. Marcel Saule, dessinateur de fleurs. *Le Festin*, 83 : 28-31.

LARGIER G., 2018. Préface. In : Saule M., *Nouvelle Flore illustrée des Pyrénées*. Éditions du Pin à crochets, Pau, pp. 4-7.

LARGIER G. & VILLAR L., 2019. Éloge à Marcel Saule à l'occasion de la remise du prix Gandoger de Phanérogamie 2018. *Journal de botanique de la Société botanique de France*, 87 : 11.

LETURCQ E., 2009. Marcel Saule : cinquante ans au chevet de la flore. *Pyrénées Magazine*, 126 : 6-7.

VILLAR L., 2019. La Nouvelle Flore illustrée de Marcel Saule. *Pyrénées, Bulletin pyrénéen*, 277 : 4-15.

#### Références citées dans la préface, non mentionnées précédemment

BEAUVILLARD H.A., 1931-1932. *Le médecin des pauvres et les 2 000 recettes utiles*. Féron et Beauvillard, Paris, 317 p.

Bolòs i Capdevila O. de. & J. Vigo i Bonada J., 1984-2001. *Flora dels Països Catalans*. Barcino, Barcelona, 4 vol., 736, 921, 1230 & 749 p.

BONNIER G. & DOUIN R., 1990. *La grande Flore en couleurs de Gaston Bonnier. France, Suisse, Belgique et pays voisins*. ill. par Julie POINSOT ; nomenclature moderne et index réalisés par Raoul PALESE et David AESCHIMANN, Rééd. Belin, Paris, 3 t. en 5 vol. (XXXV-729 p. de pl. en coul.) ([57]-1401 p.) (XV-191 p.)

BUBANI P., 1897-1902. *Flora pyrenaea per ordines naturales gradatim digesta*. Ulricus Hoelpius, Milan, 4 vol., 551, 718, 431 & 446 p.

CASTROVIEJO S. (coord. gen.), (1986-2020). *Flora iberica: Plantas vasculares de la península Ibérica e Isla Baleares*, Ed. Real Jard. Bot. (CSIC), Madrid, 21 vol.

CBNPMP (coord.), CBNMED, IBB-CSIC, CMCNB, UB, IPE-CSIC, Aranzadi, ARI & Bazzania, 2019. *Atlas de la flore des Pyrénées (flore vasculaire et bryophytes)*. Projet européen INTERREG FLORAPYR EFA 100-15, en ligne : <http://www.atlasflorapyrenaea.eu/>

COSTE H., 1900-1906. *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Paul Klincksieck, Paris, 3 vol., 416, 627 & 807 p.

FLOUS F. & GAUSSEN H., 1933. Flore des Pyrénées. Genre *Thalictrum*. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 65 : 49-119.

FRANCE A., 1915. *Filles et garçons. Scènes de la ville et des champs*. Illustrations de M.B. de Monvel, Hachette, Paris, 25 p.

GAUSSEN H., 1933. Flore des Pyrénées. Introduction. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 65 : 27-48.

HUGO V., 1837. Tristesse d'Olympio. In : *Les rayons et les ombres*. Ch. Gruaz, Genève, pp. 127-155.

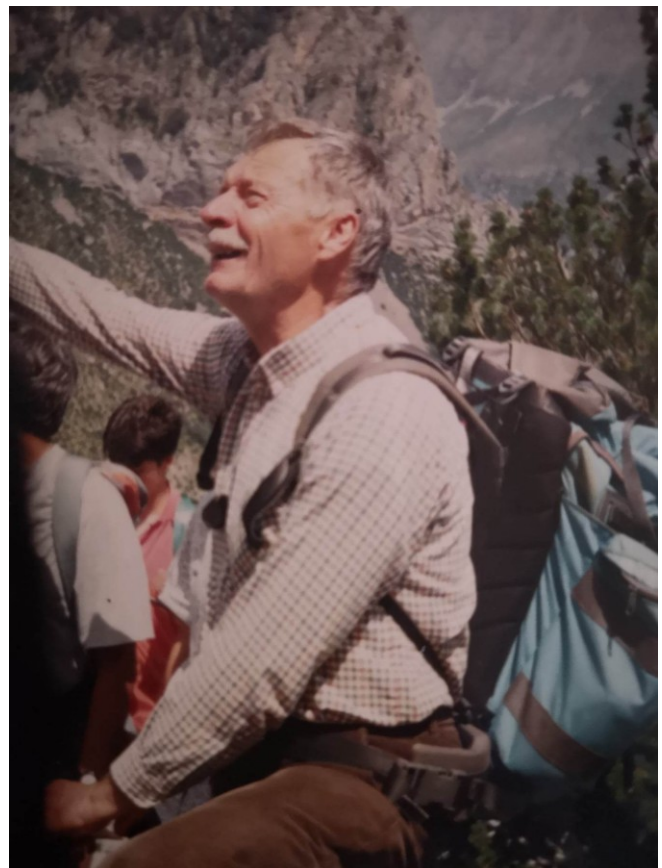
KOSCH A., 1938. *Quelle est donc cette fleur ?* Fernand Nathan, Paris, 133 p.

RAMEAU J.C. (coord.), 1989-2008. *Flore forestière française : guide écologique illustré*. Dessins de D. MANSION, Institut pour le développement forestier, Paris, 3 vol., 1785, 2421 & 2426 pp.

**Citation de l'article :** LARGIER G., 2023. Marcel Saule (1929-2022). *Le Monde des plantes*, 520 [2016] : 3-10.



Avec Jean Vivant au Moule de Jaout (64) © Fonds Vivant



© Collection Famille Saule





De gauche à droite et de haut en bas, Marcel Saule enfant ; jeune homme après une partie de pêche, une de ses autres passions ; avec son épouse Henriette ; en montagne, avec un de ses petits enfants et avec l'une de ses filles (Hélène) ; portrait © Collection Famille Saule.

## LA QUESTION DU POLYMORPHISME CHEZ LE PIN A CROCHETS DANS LES PYRÉNÉES.

1. VARIABILITÉ ECOGÉOGRAPHIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE *PINUS UNcinATA*

par Renaud CANTEGREL

337 camin Salièr, F-64000 Pau, renaudcantegrel@orange.fr

À Marcel Saule, dont l'œuvre floribonde magnifie le Pin à crochets, « seigneur pyrénéen des hautes altitudes ».

**Résumé :** Au cours du siècle écoulé différents auteurs s'attachèrent à affiner la diagnose de *Pinus uncinata* effectuée par Ramond dans les Pyrénées. Le présent article synthétise les principales études biométriques entreprises au cours des dernières décennies afin de dégager les tendances guidant la variabilité morphologique du Pin à crochets dans ce massif situé en limite occidentale de son aire de répartition.

**Mots clés :** *Pinus uncinata*, populations, Pyrénées, biométrie, aiguilles, cônes, morphologie, stabilité, fiabilité

Depuis sa découverte par Ramond à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle dans les Pyrénées, bien des chercheurs s'intéressent à la variété des formes rencontrées au sein de l'espèce *Pinus uncinata* Ramond ex DC., seul conifère arborescent balisant la timberline dans ces montagnes. Coupant court aux tendances à la multiplication chez cet arbre de taxons infraspécifiques, des auteurs célèbres tels Gaussen et Hickel montrent dès les années 1920 que les formes buissonneuses trouvées ici ou là ne doivent leur port rabougri qu'aux conditions de "vie misérable que la neige, le vent, le bétail et l'homme imposent à cet arbre" (Gaussen, 1923). Vu la

monospécificité naturelle du Pin de montagne aux Pyrénées, on ne peut en effet invoquer quelque échange de gènes avec le Pin mugo (*Pinus mugo* Turra = *Pinus mugus* Scop.), son proche congénère rampant, pour expliquer l'éventail des morphotypes rencontrés chez le Pin à crochets, mis à part un faible taux d'hybridation avec le Pin sylvestre.

Pour autant, au-delà des écomorphoses les plus courantes du Pin à crochets (frutescence, pluricaulie, déformations éoliennes du houppier, bois à fil tors, ...), la connaissance biologique fine de ce conifère implique de sonder sa diversité écopécologique. Aussi, au fil des dernières décennies, variabilité morphologique et diversité génétique suscitent un fort intérêt et de nouvelles publications scientifiques dédiées à *Pinus uncinata*. On se propose d'en synthétiser ici les résultats majeurs acquis sur la base d'un échantillonnage de populations naturelles distribuées sur une partie ou sur l'ensemble de l'aire pyrénéenne du Pin à crochets (figure 1).

Ce premier article compile les connaissances morphologiques du Pin à crochets acquises dans la diversité des massifs pyrénéens.

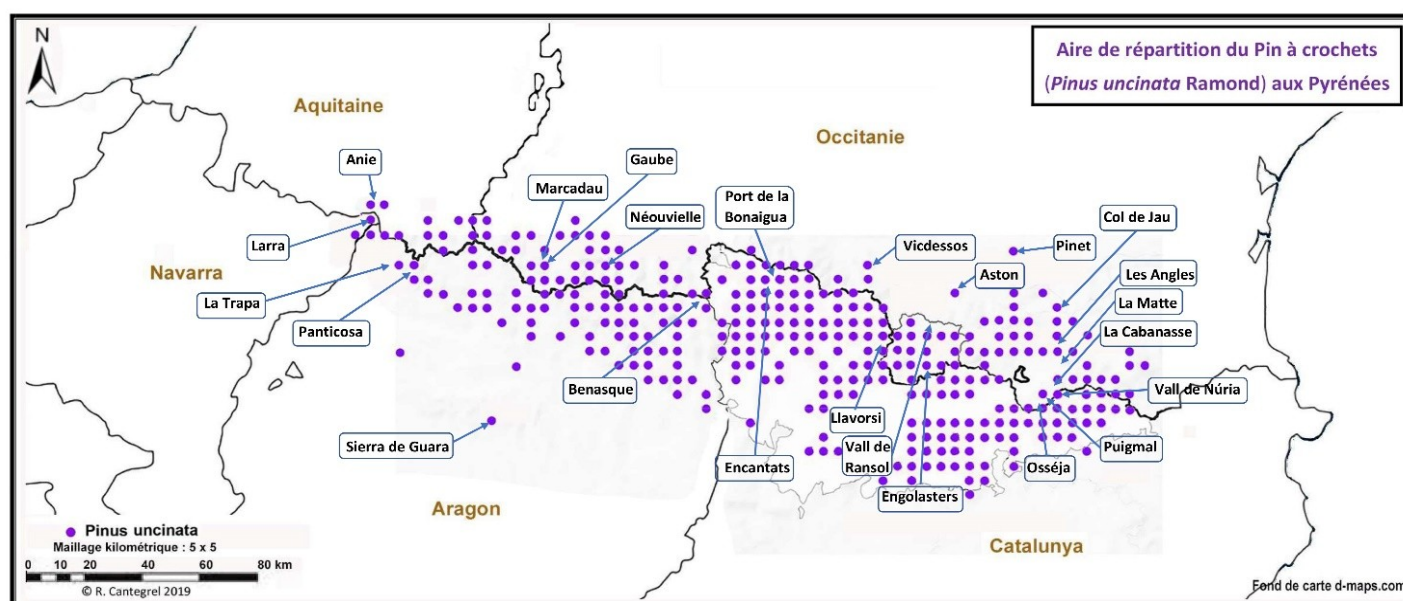


Figure 1 : Localisation des populations de *Pinus uncinata* dans les principaux massifs prospectés aux Pyrénées

Historiquement, poursuivant l'impressionnante œuvre botanique et biogéographique élaborée par Henri Gaussen<sup>1</sup> dès les années 1920, l'analyse des traits morphologiques commence chez le Pin à crochets des Pyrénées par les attributs végétatifs (plantule, aiguille). Ainsi les travaux du laboratoire forestier de Toulouse concernent-ils essentiellement les caractères anatomiques des pseudophylles, étudiés dans les années 1930 par Fernande

Flous pour différencier Pin sylvestre, Pin à crochets et leur hybride pyrénéen alors récemment découvert par Joseph Bouget.

Un peu plus tardivement débute l'examen minutieux des organes génératifs (pollen, cône, graine). Le pionnier en la matière demeure le forestier roumain Nicolae Tanasescu qui en 1939 publie une intéressante *Étude biométrique sur les cônes du Pin à crochets* en France. En ce qui concerne la palynologie, il faut attendre 1962 avec la *Diagnose des pollens de Pinus sylvestris et Pinus uncinata des Pyrénées* due au chercheur turc Burhan Aytug.

À la suite de ces précurseurs, les études biométriques

<sup>1</sup> « L'étude du Pin à crochets m'a intéressé depuis longtemps et vers 1920 je voulais en faire mon sujet de thèse. » (Gaussen, in litteris 1978).



prennent au tournant des années 1980, sous l'impulsion des forestiers, une orientation nettement statistique visant à sécuriser les résultats quantitatifs et la signification des discontinuités observées, d'abord à des fins biosystématiques.

On se contente ici de passer en revue les principales avancées obtenues depuis lors.

### Les traits observés sur l'aiguille : quelle fiabilité ?

#### Liaison et stabilité des caractères morphologiques d'aiguille

Les caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles se trouvent fréquemment considérés chez le genre *Pinus* dans la perspective d'illustrer leur variabilité intraspécifique et de détecter d'éventuels hiatus entre populations.

Généralement les auteurs analysent une dizaine de caractères quantifiés sous forme de variables continues (dimensions, densité de stomates) ou discrètes (nombre de lignes stomatiques ou de denticules sur les arêtes), ainsi que des ratios combinant les mesures précédentes.

En face d'une telle approche morphologique, deux questions majeures viennent d'emblée à l'esprit :

Les variables observées sont-elles corrélées entre elles ? Autrement formulée, n'existe-t-il pas des redondances entre les divers caractères mesurés ?

Les mesures caractérisant l'aiguille se révèlent-elles stables dans un contexte environnemental hétérogène et changeant (selon la position *in situ* des arbres échantillons, suivant les années de végétation, etc.) ?

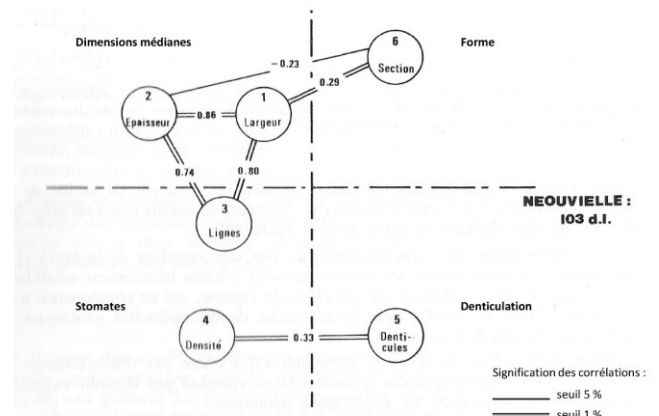
La figure 2, construite d'après les corrélations phénotypiques<sup>2</sup> apporte la réponse à la première question chez *Pinus uncinata* en conditions naturelles (massif du Néouvielle), grâce à la mise en évidence des traits suivants (Cantegrel, 1983) :

- une forte liaison entre critères dimensionnels,
- des corrélations positives (et logiques !) entre dimensions transversales de l'aiguille et nombre de lignes stomatiques,
- l'indépendance de ces critères avec les densités de stomates (figure 3) et de denticules sur l'arête de l'aiguille, ces deux caractères demeurant très faiblement corrélés.

L'analyse de covariance permet ainsi de révéler les *redondances dans l'appréciation de la variation*, de telle sorte qu'on pourrait se contenter de *mesurer simplement 3 caractères sur les aiguilles*, chacun choisi au sein des 3 groupes quasi-indépendants (dimensions-lignes de stomates, densité stomatique et denticulation).

En ce qui concerne la 2<sup>e</sup> question, à savoir l'écostabilité douteuse des caractères, on montre dans le même massif du Néouvielle un effet non négligeable de l'altitude sur la morphologie des aiguilles (Cantegrel, 1983) :

- la longueur des pseudophylles diminue avec l'altitude ( $r = -0,722^{**}$ )<sup>3</sup>,
- le nombre de lignes stomatiques croît tendanciellement vers les sommets ( $r = 0,429^{**}$ ).



**Figure 2 :** Graphe des corrélations phénotypiques entre caractères d'aiguille au sein de la population du Néouvielle (Cantegrel, 1983).



**Figure 3 :** Sur les aiguilles de *Pinus uncinata* la densité de stomates est un caractère très discriminant entre populations pyrénéennes. Noter les alignements stomatiques (ponctuations blanches) de l'épiderme des pseudophylles. (Photo M.F. Cantegrel).

<sup>2</sup> Les données sont extraites d'un travail de thèse soutenue en 1982 à l'Université de Pau et des Pays de l'Adour et publié en 1983 dans la revue *Acta biologica montana* (voir réf. bibliographiques *in fine*).

<sup>3</sup> Par convention ainsi s'exprime la signification des tests statistiques : \*\* seuil de probabilité  $p = 0,01$ , \* seuil de probabilité  $p = 0,05$ .



| Traits de l'aiguille                        | Paramètres populationnels |          |      | ANOVA           |                             |
|---------------------------------------------|---------------------------|----------|------|-----------------|-----------------------------|
|                                             | Moyenne                   | Variance | CV   | F 34 et 70 d.l. | H <sup>2</sup> répétabilité |
| 1.largeur                                   | 1.62 mm                   | 0.049    | 14 % | 8.82**          | 0.72                        |
| 2.épaisseur                                 | 0.91 mm                   | 0.014    | 13 % | 5.46**          | 0.60                        |
| 3.linéation (nb lignes stomates face plane) | 8.12 lignes               | 2.940    | 21 % | 9.87**          | 0.75                        |
| 4.ponctuation linéique (nb stomates/mm)     | 8.83 st./mm               | 1.018    | 11 % | 3.77**          | 0.48                        |
| 5.denticulation (nb denticules/mm d'arête)  | 3.79 denticules           | 0.824    | 24 % | 2.43**          | 0.32                        |
| 6.forme de la section ([1]/[2])             | 1.78                      | 0.015    | 7 %  | 1.72*           | 0.19                        |
| 7.ponctuation millimétrique ([3] X [4])     | 71.80 stomates            | 297.0    | 24 % | 10.97**         | 0.77                        |
| 8.ponctuation surfacique ([3] X [4])/[1]    | 44.09 st./mm <sup>2</sup> | 64.12    | 18 % | 7.38**          | 0.68                        |

**Tableau 1 :** Paramètres statistiques testant la fiabilité des caractères de l'aiguille analysés, au massif du Néouvielle (Cantegrel, 1983). CV : coefficient de variation des observations (rapport de l'écart type à la moyenne) ; ANOVA : en anglais, abréviation d'*analyse de variance* ; F : le test de Fisher compare le rapport  $F = S^2_{\text{inter}}/S^2_{\text{intra}}$  du carré moyen inter- au carré moyen intra-arbres avec les seuils tabulés par Snedecor (d.l. = degrés de liberté) ; H<sup>2</sup> : la répétabilité d'un caractère s'évalue par le rapport de la variance inter-arbres à la variance totale (somme des variances inter- et intra-arbres). On estime que *la répétabilité d'un caractère quantitatif représente la limite supérieure de l'héritabilité au sens large*, ce terme de biostatistique désignant le rapport de la variance génotypique à la variance phénotypique du caractère concerné.  $H^2 = S^2_{\text{inter}} / (S^2_{\text{intra}} + S^2_{\text{inter}})$ .

Quant à l'effet "année de croissance", le résultat des investigations menées en 1999, 2000 et 2003 dans une population andorrane de Pin à crochets (vallée de Ransol) reste sans appel (Boratyńska & Muchewicz, 2006) :

- les traits dimensionnels de l'aiguille sont sous influence des températures et précipitations de l'année de croissance,
- les nombres de stomates et de rangs stomatiques, ainsi que le nombre de canaux résinifères, semblent déterminés par le régime ombrothermique de l'année d'initiation de l'aiguille,
- seule la distance entre les faisceaux criblo-vasculaires de l'aiguille<sup>4</sup> reste non influencée par les facteurs climatiques des 3 années de référence.

Cette dépendance pousse à une prudence indispensable dans la confrontation de caractères labiles avec ceux de populations n'ayant pas subi des conditions climatiques semblables, *a fortiori* lorsque les massifs échantillonnés sont géographiquement éloignés. *Sans un choix rigoureux des traits analysés, les variations intra- et inter-populations risquent en effet de refléter avant tout l'impact dû aux fluctuations locales ou régionales des conditions environnementales.*

#### Variance des caractères de l'aiguille au sein de la population

Une autre source de "bruit" affecte l'interprétation de la dispersion des caractères morphologiques. Elle peut s'apprécier grâce à l'analyse de variance sous plusieurs facteurs pertinents, par exemple au niveau de la population (variance inter-arbres) par rapport au niveau individuel (variance résiduelle ou intra-arbres). L'exemple des paramètres biostatistiques calculés en Néouvielle montre que le test F reste très significatif (tableau 1). Il indique une

bonne stabilité des traits de l'aiguille sur l'arbre-échantillon, la grosse majorité de la variance s'expliquant par l'hétérogénéité pour ces caractères des arbres échantillons au sein de la population. Cet indicateur peut se trouver conforté par le calcul de *la répétabilité* de chaque critère quantitatif (voir tableau 1), indice variant potentiellement entre 0 (toute la variance est individuelle) et 1 (toute la variance est populationnelle).

*Ainsi, au surplus du test F de Fisher-Snedecor, l'estimation de la répétabilité H<sup>2</sup> autorise-t-elle un filtre complémentaire des caractères se révélant instables au niveau individuel.*

Le choix définitif des caractères à analyser dans une perspective biosystématique nécessiterait en outre une analyse de variance intégrant un facteur supplémentaire, le niveau spécifique par exemple, afin d'évaluer la part de variation géographique entre populations au sein de l'espèce, avec les précautions suggérées au paragraphe précédent, à savoir l'élimination des caractères redondants et de ceux qui ne manifestent pas une bonne écostabilité.

Force est de constater que la rigueur consistant à faire usage du protocole opératoire ici ébauché demeure peu évidente dans certaines publications biométriques modernes...

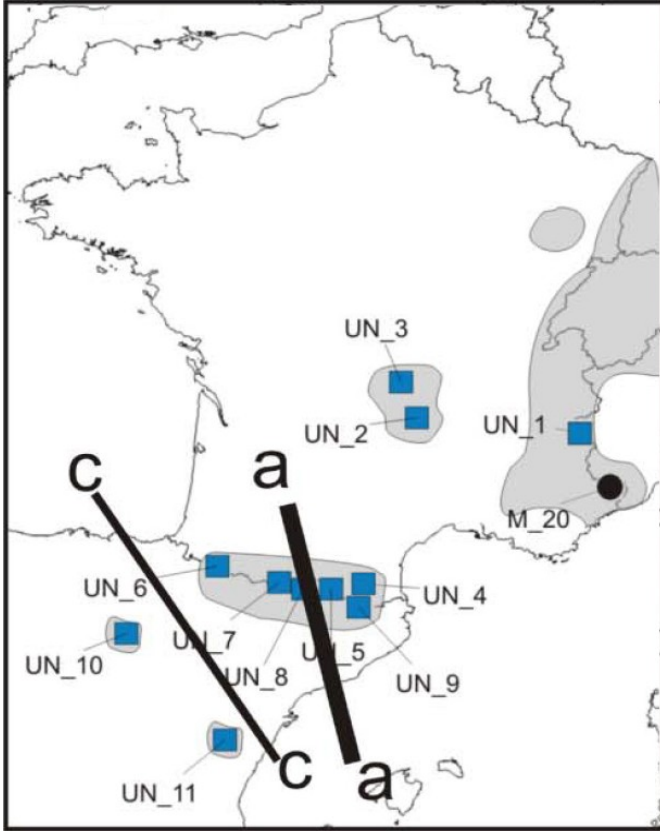
#### Différenciation géographique des populations de Pin à crochets

Dans une récente étude de la variation géographique des caractères d'aiguille portant sur l'ensemble du complexe des Pins de montagne, une équipe de chercheurs polonais prend soin d'éliminer les critères les plus redondants, en réalité ceux dont le coefficient de corrélation  $|r| > 0,95$  (Boratyńska *et al.*, 2015). Autrement dit une valeur tellement élevée en valeur absolue qu'on ne la rencontre jamais dans les analyses biostatistiques courantes ! Une fois encore, les auteurs démontrent dans la suite de leur analyse que le nombre de stomates possède les plus faibles corrélations significatives avec les autres traits de l'aiguille.

Quant à la structuration de la variabilité géographique de *Pinus uncinata*, les barrières construites à partir de l'analyse discriminante (figure 4 : exemple d'après les distances de

<sup>4</sup> D'autres traits anatomiques de l'aiguille montrent de faibles différences entre 5 populations des Pyrénées centrales et orientales (Boratyńska & Bobowicz, 2000, 2001), tandis que la fréquence des types de cellules du sclérenchyme ne se révèle efficace que pour la différenciation de taxons spécifiques ou subsécifiques au sein des Pins sauvages (Boratyńska & Boratyński, 2007).

Mahalonobis) se révèlent plus marquantes entre ses propres populations qu'entre populations appartenant à des taxons différents du complexe spécifique (Boratyńska *et al.*, 2015). S'individualisent notamment les provenances ibériques des sierras de Gúdar et Cebollera. Mais surtout dans les Pyrénées *une large différence morphologique des pseudophylles se fait jour entre le Pin à crochets de l'orient pyrénéen et le reste de la chaîne* (figure 4, barrière a).



**Figure 4 :** Structure géographique des populations d'après les traits de l'aiguille analysés chez *Pinus uncinata*. Une barrière morphologique apparaît entre Pyrénées (C—C) et monts Ibériques, et, plus robuste encore, une autre (a—a) séparant l'orient pyrénéen. (extrait de Boratyńska & *al.*, 2015). Localisation des populations échantillonnées : Alpes occidentales : UN\_1 : Clavière (mont Chaberton), M\_20 : Alpes maritimes (*Pinus mugo* Turra) ; Massif central : UN\_2 : Margeride, UN\_3 : col de la Croix-Morand ; Pyrénées : UN\_4 : col de Jau (Madres), UN\_5 : Engolasters (Andorra), UN\_6 : Belagua (Larra), UN\_7 : la Trapa (massif de Collarada), UN\_8 : port de la Bonaigua, UN\_9 : vall de Núria ; monts Ibériques : UN\_10 : Cebollera, UN\_11 : Gúdar.

Cette distinction, par ailleurs, conforte-t-elle l'observation ancienne relayée par Guinier qui autrefois envisageait de nommer *Pinus uncinata* var. *longifolia* une "race" de Pin à crochets à aiguilles longues découverte dans la forêt de Mérens (Haute Ariège) ? Je livre ici (figure 5) le diagnostic<sup>5</sup> d'Ernest Guinier publié en 1900 dans la rubrique *Chronique forestière* de la *Revue des Eaux et Forêts*.

Quoi qu'il en soit nos auteurs polonais ne font dans leur vaste étude aucune allusion à l'instabilité interannuelle des caractères de l'aiguille, pourtant illustrée de manière fort

convaincante peu d'années auparavant par leurs compatriotes (Boratyńska & Muchewicz, 2006). La publication de ces confrères ne figure pas même dans leurs références bibliographiques !

Cette race, bien connue, paraît-il, des bûcherons des forêts de l'Andorre, se distingue par les caractères ci-après rapportés au type local des Pyrénées :

*Aiguilles longues, d'une teinte vert glauque ;  
Crochets (écussons) du cône très développés même à la partie supérieure où ils s'étalent horizontalement au lieu d'être rabattus ; ombilic terminé par un mucron très aigu ;  
Ecorce peu gercurée, parfois presque lisse ;  
Ramification à peine régulière : cime souvent diffuse et arrondie dès un certain âge ;  
Rameaux cassants ;  
Bois très rouge, peu liant, éclatant sous l'outil.*

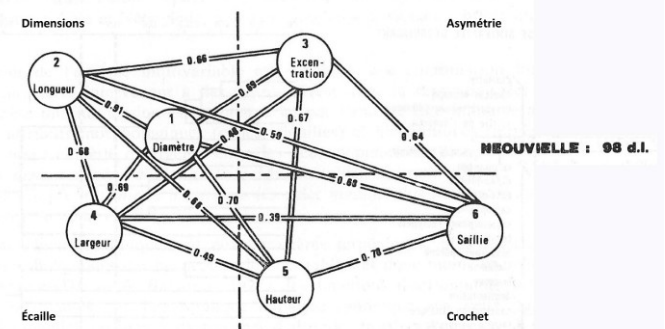
**Figure 5 :** Diagnostic d'une variante à longues aiguilles de *Pinus uncinata* en Haute-Ariège selon Guinier (1900 : 475)

### Le fort pouvoir discriminant des caractéristiques du cône

#### Des liens étroits entre tous les caractères quantitatifs

À la différence de l'aiguille, tous les critères mesurés sur le cône du Pin à crochets apparaissent fortement liés entre eux (figure 6). On en retient :

- la liaison des dimensions et de l'asymétrie du cône avec les caractéristiques de l'écusson ;
- la valeur positive de ces corrélations : les cônes les plus gros présentent aussi les crochets les mieux développés.



**Figure 6 :** Graphe des corrélations phénotypiques entre caractères de cône au sein de la population du Néouvielle (Cantegrel, 1983).

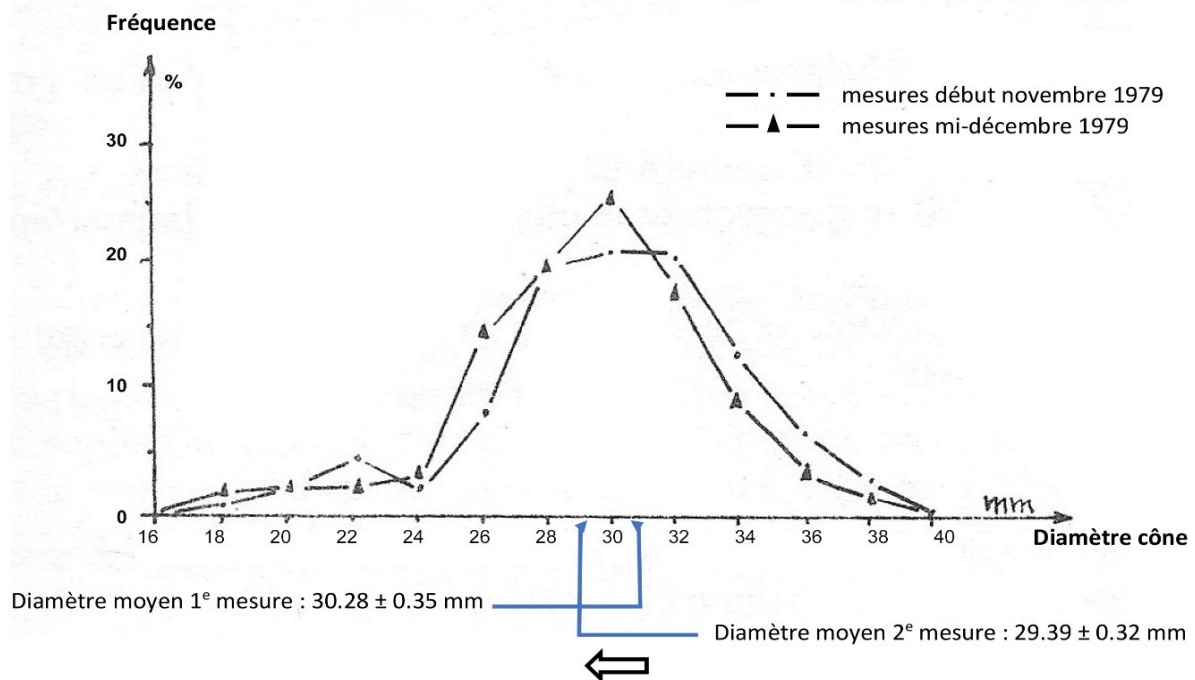
#### Homogénéité individuelle et stabilité des caractères du cône

Comme précédemment, tous les tests F de l'ANOVA, analyse non reproduite ici, se révèlent très significatifs, propriété qui indique *une forte homogénéité du cône au niveau individuel, plus marquée encore que celle des caractères d'aiguille*.

Mais qu'en est-il de la stabilité temporelle de ces critères ?

Une répétition exécutée sur la taille de 125 cônes collectés fin 1979 au massif des Encantats permet d'évaluer le décalage dimensionnel résultant du délai d'observation après récolte des fructifications matures (Cantegrel 1980). À cette fin on effectue deux séries de mesure du diamètre à près d'un mois et demi d'intervalle sur le même échantillon. Le résultat s'illustre sur la figure 7 par un glissement du polygone fréquentiel vers des dimensions plus faibles, révélant une rétraction non négligeable des cônes causée par

<sup>5</sup> Selon Bartoli et Geny (2008) : « Il est absolument évident (*sic*) que Guinier décrit une population de pins introgressés entre pins sylvestres et pins à crochets. »



**Figure 7** : Variation temporelle de la distribution diamétrale des cônes intra-population suivant leur dessiccation (Cantegrel, 1980) : rétraction de la grosseur moyenne des cônes au massif des Encantats, proche d'1 mm de diamètre en 1,5 mois.

la dessiccation des tissus ligneux. Le diamètre moyen perd ainsi près d'un millimètre, écart certes non significatif au seuil de 5 %, mais qui le devient à la probabilité de 7 %. Un biométricien non averti pourrait conclure que les deux séries de mesures proviennent vraisemblablement de lots de cônes prélevés dans deux populations géographiquement peu éloignées, mais bien distinctes !

Cette instabilité dimensionnelle du cône mature, mise en évidence il y a maintenant 40 ans, semble encore largement ignorée dans les travaux biométriques récents. Témoin l'étude menée par Katarzyna Marcysiak sur la variabilité des caractères du cône entre 6 populations pyrénéennes (Marcysiak, 2004). En effet, l'auteur prend une dizaine de mesures sur des cônes préalablement trempés dans l'eau afin d'éviter leur déhiscence : "The cones were soaked to get them closed for measurements in that condition" (Marcysiak, 2004 : 44) ! Ce mode opératoire possède effectivement l'avantage de faciliter les mesures relatives des diverses populations, mais nullement de fournir des dimensions absolues autorisant les comparaisons avec d'autres séries numériques. Le biais issu de mensurations déterminées sur un organe saturé d'humidité concerne au plus au point le diamètre du cône, quand on remarque la faculté des fructifications ligneuses à la déhiscence ou à la fermeture en fonction des conditions hygrothermiques régnant *in situ* à la fin de l'automne.

Enfin, contrairement aux caractères d'aiguille, on ne détecte chez les Pins de montagne aucune variation significative du cône ni avec le port de l'arbre (Tanasescu, 1939), ni avec les paramètres stationnels (Cantegrel, 1983).

#### Variabilité géographique de *Pinus uncinata* selon la taille du cône

Katarzyna Marcysiak donne 51,0 mm pour la longueur moyenne du cône chez le Pin à crochets des Pyrénées (Marcysiak 2004), dimension qui se révèle nettement supérieure aux données antérieures (Tanasescu, 1939 ; Cantegrel, 1983). Outre le biais signalé au paragraphe

précédent, qui concerne bien davantage le diamètre que la longueur, cette surestimation manifeste résulte sûrement du choix des provenances exclusivement échantillonnées dans la moitié orientale des Pyrénées (de Benasque au col de Jau<sup>6</sup>). Les populations occidentales, de même que les provenances marginales avec leurs cônes de faibles dimensions (massif karstique d'Anie, tourbière du Pinet), ne sont donc pas prises en compte dans cette étude qui apparaît en réalité loin de représenter l'ensemble des Pyrénées.

Les données disponibles relatives à la morphologie du cône sont regroupées au tableau 2 selon les provenances distribuées d'ouest en est dans la chaîne pyrénéenne.

La variation géographique de la taille du cône de *Pinus uncinata* s'illustre plus clairement par le graphe de la figure 8 représentant sa distribution longitudinale dans l'ensemble de son aire naturelle. Les nuages de points obtenus, répartis selon les massifs montagneux européens, s'étirent sensiblement selon un arc parabolique depuis la population extrême occidentale d'Anie jusqu'à Wimbachtal aux confins des Préalpes orientales (Cantegrel, 2019). La grosseur maximale est atteinte dans les Pyrénées catalanes avec une moyenne proche de 5 cm. Les données pyrénéennes de Marcysiak (2004) figurent en teinte vert clair et la situation de quelques valeurs à l'apogée de la courbe doit être regardée avec circonspection à cause du trempage préalable des cônes effectué par cet auteur.

<sup>6</sup> Ce dernier peuplement résulte probablement, vu son altitude modérée (1 500 m), de la reconquête naturelle d'une estive montagnarde abandonnée à la suite de la déprise pastorale accentuée depuis près de 2 siècles dans cette région des Pyrénées.

Ainsi du côté de la vallée de la Castellane, les *bacs* (versants exposés au nord) aujourd'hui forestiers de la Rouquette et de la Balmette se trouvaient autrefois à l'état de pâturages, la charge s'élevant à 40 000 têtes de bétail en estive sur le territoire communal de Mosset au début du XVIII<sup>e</sup> siècle (Laurent Angel, *in litteris* 2020).



| Localisation |                        |                                  | Coordonnées |           |                    | Morphologie du Pin à crochets |                  |                                      |                              |             |                          |                                   |
|--------------|------------------------|----------------------------------|-------------|-----------|--------------------|-------------------------------|------------------|--------------------------------------|------------------------------|-------------|--------------------------|-----------------------------------|
| Site         | Massif                 | Milieu                           | latitude    | longitude | altitude<br>a.s.l. | Port<br><br>(hauteur)         | Cône             |                                      |                              |             |                          |                                   |
|              |                        |                                  |             |           |                    |                               | forme            | nombre /<br>verticille               | insertion<br>rameau<br>(ans) | persistance | Inguenur<br>moyenne (cm) | apophyse                          |
| Anie         | Pyrénées occidentales  | subalpin karstique               | 42°57' N    | 0°45' W   | 1 600 - 2 000 m    | arborescent (6,3 m)           | asymétrique      | 1 à 3                                | ⊥ à <                        | 2           | 4,29 ± 0,08              | crochets mucronés                 |
| Marcadau     | Pyrénées occidentales  | subalpin granitique              | 42°50' N    | 0°10' W   | 1 900 m            | arborescent                   | asymétrique      | Pin de Bouget selon Tanasescu (1939) |                              |             | 4,50                     | crochets mucronés                 |
| Néouvielle   | Pyrénées occidentales  | subalpin granitique              | 42°48' N    | 0°06' E   | 1 800 - 2 400 m    | arborescent (10,7 m)          | asymétrique      | 1 à 3                                | <                            | 2           | 4,73 ± 0,09              | crochets mucronés                 |
| Benasque     | Pyrénées centrales     | subalpin granitique              | 42°41' N    | 0°39' E   | 2 000 m            | arborescent                   | asymétrique      | biométrie Marcysiak (2004)           |                              |             | 5,14 ± 0,10              | crochets bien développés          |
| Bonaigua     |                        |                                  | 42°38' N    | 0°57' E   | 2 100 m            |                               |                  |                                      |                              |             | 5,12 ± 0,10              |                                   |
| Encantats    | Pyrénées centrales     | subalpin granitique              | 42°34' N    | 1°01' E   | 1 800 - 2 000 m    | arborescent                   | asymétrique      | 1 à 3                                | <                            | 2           | 4,98 ± 0,08              | crochets mucronés bien développés |
| Coma pedrosa | Pyrénées orientales    | subalpin schisteux               | 42°35' N    | 1°27' E   | 2 100 - 2 200 m    | arborescent                   | asymétrique      | biométrie Marcysiak (2004)           |                              |             | 4,73 ± 0,12              | crochets bien développés          |
| Ransol       |                        |                                  | 42°37' N    | 1°38' E   | 1 800 - 1 900 m    |                               |                  |                                      |                              |             | 5,26 ± 0,06              |                                   |
| Pinet        | Prépyrénées orientales | tourbière                        | 42°52' N    | 1°58' E   | 880 m              | arborescent (5 à 7 m)         | très asymétrique |                                      | <                            |             | 4,01 ± 0,06              | pyramides peu saillantes          |
| Puigmal      | Pyrénées orientales    | subalpin schisteux               | 42°23' N    | 2°07' N   | 1 700 - 2 000 m    | arborescent (20 m)            | très asymétrique | biométrie Tanasescu (1939)           |                              |             | 5,08 ± 0,04              | crochets très développés          |
| Nuria        | Pyrénées orientales    | subalpin schisteux et gneissique | 42°22' N    | 2°11' E   | 2 100 - 2 300 m    | arborescent                   | asymétrique      | biométrie Marcysiak (2004)           |                              |             | 5,27 ± 0,05              | crochets bien développés          |
| Col de Jau   | Pyrénées orientales    | montagnard granitique            | 42°42' N    | 2°15' E   | 1 500 m            |                               |                  |                                      |                              |             | 4,72 ± 0,08              | crochets                          |

**Tableau 2 :** Panorama des provenances de *Pinus uncinata* et morphométrie du cône aux Pyrénées. Insertion du cône sur le rameau : < réfléchi, ⊥ perpendiculaire.

Quoi qu'il en soit, le Pin à crochets des Pyrénées arbore les cônes les plus gros parmi les provenances de toute l'Europe. De plus dans la chaîne pyrénéenne la taille de cet attribut semble suivre une variation clinale selon un gradient positif d'ouest en est (Anie < Néouvielle < Encantats < Puigmal), la tourbière du Pinet mise à part (Cantegrel, 1983). Ce trait confère peut-être au Pin à crochets de l'orient pyrénéen un avantage génératif, dans la mesure où Anadon-Rossell *et al.* (2020) révèlent au sein d'une population des Encantats un accroissement de la production de graines pleines corrélé à l'allongement du cône. Par ailleurs les pineraies tourbeuses, comme les autres populations naturelles échantillonnées à l'étage montagnard, portent des cônes aux dimensions tendanciellement plus réduites que

leurs homologues subalpines d'un bout à l'autre de l'aire de répartition de *Pinus uncinata* (figure 8).

#### A-t-on partout affaire au même type de cônes ?

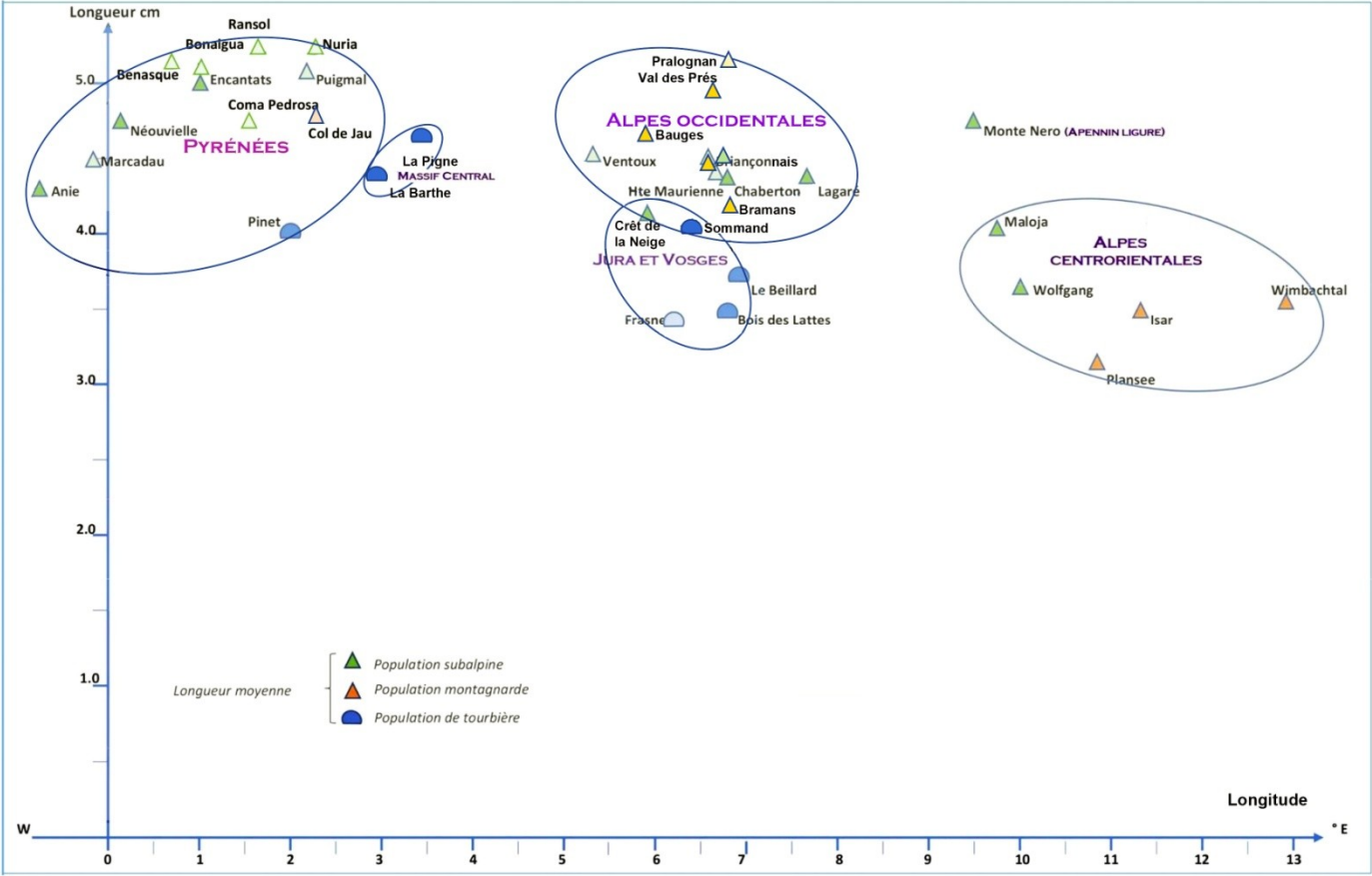
Selon K. Marcysiak (2004) la biométrie des cônes serait chez les Pins de montagne inadaptée à l'établissement d'une typologie *intraspécifique* à valeur taxonomique. Ainsi la chercheuse considère-t-elle que les valeurs observées aux Pyrénées ne suffisent pas à définir des types discriminants malgré de fréquentes différences statistiquement significatives.

Cependant divers types de cônes coexistent bien chez *Pinus uncinata* (figure 9), mais en proportions contrastées d'une provenance à l'autre. L'exemple de 4 populations réparties dans les Pyrénées illustre ce modèle (tableau 3) qui vient compléter l'approche quantitative. En définitive, la répartition des fructifications de *Pinus uncinata* en 3

morphotypes fournit une information additionnelle qui permet de dégager les particularités et les ressemblances des provenances échantillonnées aux Pyrénées :

- Anie et Néouvielle possèdent les mêmes types de cônes (80 % présentent des écailles oncinées), mais couleur et dimensions diffèrent ;
- Encantats se détache par ses crochets particulièrement proéminents, ses teintes brillantes et la grosseur de ses cônes.
- Pinet, population de tourbière montagnarde, affirme sa marginalité par la taille réduite de ses cônes et ses écussons peu développés.

Nous avons jusqu'ici abordé la variabilité de caractères quantitatifs ou de traits qualitatifs dont chacun sait que leur expression phénotypique se trouve sous dépendance polygénique en interaction avec l'environnement. Aussi les discontinuités parfois importantes de ces critères mises en évidence entre populations ne renseignent que très partiellement sur l'organisation de la diversité génétique de *Pinus uncinata* dans la chaîne des Pyrénées.



**Figure 8 :** Variation de la grosseur du cône de *Pinus uncinata* selon la longitude. La taille du cône atteint chez *Pinus uncinata* son maximum dans les Pyrénées catalanes pour ensuite décroître dans les massifs montagneux plus orientaux (Cantegrel, 2019, complété). Les figurés en teinte claire sont issus des données de Tanasescu (1939) et de Marcysiak (2004).

| Attributs du cône |                          | Population             |                        |                                |                                |
|-------------------|--------------------------|------------------------|------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
|                   |                          | Anie                   | Néouvielle             | Encantats                      | Pinet                          |
| élément           | état                     | 28 arbres<br>100 cônes | 26 arbres<br>100 cônes | échantillon moyen<br>156 cônes | échantillon moyen<br>100 cônes |
| Teinte            | verdâtre à gris jaunâtre | 19 %                   | 35 %                   | 2 %                            | 6 %                            |
|                   | marron                   | 48 %                   | 23 %                   | 8 %                            | 32 %                           |
|                   | châtain                  | 33 %                   | 27 %                   | 39 %                           | 46 %                           |
|                   | violacé                  | –                      | 15 %                   | 51 %                           | 16 %                           |
|                   | aspect verni             | 26 %                   | 23 %                   | 89 %                           | 47 %                           |
| Écusson dominant  | mamelon                  | 22 %                   | 19 %                   | 5 %                            | 19 %                           |
|                   | pyramide                 | 19 %                   | 12 %                   | 31 %                           | 56 %                           |
|                   | crochet                  | 59 %                   | 69 %                   | 64 %                           | 25 %                           |
|                   | saillie/largeur > 1      | 30 %                   | 30 %                   | 50 %                           | ?                              |
| Type de cône      | gibbeux                  | 19 %                   | 19 %                   | 11 %                           | 49 %                           |
|                   | muriqué                  | 59 %                   | 58 %                   | 82 %                           | 51 %                           |
|                   | hérissé                  | 22 %                   | 23 %                   | 7 %                            | –                              |
|                   | arqué                    | 22 %                   | 12 %                   | 49 %                           | 9 %                            |

**Tableau 3 :** Comparaison de l’habitus du cône dans quatre provenances pyrénéennes (Cantegrel, 1983).



**Figure 9** : Morphotypes habituels du cône chez *Pinus uncinata* : 1. gibbeux, 2. muriqué, 3. hérissé (Photo M.F. Cantegrel).

La question fondamentale demeure entière : les hiatus observés d'après les caractères d'aiguille ou de cône résultent-ils de la diversité génotypique ou bien davantage de l'interaction des génotypes avec les facteurs environnementaux ? L'analyse de marqueurs génétiques peut contribuer à lever le doute. L'approche génétique fait l'objet de l'article suivant.

### Bibliographie

- ANADON-ROSELL A., TALAVERA M., NINOT J.M., CARRILLO E. & BATLLORI E., 2020. Seed production and dispersal limit treeline advance in the Pyrenees. *Journal of Vegetation Science*, 31: 981-994.
- BARTOLI M. & GENY B., 2008. Ernest Guinier (1837-1908) : un forestier éclectique et visionnaire. *Rev. for. fr.* LX (4) : 477-486.
- BORATYŃSKA K. & BOBOWICZ M.A., 2000. Variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. as expressed in needle traits. *Dendrobiology*, 45: 7-16.
- BORATYŃSKA K. & BOBOWICZ M.A., 2001. *Pinus uncinata* Ramond taxonomy based on needle characters. *Plant Syst. Evol.*, 227: 183-194.
- BORATYŃSKA K. & MUCHEWICZ E., 2006. Do needle characteristics of *Pinus uncinata* dépend on climatic factors ? *Biodiv. Res. Conserv.* 3-4: 220-226.
- BORATYŃSKA K. & BORATYŃSKI A., 2007. Taxonomic differences among closely related pines *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, *P. rotundata* and *P. uliginosa* as revealed in needle sclerenchyma cells. *Flora*, 202: 555-569.
- BORATYŃSKA K., A.K. JASIŃSKA & A. BORATYŃSKI. 2015. Taxonomic and geographic differentiation of *Pinus mugo* complex on the needle characteristics. *Systematics and Biodiversity*, 13(6): 581-595.
- CANTEGREL R., 1980. *Étude biosystématique de deux populations pyrénéennes de pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) : Anie et Néouvielle*. Mémoire École nationale des ingénieurs des travaux des eaux et forêts - Université de Pau et des Pays de l'Adour, 62 p.
- CANTEGREL R., 1982. *Essai de discrimination de deux populations pyrénéennes de pins à crochets (Pinus uncinata) : Anie et Néouvielle. Approche biologique et biochimique. Conséquences pour la sylviculture des pineraies sauvages*. Thèse, Université de Pau et des Pays de l'Adour, 238 p. + ann. 40 p.
- CANTEGREL R., 1983. Le Pin à crochets pyrénéen : Biologie, Biochimie, Sylviculture. In *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 2-3 : 87-330.
- CANTEGREL R., 2019. Conséquences dynamiques et biosystématiques de la fructification chez le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 155 : 29-45.
- FLOUS F., 1923. Les Pins montagnards et subalpins des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, LXV : 299-308.
- GAUSSEN H., 1923. Le Pin à crochets dans les Pyrénées, 1<sup>er</sup> art. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, LI : 581- 600.
- GUINIER E., 1900. Chronique forestière. *Revue des Eaux et Forêts*, 39 : 468-475.
- MARCYSIAK K., 2004. Interpopulational variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. in Lam. & DC. cone characters. *Dendrobiology*, 51: 43-51.
- TANASESCU N., 1939. Étude biométrique sur les cônes du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.). *Bull. Facultea de Agronomie Chisinau*, 2, 26 p.

**Citation de l'article** : CANTEGREL R., 2023. La question du polymorphisme chez le Pin à crochets dans les Pyrénées. 1. Variabilité écogéographique des caractères morphologiques de *Pinus uncinata*. *Le Monde des plantes*, 520 [2016] : 11-18.



## LA QUESTION DU POLYMORPHISME CHEZ LE PIN A CROCHETS DANS LES PYRENEES.

2. LA DIVERSITE GENETIQUE DE *PINUS UNcinATA* AUX PYRENEES

par Renaud CANTEGREL

337 camin Salièr, F-64000 Pau, renaudcantegrel@orange.fr

**Résumé :** Un précédent article publié dans le *Monde des Plantes* synthétise les résultats issus des principales études biométriques visant à quantifier la variabilité morphologique du Pin à crochets dans les Pyrénées. Ce deuxième article s'attache à explorer la diversité génétique de *Pinus uncinata* en relation avec sa morphométrie et sa répartition dans la chaîne pyrénéenne.

**Mots clés :** *Pinus uncinata*, Pyrénées, polymorphisme génétique, chorologie, haplotypes, pools géniques.

Le premier article paru dans ce numéro du *Monde des Plantes* (pp. 11-18) fait le point de la variabilité morphologique du Pin à crochets dans les Pyrénées. Sur la base d'études biométriques centrées sur les aiguilles et les cônes, il révèle certains hiatus entre populations pyrénéennes et pose la question du déterminisme des discontinuités géographiques observées.

Ce deuxième article résume les acquis récents relatifs à la diversité génétique du Pin à crochets pyrénéen, d'abord analysée au moyen de marqueurs biochimiques<sup>1</sup>, puis grâce aux dernières investigations relatives au polymorphisme de l'ADN.

## La diversité de caractères adaptatifs

## Des marqueurs terpéniques discriminants

L'intérêt de l'approche biochimique réside dans la découverte, déjà ancienne, que la teneur des tissus ligneux en certains composés, comme les enzymes ou les terpènes, présente à l'intérieur d'une provenance une variation discontinue, plurimodale, révélant un contrôle génétique simple de leur synthèse. La fraction terpénique légère de l'oléorésine<sup>2</sup> du Pin à crochets, *Pinus uncinata* Ramond ex DC., représentée par les monoterpènes (C<sub>10</sub> H<sub>16</sub>) et les sesquiterpènes (C<sub>15</sub> H<sub>24</sub>) et séparée par chromatographie en phase gazeuse<sup>3</sup> (figure 1), ne montre aucune différence qualitative entre Anie et Néouvielle (Cantegrel, 1983).

Cependant la composition terpénique moyenne varie d'une population à l'autre et 6 composés s'avèrent discriminants, sachant que les phénotypes les plus riches se concentrent en Néouvielle, exceptée la teneur en longifolène :

- plus grande richesse relative de Néouvielle en  $\alpha$ -pinène,  $\beta$ -pinène,  $\beta$ -phellandène et en caryophyllène,
- pauvreté en longifolène plus accentuée en Néouvielle qu'en Anie.

## Les critères taxonomiques les plus puissants

Il devient maintenant intéressant de vérifier quels critères, parmi les variables morphologiques (aiguille, cône) ou

biochimiques (terpènes), offrent la discrimination la plus robuste entre les provenances. À cet effet, l'analyse discriminante appliquée à ces caractéristiques met en lumière une très nette divergence entre nos deux populations. De surcroît, la comparaison des distances généralisées ( $D^2$  de Mahalanobis) séparant Anie et Néouvielle montre que l'index terpénique discrimine les deux provenances plus nettement encore que les caractères de cône et d'aiguille (Cantegrel, 1984).

La composition terpénique<sup>4</sup> des tissus corticaux, comme tout caractère adaptatif, offre prise à la sélection naturelle, et on peut se demander si les peuplements de Pin à crochets qui colonisent une large gamme d'altitude au Subalpin pourraient adopter une signature biochimique étagée. L'analyse discriminante de la teneur en mono- et sesquiterpènes se trouve alors appliquée à trois tranches altitudinales au sein de chacune des deux populations. En définitive, tout en attribuant plus de poids aux teneurs en caryophyllène et en limonène (voir figure 2 où le 1<sup>er</sup> axe canonique explique 50 % de la discrimination), la fonction discriminante n'indique aucun effet linéaire de l'altitude sur le profil terpénique, même si elle révèle une certaine différenciation des peuplements altitudinaux (Cantegrel, 1984).

## La diversité neutre du Pin à crochets

La diversité génétique résulte de la sélection<sup>5</sup>, ainsi que des autres phénomènes conduisant à l'évolution des populations sauvages (mutation, recombinaison, dérive génétique, migration). Alors, s'ils permettent d'évaluer la diversité génétique neutre<sup>6</sup> des populations, les marqueurs moléculaires demeurent-ils pertinents pour apprécier l'adaptation d'un taxon à un environnement instable puisqu'ils échappent aux forces de la sélection naturelle ?

Oui dans une certaine mesure, à en croire les études prouvant que la diversité des marqueurs neutres informe en réalité sur deux composantes génétiques complémentaires (Valadon, 2009) :

- (1) la diversité d'une foule de gènes à effets individuels mineurs sur la valeur adaptative, mais à effets cumulés potentiellement importants,
- (2) la migration et la dérive génétique, processus non sélectifs qui affectent l'ensemble du pool génique.

<sup>4</sup> Chez *Pinus sylvestris*, les monoterpènes individuels manifestent différents niveaux d'hérédité au sens large, avec un contrôle génétique étroit de 3-carène, myrcène, limonène et terpinolène, tandis que les pinènes  $\alpha$  et  $\beta$  dépendent davantage des facteurs environnementaux (Baradat & Yazdani, 1988, in Taft & al. 2015).

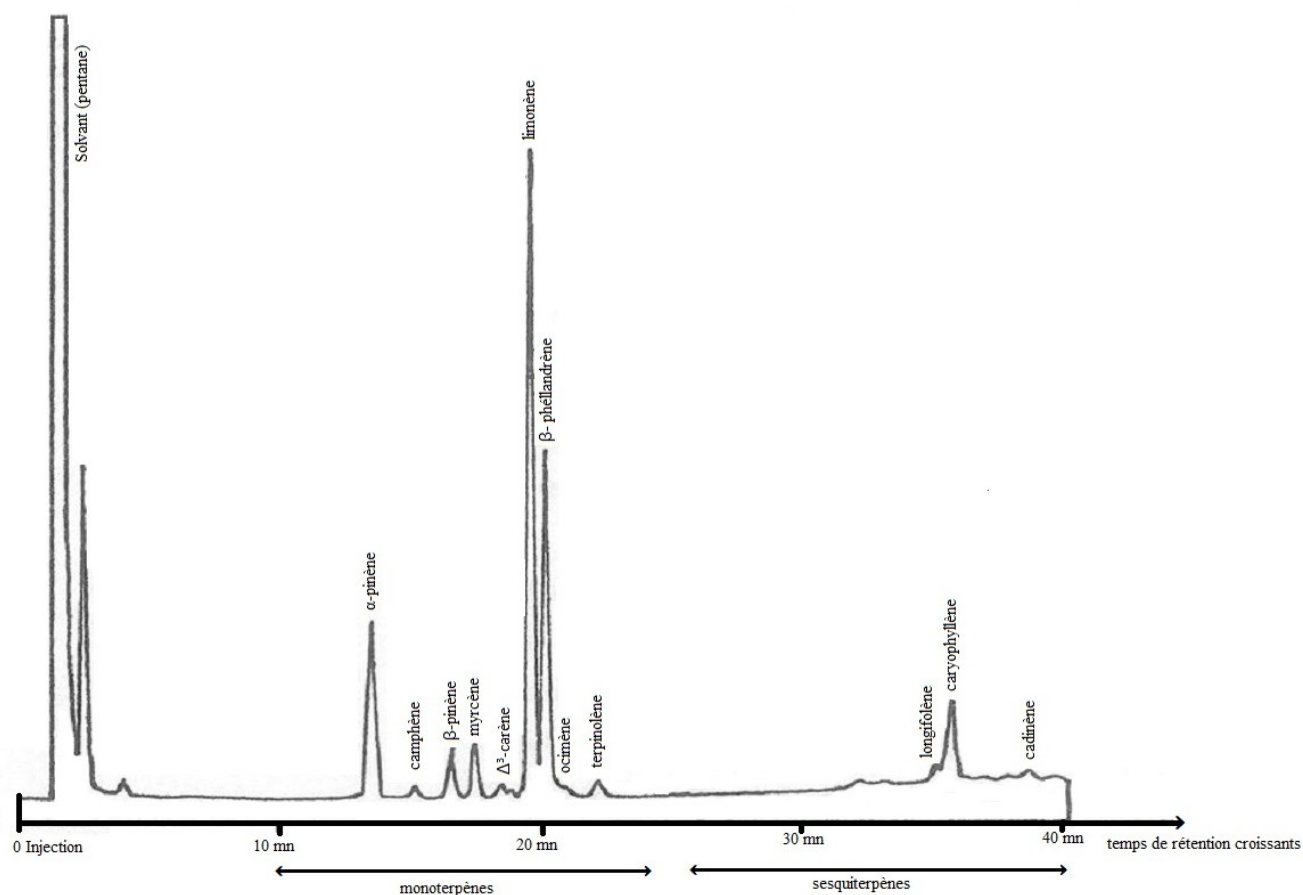
<sup>5</sup> La sélection naturelle élimine les phénotypes défavorables. Mais selon la théorie neutraliste du généticien japonais Motoo Kimura (1924-1994) on estime que la majorité des polymorphismes moléculaires résulte de l'évolution par dérive génétique d'allèles mutants sélectivement neutres (Bonhomme, 2019).

<sup>6</sup> Au-delà des marqueurs moléculaires, on considère également que les marqueurs protéiques, tels que les isoenzymes (= isozymes) et les alloenzymes (= allozymes), sont le siège de mutations neutres. Dans les Pyrénées l'utilisation d'allozymes de graines de *Pinus uncinata* issues des massifs de la Maladeta et du Pallars montre une faible distance génétique entre les deux populations échantillonnées (Lewandowski & al., 2000).

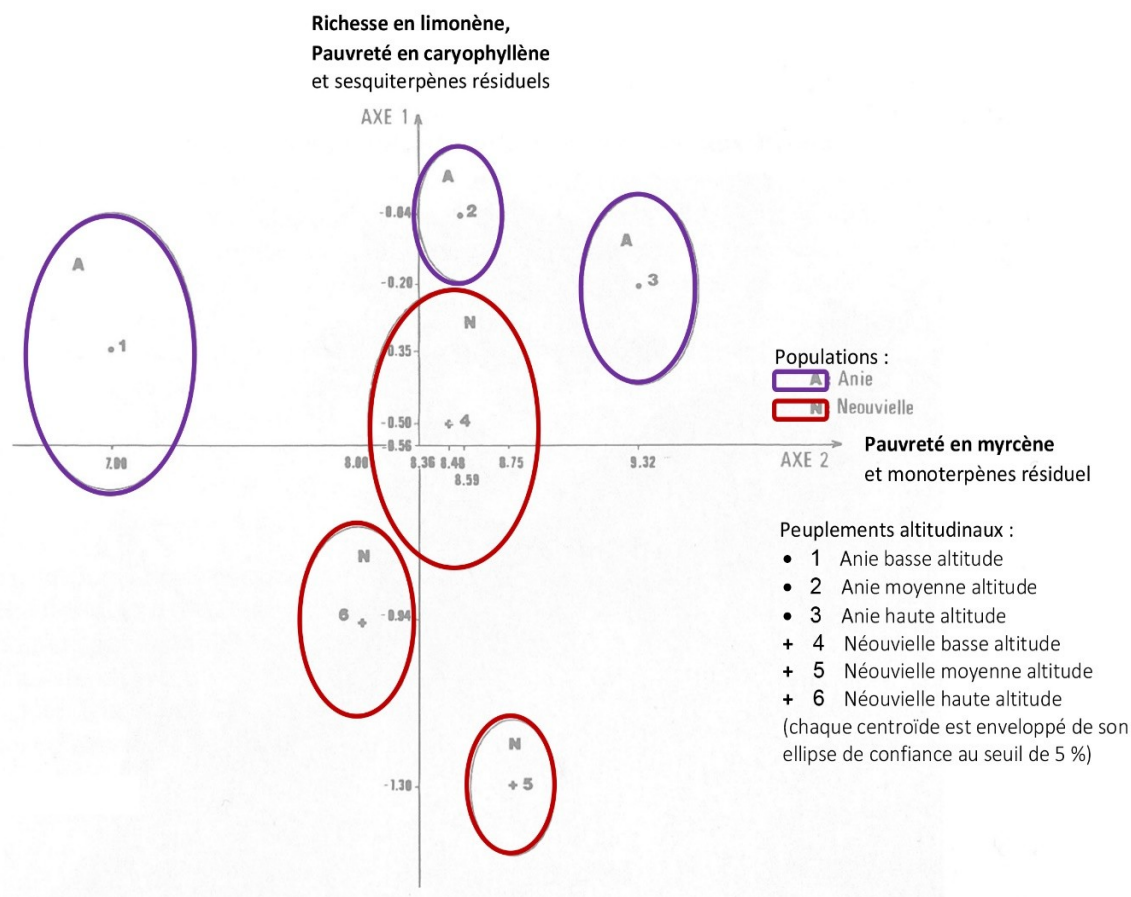
<sup>1</sup> Bien que non présentés dans cette synthèse, les polyphénols furent notamment utilisés par l'équipe du professeur Philippe Lebreton dans l'étude du polymorphisme de taxons appartenant au complexe des Pins de montagne dont *Pinus uncinata* et *P. uliginosa*. Ces marqueurs permirent également de caractériser le Pin de Bouget, hybride pyrénéen *P. uncinata* x *P. sylvestris*.

<sup>2</sup> Essences extraites des tissus corticaux (liber, phelloderme, suber).

<sup>3</sup> Analyses GLC effectuées durant l'hiver 1980 au laboratoire de physiologie cellulaire végétale de l'Université de Bordeaux en collaboration avec l'INRA de Pierroton.



**Figure 1** : Identification sur le chromatogramme des hydrocarbures terpéniques légers selon leurs temps de rétention (Cantegrel, 1983).



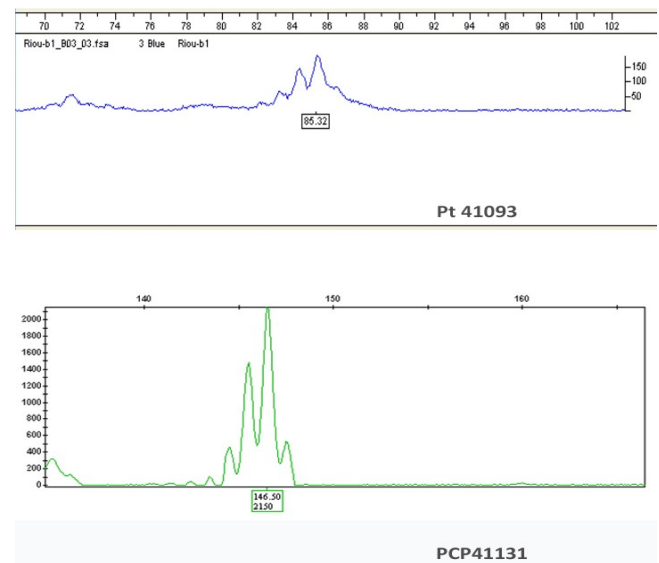
**Figure 2** : Analyse discriminante des peuplements altitudinaux chez *Pinus uncinata* au sein de deux populations pyrénéennes : la composition terpénique sépare bien Anie de Néouvielle (Pyrénées de l'ouest) et diffère suivant l'altitude des peuplements analysés. Les 2 premiers axes canoniques expliquent 75 % de la discrimination. (Cantegrel, 1983).

### Le génotypage de 24 populations pyrénéennes de *Pinus uncinata*

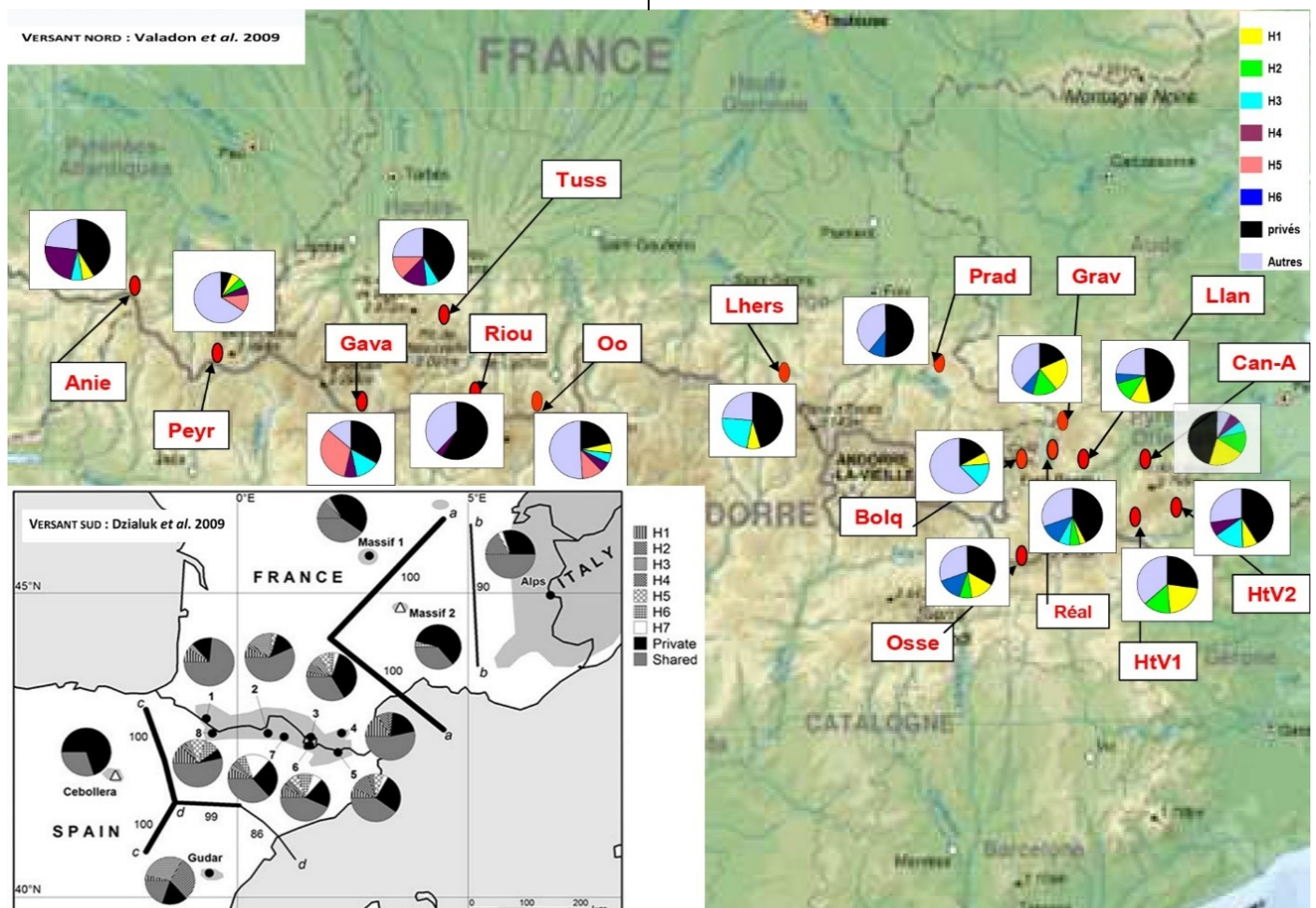
À l'échelle des Pyrénées la première étude fondée sur les microsatellites des chloroplastes, marqueurs hautement polymorphes à hérédité paternelle chez les conifères, concerne à la fin des années 2000 le versant ibérique ainsi que la population du col de Jau au nord du Madres (Dzialuk & al., 2009). Concomitamment, une équipe INRA-ONF entreprend le génotypage des populations du versant nord de la chaîne (Valadon & al., 2008).

Les forestiers français entendent alors évaluer par la même occasion l'importance de l'introgression des populations de Pin sylvestre et de Pin à crochets qui se succèdent en altitude dans bien des massifs pyrénéens. C'est pourquoi les chercheurs détectent préalablement les marqueurs possédant des allèles spécifiques à l'un ou l'autre des deux taxons. Ils montrent qu'en particulier le marqueur Pt41131 (figure 3) répond à cet impératif car la distribution de ses fréquences alléliques discrimine aisément les deux espèces pyrénéennes de Pins sauvages (Mongin, 2009, in Cantegrel, 2013).

Grâce à la mise au point de 9 marqueurs chloroplastiques, les deux études identifient aux Pyrénées près de 125 génotypes répartis dans 17 populations du versant nord et dans 7 populations du versant sud, avec de nombreux chlorotypes privés ou endémiques (figure 4).



**Figure 3 :** Profils microsatellites d'un même individu de Pin à crochets avec deux marqueurs chloroplastiques (Valadon & al., 2008). En abscisse le nombre de paires de bases de la séquence ADN permet de repérer le locus des allèles du marqueur.



**Figure 4 :** Le génotypage de 24 populations, réparties sur l'ensemble de la chaîne des Pyrénées, reflète l'ample diversité génétique de *Pinus uncinata* (Valadon & al., 2009 : Anie, Peyreget, Gavarnie, Tuset, Rioumajou, Oo, Lhers, Prades, Gravas, Llançades, Canigou, Bolquère, Osséja, Réal, Haut-Vallespir-1, Haut-Vallespir-2 ; Dzialuk & al., 2009 : 1=Belagua, 2=Benasque, 3=val de Ransol (Andorra), 4=col de Jau, 5=vall de Núria, 6=San Miguel de Engolasters (Andorra), 7=port de la Bonaigua, 8=la Trapa.)



### Une diversité chlorotypique exubérante sur les deux versants pyrénéens

Le constat le plus marquant quant à la répartition des génotypes au versant nord de la chaîne est que les populations orientales de Pin à crochets embrassent la totalité de la diversité chlorotypique pyrénéenne. Tandis qu'à l'ouest, les provenances Gavarnie, Anie et Rioumajou présentent une diversité plutôt réduite par rapport aux autres populations (Cantegrel, 2013).

Au-delà, l'analyse de la diversité génétique neutre au niveau des populations pyrénéennes révèle des modalités complexes de circulation génique chez *Pinus uncinata* :

- au sein de chaque population, le brassage intense des pollens induit une diversité haploïde<sup>7</sup> élevée, depuis  $H_e = 0.886$  à Gavarnie (Gava) jusqu'à  $H_e = 0.987$  au Canigou (Can-A), comparable à celle de *Pinus sylvestris* (Dzialuk & al., 2009) ;
- entre populations, la distance génétique observée dépend de leur éloignement géographique : on constate une bonne similarité génétique jusqu'à un seuil de 30 km, correspondant grosso modo aux limites des grands bassins orographiques échantillonnés ;
- la divergence entre populations ne suit pas une variation clinale le long de la chaîne des Pyrénées : certaines particularités peuvent s'expliquer par le cloisonnement orographique très vigoureux des massifs occidentaux et centraux. De là vient sans doute une certaine singularité génétique des populations de Gavarnie, Lhers et Anie.

### Une structuration orographique non négligeable de la diversité neutre

L'analyse moléculaire de variance (AMOVA) sur l'ensemble des 11 bassins orographiques des Pyrénées septentrionales (Valadon & al., 2009), montre qu'avec seulement 2 % de variance entre bassins versants le coefficient global de différenciation reste certes très significatif ( $p = 0,001$ ), mais faible ( $\Phi_{PT} = 0.019$ ). La matrice des  $\Phi_{PT}$  (tableau 1) évalue les niveaux de différenciation par paires de bassins orographiques (BV).

### Essai de représentation cartographique de la diversité chlorotypique

On peut tenter, à partir des valeurs significatives de  $\Phi_{PT}$  considérées comme des distances, d'effectuer une classification hiérarchique selon les divers niveaux de différenciation entre les 11 provenances valléennes (figure 5).

Afin de ne pas pulvériser le nombre de profils chlorotypiques sur une partie de l'aire du Pin à crochets réduite aux Pyrénées, on choisit un degré significatif de différenciation qui conduit à hiérarchiser 4 grappes (clusters H1 à H4). L'illustration cartographique de cette approche assez grossière confirme, pour le versant nord de la chaîne, la bonne homogénéité des provenances orientales et la disparité génétique des provenances occidentales (figure 6).

### Bilan de la variabilité chorologique et génotypique de *Pinus uncinata*

#### La singularité des populations marginales

Sur la base de traits morphologiques résumés dans le 1<sup>er</sup> article, puis terpéniques et chlorotypiques dans cette 2<sup>e</sup> phase, les analyses montrent d'abord l'originalité génétique de la population d'Anie. Sa position en limite extrême-occidentale de l'aire pyrénéenne de *Pinus uncinata* rend en effet peu probable tout apport pollinique lointain apte à y maintenir un niveau élevé de diversité (Cantegrel, 1983). Une autre population du versant nord se révèle plus singulière encore quand on compare ses attributs génératifs avec ceux des populations de la haute chaîne : la pineraie relictuelle du Pinet (figure 7). En effet, le diamètre du corps du grain de pollen (non reproduit ici) et la taille du cône (cf. 1<sup>er</sup> article, tableau 2) y demeurent plus réduits qu'en Anie. De même, l'habitus du cône présente au Pinet un profil gibbeux/muriqué très différent de celui des provenances subalpines à crochets bien développés (cf. 1<sup>er</sup> article tableau 3). Il s'agit d'une petite population installée sur une tourbière couvrant 35 hectares, sise à 880 mètres d'altitude au plateau de Sault. L'ambiance montagnarde de ce massif karstique qui domine la dépression prépyrénéenne est soulignée par la sombre silhouette de belles sapinières en bordure du plateau, dont la célèbre forêt de Bélesta toute proche. Le génotypage<sup>8</sup> des pins du Pinet effectué au début des années 2000 par une équipe de l'INRA (Bodin, 2002) démontre la proximité de cette provenance de *Pinus uncinata* avec la population des Angles en Capcir (voir dendrogramme figure 8).

Ultérieurement, le regroupement des populations obtenu par analyse bayésienne spatialisée pour l'ensemble de l'aire du Pin à crochets – hormis le Massif central – à partir des trois mêmes marqueurs microsatellites des chloroplastes<sup>9</sup> (figure 9) montre en revanche que le profil génotypique du Pinet (PIT-cluster 4) se démarque nettement des autres provenances pyrénéennes (cluster 12), tout comme celui de Guara (E3-cluster 7), population méridionale des Prépyrénées aragonaises (Heuertz & al., 2010).

Ces populations marginales, tout comme celles de Gúdar et Cebollera (clusters 5 et 11) sises aux deux extrémités des Monts ibériques (*Sistema Ibérico*), restent les mieux différenciées au sein de l'aire européenne de *Pinus uncinata* dont elles semblent isolées dès avant le dernier maximum glaciaire (Heuertz & al., 2010).

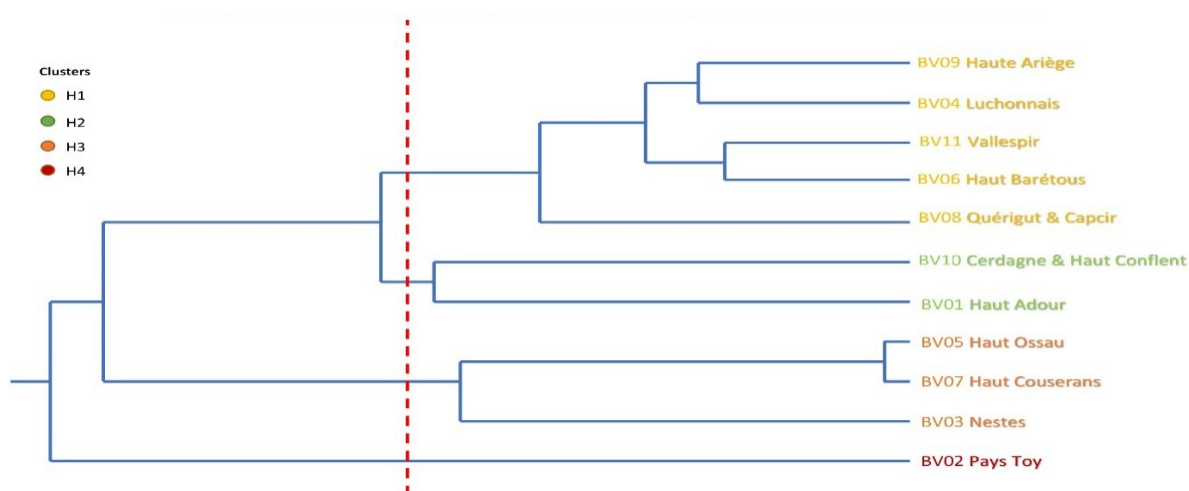
<sup>7</sup> Diversité allélique de l'ADN chloroplastique au sein d'une provenance, à ne pas confondre avec la diversité des haplotypes rencontrés au niveau de la chaîne pyrénéenne.

<sup>8</sup> Au moyen de trois marqueurs microsatellites chloroplastiques, Pt41093, Pt15169 et Pt71936, permettant de discriminer *Pinus sylvestris* et *P. uncinata*.

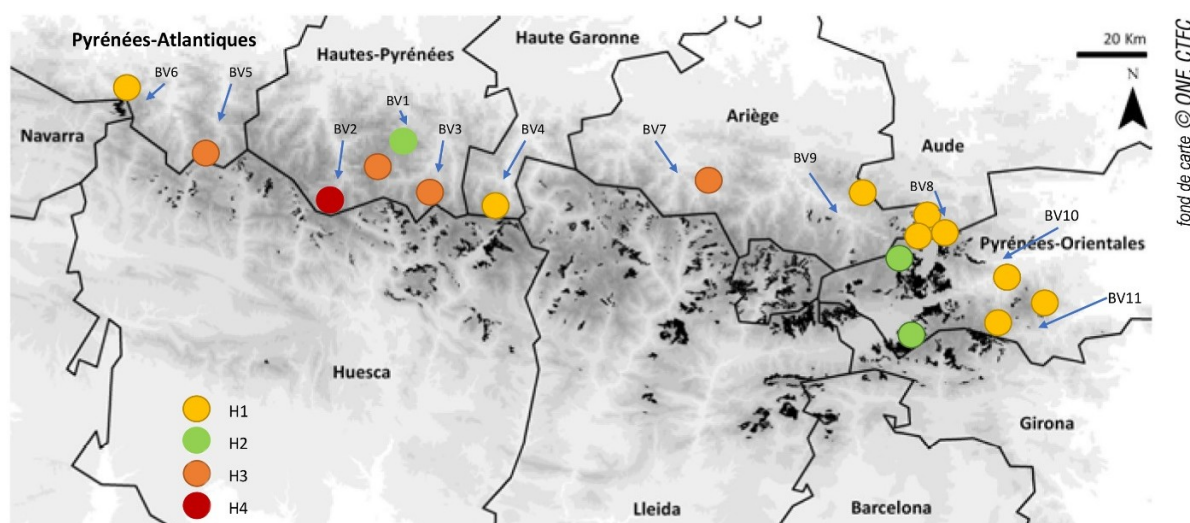
<sup>9</sup> Dont le Pt41093 illustré figure 3.

|      |              |              |              |              |       |              |              |       |              |       |       |  |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|-------|--------------|-------|-------|--|
| BV1  | 0,000        |              |              |              |       |              |              |       |              |       |       |  |
| BV2  | 0,010        | 0,000        |              |              |       |              |              |       |              |       |       |  |
| BV3  | <b>0,033</b> | <b>0,062</b> | 0,000        |              |       |              |              |       |              |       |       |  |
| BV4  | 0,001        | 0,007        | <b>0,022</b> | 0,000        |       |              |              |       |              |       |       |  |
| BV5  | 0,000        | 0,019        | 0,013        | 0,000        | 0,000 |              |              |       |              |       |       |  |
| BV6  | 0,000        | <b>0,068</b> | <b>0,046</b> | 0,027        | 0,010 | 0,000        |              |       |              |       |       |  |
| BV7  | 0,008        | <b>0,048</b> | <b>0,040</b> | 0,015        | 0,020 | 0,031        | 0,000        |       |              |       |       |  |
| BV8  | <b>0,019</b> | <b>0,049</b> | <b>0,025</b> | 0,009        | 0,004 | 0,032        | 0,006        | 0,000 |              |       |       |  |
| BV9  | 0,013        | <b>0,061</b> | <b>0,027</b> | <b>0,016</b> | 0,010 | <b>0,027</b> | <b>0,024</b> | 0,005 | 0,000        |       |       |  |
| BV10 | <b>0,028</b> | <b>0,068</b> | <b>0,040</b> | <b>0,019</b> | 0,009 | <b>0,034</b> | 0,020        | 0,002 | <b>0,018</b> | 0,000 |       |  |
| BV11 | 0,010        | <b>0,056</b> | <b>0,031</b> | 0,010        | 0,002 | <b>0,024</b> | 0,000        | 0,000 | <b>0,018</b> | 0,000 | 0,000 |  |
| BV   | BV1          | BV2          | BV3          | BV4          | BV5   | BV6          | BV7          | BV8   | BV9          | BV10  | BV11  |  |

**Tableau 1 :** Coefficient de différenciation chlorotypique  $\Phi_{PT}$  par paires de bassins orographiques peuplés de Pin à crochets (Valadon & al., 2009).  $\Phi_{PT} = s^2_{inter} / (s^2_{intra} + s^2_{inter})$ , coefficient de différenciation génétique (entre populations ou groupes de populations) pour les haplotypes chloroplastiques. En gras, valeurs de  $\Phi_{PT}$  significatives au seuil de 5 %. Dans les Pyrénées le coefficient global de différenciation génotypique du Pin à crochets entre bassins orographiques (BV, liste voir figure 5), bien que hautement significatif ( $p = 0,001$ ), n'atteint que 2 % (part de la variance inter dans la variance totale). On remarque que le coefficient  $\Phi_{PT}$  exprimant la différenciation génotypique entre provenances revêt la même forme que le rapport  $H^2$  évaluant la répétabilité des valeurs d'un caractère quantitatif (cf. 1<sup>er</sup> article, p. 13 : Variance des caractères de l'aiguille ...).



**Figure 5 :** Différenciation chlorotypiques de *Pinus uncinata* selon les vallées pyrénéennes : classification hiérarchique des provenances pyrénéennes d'après les génotypes des microsattellites chloroplastiques (dendrogramme UPGMA<sup>10</sup> fondé sur l'analyse de 9 marqueurs chloroplastiques d'après les données inédites de Valadon & al., 2008).

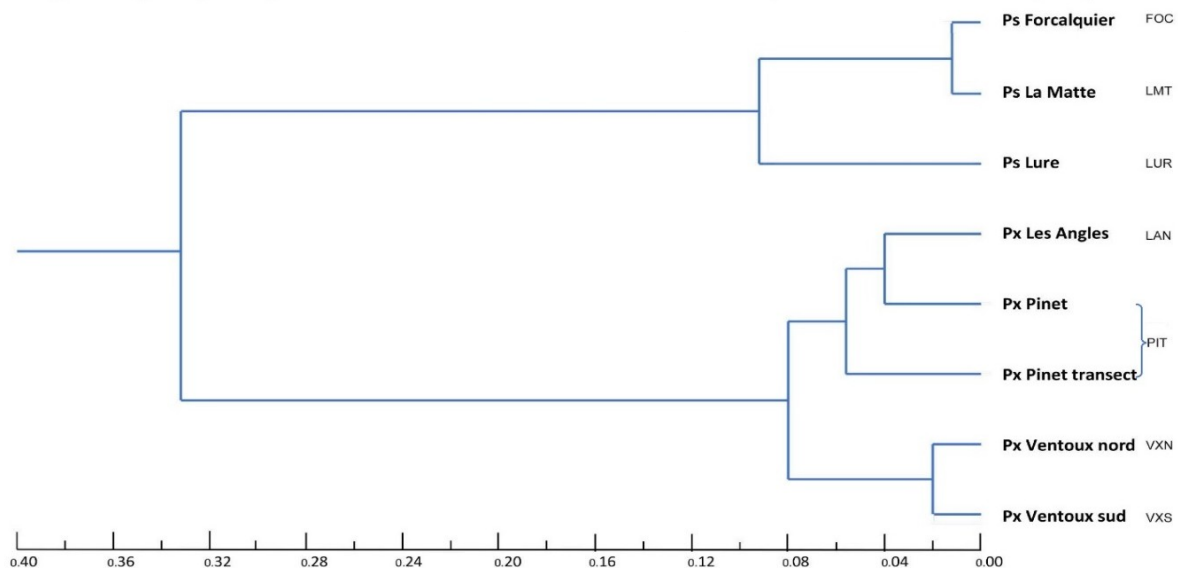


**Figure 6 :** Répartition orographique des haplotypes de *Pinus uncinata* aux Pyrénées. Les profils chlorotypiques révèlent chez *Pinus uncinata* une belle similarité génétique des massifs orientaux contrastant avec l'hétérogénéité des provenances ouest-pyrénéennes.

<sup>10</sup>UPGMA = *unweighted pair group method with arithmetic mean*, méthode non pondérée des regroupements en paires sur la base de la moyenne arithmétique.



**Figure 7 :** Témoin d'un refuge tardiglaciaire de *Pinus uncinata* centré sur le plateau de Sault, la tourbière du Pinet héberge une jolie population relictuelle à 880 m d'altitude. Photo R. Cantegrel, 1980.



**Figure 8 :** Distances génétiques entre diverses populations de Pin sylvestre (Ps) et de Pin à crochets (Px) d'après l'analyse des microsatellites chloroplastiques (Bodin, 2022, modifié). Noter la proximité de la population du Pinet avec celle des Pyrénées orientales (Les Angles).

### Les génotypes des Pyrénées diffèrent-ils des provenances extra-pyrénéennes ?

Hormis les populations marginales Anie (non repérée figure 9) et Pinet, qui présentent des *pools* génétiques distincts, on note que les provenances de Pin à crochets partagent dans la haute chaîne pyrénéenne le même ensemble génotypique<sup>11</sup> (cluster 12, figure 9). Curieusement, il en est de même pour les deux populations échantillonnées sur le mont Ventoux (VXN Ventoux nord, VXS Ventoux sud). En réalité, cette similarité s'explique très probablement par la source pyrénéenne des graines à l'origine des peuplements

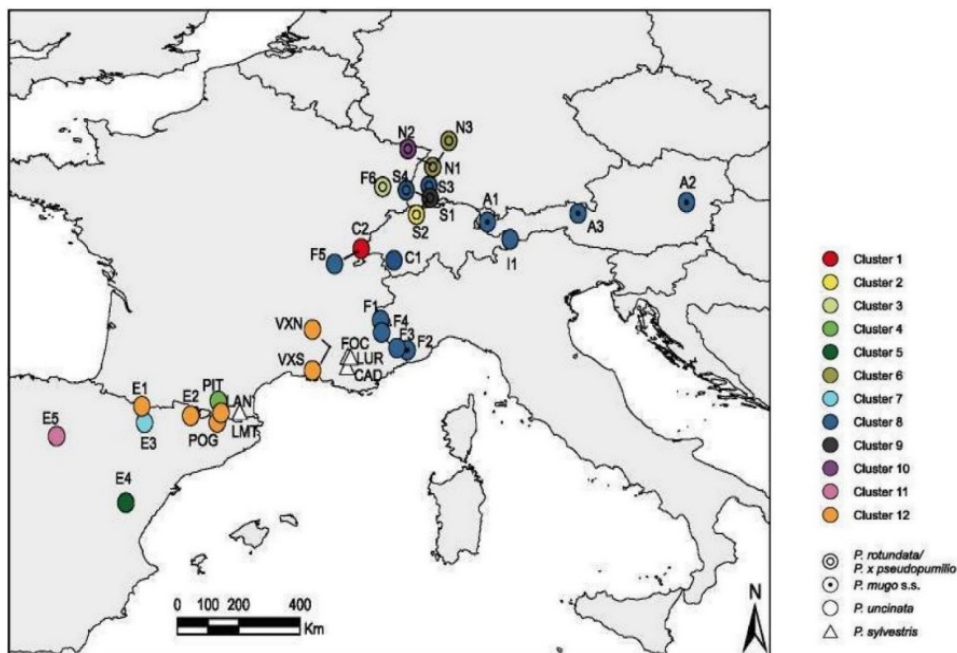
artificiels<sup>12</sup> du célèbre massif provençal (Bartoli & Mivrière, 2013 ; Cantegrel, 2019).

Pour le reste de la distribution alpine de *Pinus uncinata*, géographiquement proche de son congénère frutescent *Pinus mugo* Turra (*Pinus mughus* Scop.), les 3 marqueurs microsatellites indiquent une structuration plutôt géographique que taxonomique du complexe des Pins de montagne (Heuertz & al., 2010). Aux Pyrénées, *Pinus uncinata* s'illustre donc par une nette démarcation de son pool génique et par la singularité des populations marginales balisant la limite méridionale de son aire européenne de répartition.

<sup>11</sup> Une analyse récente de l'ADN mitochondrial (ADN<sub>mt</sub> à héritage maternel et dispersion par graines à faible distance, contrairement à l'ADN<sub>cp</sub> dispersé par les pollens) montre un faible niveau de diversité haplotypique de *Pinus uncinata* aux Pyrénées et l'absence de structuration géographique de cette diversité (Łabiszak & al., 2019).

<sup>12</sup> En effet, comme le précise J. Terracol dans le rapport ONF-INRA d'inventaire des peuplements (2007-2008) de la réserve biologique intégrale du mont Ventoux, « le Pin à crochets n'existait pas préalablement aux reboisements et la présence de l'espèce ne peut être considérée comme naturelle, en versant nord du Ventoux. » (p. 73).





**Figure 9 :** Distinction des génotypes pyrénéens de *Pinus uncinata* dans l'aire occidentale des Pins de montagne. Noter la similarité génotypique des provenances Ventoux (VXN et VXS) avec celles des Pyrénées (Heurtz & al., 2010). Les populations échantillonnées sur la haute chaîne pyrénéenne (cluster 12) sont d'ouest en est : Panticosa (E1), Llavorsi (E2), La Molina (POG), Les Angles (LAN).

À l'issue de notre revue visant à caractériser la diversité génétique du Pin à crochets aux Pyrénées, il appert que si les marqueurs terpéniques, soumis à sélection naturelle, discriminent bien les populations occidentales Anie et Néouvielle, les marqueurs neutres ( $ADN_{pl}$ ) prouvent la similarité génotypique des provenances orientales.

Par ailleurs les génotypes de la zone axiale pyrénéenne se singularisent nettement de ceux des massifs périphériques de part et d'autre de la chaîne, comme la tourbière du Pinet au nord et la sierra de Guara au sud.

Enfin les pools géniques pyrénéens se démarquent franchement de leurs homologues sondés dans divers massifs alpiens de *Pinus uncinata*.

Le troisième article tentera de mettre en relation cette diversité génétique avec la colonisation des Pyrénées consécutive à la dernière glaciation.

### Bibliographie

- BARTOLI M. & MIVIERE J.M., 2013. Des paysages bouleversés : la reconquête des estives. In : *Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) aux Pyrénées*. ONF, *Dossiers forestiers*, 25 : 37-42.
- BODIN J., 2002. *Les Pins de la Tourbière du Pinet, des Hybrides datant de la dernière glaciation, ou des Pins à Crochets plantés par l'Homme au siècle dernier ?* MST Chimie et Biologie Végétales, Unité de Recherches forestières méditerranéennes, INRA Avignon, 34 p. + ann. 23 p.
- BONHOMME M., 2019. *Évolution moléculaire : neutre ou adaptative ?* Cours Masters 1, Bioinformatique / Biotechnologie, Université Toulouse III Paul Sabatier, LRSV, 27 p.
- CANTEGREL R., 1982. *Essai de discrimination de deux populations pyrénéennes de pins à crochets (Pinus uncinata) : Anie et Néouvielle. Approche biologique et biochimique. Conséquences pour la sylviculture des pineraies sauvages*. Thèse, Université de Pau et des Pays de l'Adour, 238 p. + ann. 40 p.
- CANTEGREL R., 1983. Le Pin à crochets pyrénéen : Biologie, Biochimie, Sylviculture. In *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 2-3 : 87-330.
- CANTEGREL R., 1984. Contribution à l'étude de la variabilité biologique et biochimique du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) dans les Pyrénées. *Ann. Sci. for.* 41 (3) : 273-302.
- CANTEGREL R., 2013. Les ressources génétiques forestières du Pin à crochets pyrénéen. In : *Évaluation patrimoniale des populations*

autochtones de Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) aux Pyrénées. Office national des Forêts, *Dossiers forestiers*, 25 : 53-78.

CANTEGREL R., 2019. De l'origine des Pins de montagne européens. *Rev. for. fr.* LXXI (3) : 249-268.

DZIALUK A., MUCHEWICZ E., BORATYNSKI A., MONTERRAT J.M., BORATYNSKA K. & BURCZYK J., 2009. Genetic variation of *Pinus uncinata* (Pinaceae) in the Pyrenees determined with cpSSR markers. *Plant Syst. Evol.* 277: 197-205.

HEURTZ M., TEUFEL J., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., SOTO A., FADY B., ALÍA R. & VENDRAMIN G.G., 2010. Geography determines genetic relationships between species of mountain pine (*Pinus mugo* complex) in western Europe. *Journal of Biogeography*, 37: 541-556.

ŁABISZAK B., ZABOROWSKA J. & WACHOWIAK W., 2019. Patterns of mtDNA variation reveal complex evolutionary history of relict and endangered peat bog pine (*Pinus uliginosa*). *AoB Plants*, 11: plz015, 11 p.

LEWANDOWSKI A., BORATYNSKI A. & MEJNARTOWICZ L. 2000. Allozyme investigations on the genetic differentiation between closely related pines – *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, and *P. uliginosa* (Pinaceae). *Plant Syst. Evol.* 221: 15-24.

TAFT S., NAJAR A., GODBOUT J., BOUSQUET J. & ERBILGIN N., 2015. Variations in foliar monoterpenes across the range of jack pine reveal three widespread chemotypes: implications to host expansion of invasive mountain pine beetle. *Front. Plant Sci.* 6: 342, doi : 10.3389/fpls.2015.00342.

VALADON A., 2009. Effets des interventions sylvicoles sur la diversité génétique des arbres forestiers : Analyse bibliographique. Conservatoire génétique des arbres forestiers & Commission nationale des ressources génétiques forestières. Office national des Forêts, *Dossiers forestiers*, 21, 158 p.

VALADON A., ASPE P., BASTIEN C., BOUCHET G. & CANTEGREL R., 2008. *Évaluation patrimoniale des populations de Pins sauvages aux Pyrénées*. 2<sup>e</sup> rapport technique, Conservatoire génétique des arbres forestiers (ONF-INRA) & CBN Pyrénées, 27 p.

VALADON A., ADELIN S., BASTIEN C., CANTEGREL R., CHAMPETINAUD S., FAVARD B., GUERIN V., LE GUERROUE B., LOUSTALOT-FOREST F. & MONGIN T., 2009. *Évaluation patrimoniale des populations de Pins sauvages aux Pyrénées*. 3<sup>e</sup> rapport technique CGAF (ONF-INRA) & CBN Pyrénées, 43 pp.

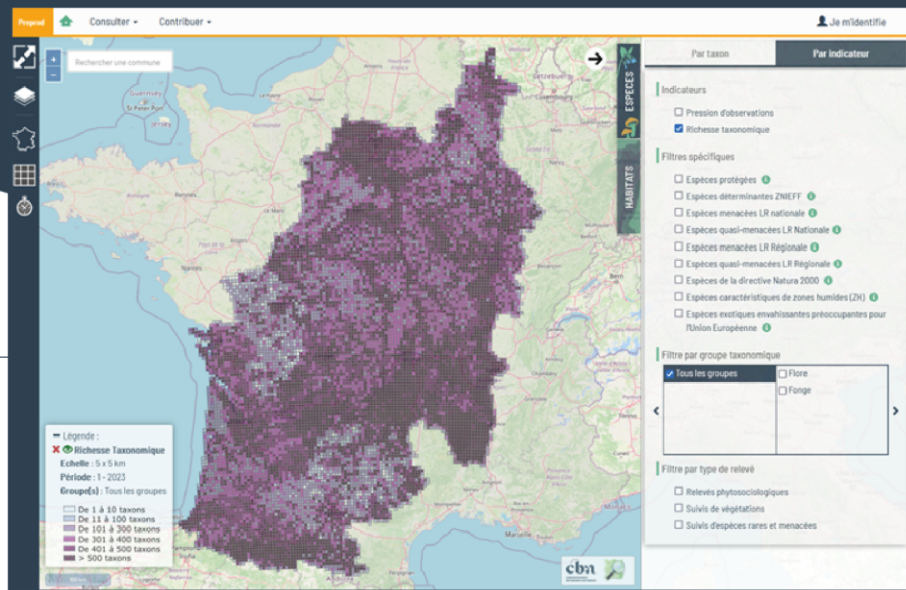
**Citation de l'article :** CANTEGREL R., 2023. La question du polymorphisme chez le Pin à crochets dans les Pyrénées. 2. La diversité génétique de *Pinus uncinata* aux Pyrénées. *Le Monde des plantes*, 520 [2016] : 19-25.



**CONSERVATOIRES  
BOTANIQUE NATIONAUX**  
BASSIN PARISIEN-MHNN  
MASSIF CENTRAL  
PYRÉNÉES ET MIDI-PYRÉNÉES  
SUD-ATLANTIQUE

Interface graphique de  
l'outil LOBELIA. © CBNPMP

## LOBELIA SYSTÈME D'INFORMATION FLORE - FONGE - VÉGÉTATIONS - HABITATS



### LOBELIA, SYSTÈME D'INFORMATION SUR LA BIODIVERSITÉ VÉGÉTALE PARTAGÉ PAR 4 CBN OUVERTURE AU PUBLIC : MI-OCTOBRE 2023 À L'ADRESSE <https://lobelia-cbn.fr/>

Depuis trois ans, les Conservatoires botaniques nationaux du Bassin parisien, du Massif central, des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, et Sud Atlantique, collaborent activement dans une démarche de mutualisation de leurs systèmes d'informations et de ressources. Au cœur de cette initiative, se trouve l'outil Lobelia, initialement développé par le CBN Sud-Atlantique.

La vocation de Lobelia va bien au-delà de la simple gestion des données, car il permet également de garantir leur validation et leur diffusion. Lobelia s'affirme comme un pilier technologique pour les quatre Conservatoires botaniques nationaux impliqués, dont la mission est de connaître et préserver les plantes sauvages, les champignons, les végétations et les habitats naturels. Cet outil est destiné à faciliter la coopération et la collaboration entre les acteurs engagés dans cette cause.

#### Ouverture au public et validation scientifique

Lobelia facilite la consultation des données de synthèse, des cartes de répartition et des indicateurs, ainsi que des données précises (sur inscription). Parce que la qualité et la fiabilité des données sont fondamentales dans le "porter à connaissance", Lobelia permet d'accéder aux informations de validation les plus récentes. En effet la validation scientifique des données est confiée à l'expertise des CBN au niveau régional.

#### Une collaboration active dans le réseau des Conservatoires botaniques nationaux

La gouvernance du projet incarne cette vision collaborative en associant les équipes des systèmes d'information des quatre Conservatoires botaniques nationaux impliqués. Grâce à cette approche concertée, les Conservatoires botaniques nationaux peuvent pleinement exploiter leurs compétences et leurs ressources pour soutenir leur mission de préservation de la biodiversité et de diffusion des connaissances au sein de leurs régions respectives.

Cette démarche collective garantit une gestion durable de l'outil et renforce l'impact positif de leur action conjointe. Ce travail collaboratif a déjà porté ses fruits, en mettant à disposition un outil fonctionnel et les équipes de ces quatre Conservatoires continuent de travailler en étroite coopération pour consolider l'outil existant et améliorer constamment ses fonctionnalités afin de mieux répondre aux besoins de ses utilisateurs.

Cette démarche témoigne de la capacité des conservatoires botaniques engagés à relever les défis actuels et futurs liés à la conservation de la flore et de leurs habitats naturels.

**4 CBN actuellement**  
**21 millions de données**  
**49 départements concernés**



## LA QUESTION DU POLYMORPHISME CHEZ LE PIN A CROCHETS DANS LES PYRENEES.

3. L'ORIGINE PALEOCHOROLOGIQUE DU POLYMORPHISME DE *PINUS UNGINATA*.

par Renaud CANTEGREL

337 camin Salièr, F-64000 Pau, renaudcantegrel@orange.fr

**Résumé :** Les précédents articles traitant du Pin à crochets publiés dans *le Monde des Plantes* synthétisent les résultats issus des principales études phénotypiques et génotypiques visant à quantifier la variabilité morphologique et la diversité génétique de ce conifère dans les Pyrénées. Ce troisième article s'attache à montrer que la diversité génétique de *Pinus uncinata* trouve avant tout son origine dans la reconquête des Pyrénées consécutive à la dernière période glaciaire. Une partition de l'espèce en trois grands types de Pin à crochets est proposée pour la chaîne pyrénéenne.

**Mots clés :** *Pinus uncinata*, Pyrénées, glaciation, fragmentation, refuges, colonisation, migration, polytypie génétique

Un premier article paru dans ce numéro du *Monde des Plantes* (pp. 11-18) fait le point de la variabilité morphologique du Pin à crochets dans les Pyrénées. Un deuxième article (pp. 19-25) résume les acquis récents relatifs à sa diversité génétique. Il relève certaines discontinuités ou similarités génétiques entre populations pyrénéennes en relation avec les contrastes géographiques existant entre massifs.

Ce troisième article interprète la structure génétique du Pin à crochets en fonction de la recolonisation différentielle des massifs pyrénéens durant la décrue tardiglaciaire et holocène.

#### L'origine mouvementée de la colonisation des Pyrénées par *Pinus uncinata*

Sous la forme spécifique qu'on lui connaît aujourd'hui, *Pinus uncinata* Ramond ex DC. aurait une origine finipliocène (Cantegrel, 2019). Tenter d'expliquer la diversité génétique observée chez ce conifère majeur des altitudes pyrénéennes passe nécessairement par la reconstitution des routes migratoires suivies par les systèmes arborés auxquels il participe au cours du Pléistocène. Où donc se réfugie le Pin à crochets des Pyrénées durant les glaciations quaternaires ?

#### La persistance de refuges arborés en montagne et en piémont

Les disciplines du paléoenvironnement, telles que la palynologie et l'anthracologie, et plus généralement le recueil des témoignages fossiles de certains sédiments, permettent de reconstituer le long cheminement de *Pinus uncinata* au cours des 18 derniers millénaires dans les Pyrénées (Galop, 2013). Auparavant, on relève seulement l'occurrence régulière de pollens du Pin (indistinctement Pin à crochets ou sylvestre) durant toute la période glaciaire, sans pouvoir préciser les sites d'émission. Probablement s'agit-il à l'époque de peuplements épars du piémont où la végétation dominante présente un caractère steppique. Or, si l'extension maximale des glaciers pyrénéens semble remonter à plus de 60 000 ans, on considère qu'à la fin du dernier épisode glaciaire<sup>1</sup> ils persistent au versant nord à basse altitude jusque vers

17 500 – 15 000 cal BP<sup>2</sup> (Jalut & Turu i Michels, 2006). Plus globalement, durant cette période, la moyenne montagne de l'axe pyrénéo-cantabrique demeure très longtemps englacée vers 1 300-1 500 mètres, au moins sur le versant atlantique. Cette persistance correspond au schéma général, même si la situation se révèle plus contrastée selon l'exposition des bassins orographiques vis-à-vis des grands flux atmosphériques. En effet, on constate "le long du versant méridional des Pyrénées, un gradient est-ouest décroissant des accumulations neigeuses et une réduction consécutive de la longueur des appareils glaciaires" (Jalut & Turu i Michels, 2006).

Cependant, l'englacement de la moyenne montagne jusqu'à la fin de la période glaciaire, vers 15 000 cal BP dans les Pyrénées, n'empêche nullement la persistance de refuges arborés sur des sites particuliers dans un environnement périglaciaire. Ainsi a-t-on pu mettre en évidence aux Alpes occidentales l'occurrence de quelques arbres alticoles, dont *Pinus uncinata* et *P. mugo* Turra (*P. mugus* Scopoli), dès avant 11 000 cal BP grâce à diverses empreintes ligneuses découvertes dans des travertins ou des macrorestes extraits de sédiments lacustres ou alluviaux (Carcaillet & al., 2018). Selon les auteurs, ces occurrences précoces dans une région de haute montagne témoignent de la survie depuis le dernier épisode glaciaire d'îlots de conifères ou de Bouleau dominant des vallées alpines remplies de glaciers.

#### Le rôle majeur des refuges pyrénéo-cantabriques

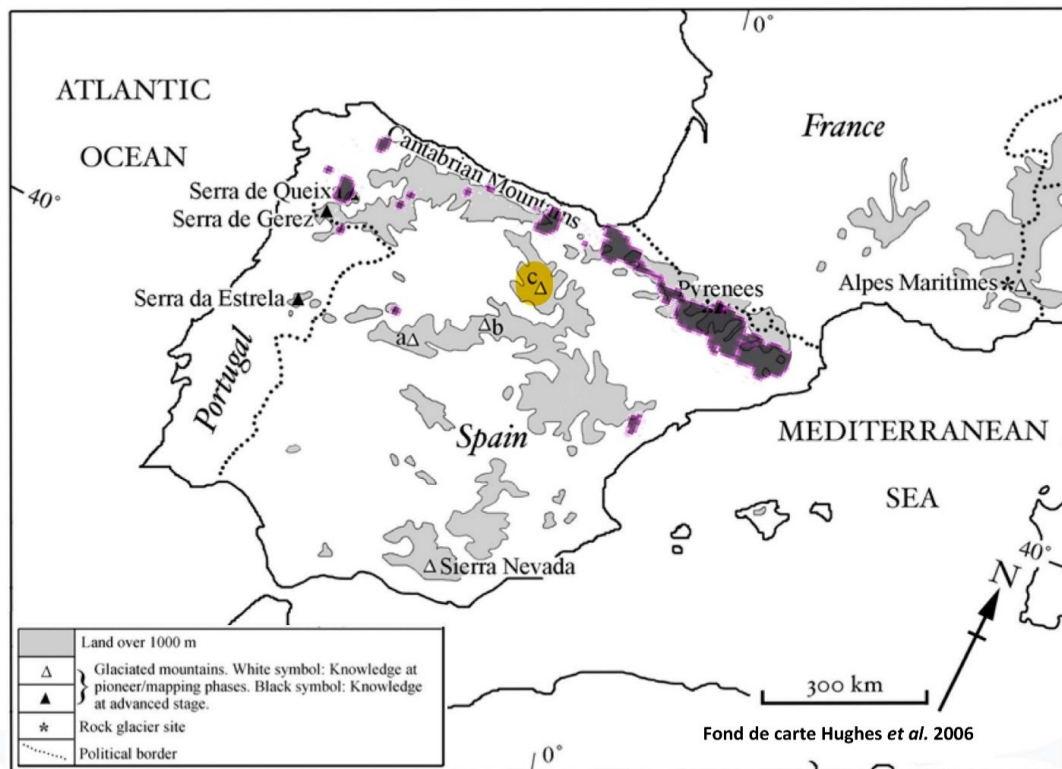
Divers modèles climatiques visant à reconstituer les tendances régnant durant le dernier maximum glaciaire (LGM, vers 21 000 BP) et le milieu de l'Holocène (6 000 BP) servent de scénarios prédictifs pour la distribution ancienne de diverses essences. Dans la péninsule ibérique, Marta Benito Garzón & al. (2007) mettent en évidence le rôle majeur joué par le piémont pyrénéen et les montagnes du nord-ouest offrant de vastes zones refuges à nombre d'arbres européens durant ces périodes. Parmi bien d'autres espèces, ils montrent une concentration potentielle de *Pinus uncinata* du côté des Prépyrénées et même des sierras internes en même temps que l'existence possible de refuges plus ou moins étendus dispersés dans les Monts cantabriques, les montagnes de Galice, et l'extrémité orientale des Monts ibériques (cf. carte paléochorologique UGAMP<sup>3</sup> en figure 1). Ces sites sont confirmés par un grand nombre d'analyses palynologiques qui cependant ne permettent pas d'aisément distinguer *Pinus uncinata* de *P. sylvestris* L. Le Sylvestre en effet, moins alticole, trouve largement asile dans la plupart des montagnes de la péninsule.

<sup>1</sup> Selon Jalut & Turu i Michels (2006) « l'englacement maximum des Pyrénées lors du dernier épisode glaciaire s'était produit avant le dernier maximum glaciaire (Last Glacial Maximum : LGM) situé entre environ 24 000 et 18 000 cal BP. »

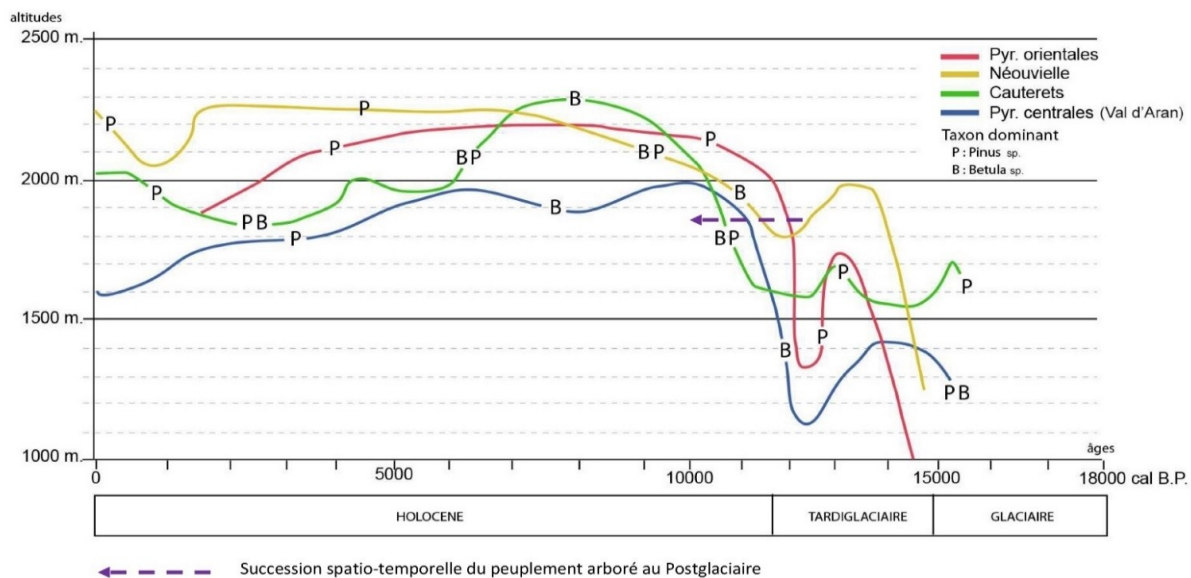
<sup>2</sup> Âges radiocarbones calibrés avant le présent (BP : *before present*) conventionnellement fixé à l'année calendaire 1950.

<sup>3</sup> *Universities global atmospheric modelling program* : modèle prédictif britannique fondé sur une réduction de température annuelle de 3.7 à 4.2°C du LGM par rapport au présent, ainsi qu'un refroidissement plus marqué des océans que des continents.





**Figure 1 :** Distribution potentielle de *Pinus uncinata* dans la péninsule ibérique durant le dernier maximum glaciaire (Benito Garzón & al., 2007). Liseré violet : possibles refuges de *P. uncinata* au cours du dernier maximum glaciaire (LGM), en jaune : Sierra Cebollera (c) à l'extrémité NW des Monts ibériques.



**Figure 2 :** Colonisation des espaces d'altitude par les formations arborées après la dernière glaciation (d'après Aubert, 2001, in Galop, 2013, modifié).

Un argument supplémentaire en faveur de l'existence ancienne du Pin à crochets en des retraites fort éloignées de sa distribution actuelle réside dans la découverte d'hybrides cryptiques au sein de peuplements ibériques de Pin sylvestre. Ainsi par exemple Fajardo Alcántara (2011) met-elle en évidence, sur la base de traits anatomiques et morphologiques des aiguilles, la persistance de rares individus rapportés à l'hybride *Pinus x rhaetica* Brügger (= *P. sylvestris* x *P. uncinata*) dans une pineraie sylvestre en montagne de León (Fajardo Alcántara, 2011), témoins de

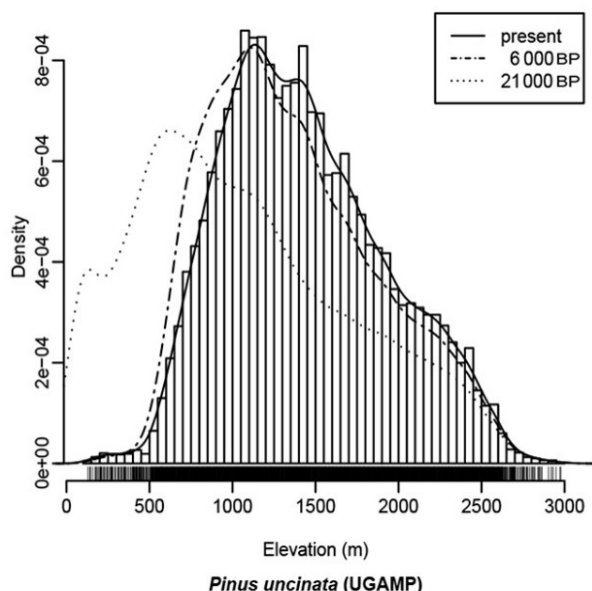
généiteurs Pin à crochets aujourd'hui disparus<sup>4</sup>. L'auteur conclut qu'autrefois existait dans les Monts cantabriques un "étage du Pin à crochets", éliminé du paysage par l'action de l'homme et de ses troupeaux.

<sup>4</sup> De même, d'après un diagnostic fondé sur les chlorotypes spécifiques (ADN<sub>cp</sub>), Jasińska & al. (2010) démontrent l'existence d'hybrides cryptiques dans une population isolée de Pin sylvestre à la Sierra de Neila (extrémité W des Monts ibériques), avec *Pinus sylvestris* comme arbre-mère et *P. uncinata* comme pollinisateur.

### La reconquête arborée des Pyrénées

Il semble exclu que les populations cantabriques, tout comme les peuplements insulaires des Monts ibériques (Cebollera et Gúdar) puissent contribuer à recoloniser les Pyrénées au Tardiglaciaire. D'abord à cause de la distance séparant les Asturies et la Galice des Pyrénées, et de l'ampleur de la dépression de l'Èbre intercalée entre la cordillère et le Système ibérique. Ensuite parce qu'à l'époque existe aux avant-monts méridionaux des Pyrénées une ressource arborée conséquente de première proximité (figure 1), sans même invoquer les éventuels refuges intramontagnards composés d'îlots de Pin à crochets. On peut en définitive considérer que les deux populations relictuelles des Monts ibériques représentent les uniques témoignages d'une répartition extra-pyrénéenne non négligeable de *Pinus uncinata* dans la moitié nord de la péninsule jusqu'à la moitié de l'Holocène.

En conséquence le début de la recolonisation tardiglaciaire des Pyrénées s'effectue essentiellement selon toute vraisemblance à partir des vastes refuges paléochorologiques du Pays basque, de l'Aragon et de la Catalogne. À l'échelle des massifs pyrénéens, la conquête des espaces d'altitude libérés de l'emprise du gel peut être comprise par le dépouillement d'abondantes archives polliniques ainsi que par l'examen des stomates fossiles de conifères. Le traitement statistique de l'ensemble de ces données permet à Sandrine Aubert d'évaluer les fluctuations altitudinales de la limite supérieure des formations boisées au cours de 18 derniers millénaires (figure 2, modifiée d'après Galop, 2013). On constate que dès la fin du Tardiglaciaire (il y a environ 12 000 ans) les formations à Bouleau et à Pin commencent à pénétrer aux altitudes correspondant à l'étage subalpin d'aujourd'hui.



**Figure 3 :** La migration altitudinale de *Pinus uncinata* atteint en moyenne 500 mètres entre la LGM et la 1<sup>re</sup> moitié de l'Holocène (Benito Garzón & al., 2007).

Plus largement au nord de la péninsule ibérique, à en croire Benito Garzón & al. (2007), la densité modale des peuplements de *Pinus uncinata* progresserait de 500 mètres en altitude, entre le dernier maximum glaciaire et le milieu

de l'Holocène, passant d'environ 600 ou 700 mètres il y a 21 000 ans à 1 100 ou 1 200 mètres vers 6 000 BP (figure 3<sup>5</sup>). Par la suite, le Pin à crochets continuerait sa migration ascensionnelle jusqu'à nos jours, mais sans bouleversement de sa distribution altitudinale.

Mais la colonisation de l'ensemble des massifs pyrénéens n'est pas synchrone. Si l'on s'intéresse plus particulièrement à la tranche d'altitude 1 800-1 900 m (flèche en tirets violets figure 3) au versant nord pyrénéen<sup>6</sup>, on observe que la conquête postglaciaire débute, selon des modalités différentes, par les Pyrénées orientales (Pin), puis par le massif du Néouvielle suivi du val d'Aran (Bouleau), pour finir dans les montagnes de Cauterets (Bouleau et Pin). *Il existerait donc un gradient chronologique sensiblement est-ouest de recolonisation arborée en altitude au début du Postglaciaire* (Galop, 2013). Bien sûr, cette conquête des milieux subalpins par les ligneux ne recrute pas exclusivement le Pin à crochets. Le Bouleau en effet y paraît omniprésent, au point même de dominer durant la 1<sup>re</sup> moitié de l'Holocène les paysages d'altitude des Pyrénées centrales, où *Pinus uncinata* n'acquiert une place prépondérante qu'à partir de 6 000 ans BP (Aubert 2001, in Galop, 2013).

On peut enfin tenter d'établir un lien entre progression tardiglaciaire du Pin à crochets et variation méridienne de ses traits biométriques : *le gradient chronologique de mise en place du peuplement subalpin à partir des Pyrénées orientales s'accompagne chez Pinus uncinata d'une variation clinale des dimensions de son cône dont la taille décroît d'est en ouest* (cf. 1<sup>er</sup> article, p. 13 : Différenciation géographique des populations).

### Vers une partition polytypique de *Pinus uncinata* aux Pyrénées

#### Les acquis biologiques et paléochorologiques

La présente synthèse se propose d'apporter un éclairage sur les grands traits du polymorphisme chez le Pin à crochets des Pyrénées :

- les caractères de l'aiguille accusent une différence entre l'est de la chaîne et les autres provenances ;
- la grosseur du cône connaît une variation clinale ouest-est positive dans la zone axiale, et la population marginale du Pinet présente un type singulier de strobile à taille réduite ;
- les marqueurs terpéniques discriminent fortement les deux seules populations occidentales testées : Anie et Néouvielle, avec une différenciation des peuplements par tranches d'altitude ;

<sup>5</sup> Il est surprenant de constater que les 3 courbes balisant la migration verticale de *Pinus uncinata* reproduites en fig. 1 possèdent pratiquement la même amplitude, avec des altitudes grossièrement étagées de 100 à 2 900 mètres. Ce qui signifierait l'existence au LGM de refuges diffus en haute altitude (> 2 500 m), soit au-dessus de l'ELA (v. plus loin § 2.2), proposition en réalité inimaginable ! En revanche l'altitude modale de 1 100 ou 1 200 m paraît faible pour des populations naturelles de Pin à crochets, notamment parce que son concurrent le Pin sylvestre peut à ce niveau davantage trouver son optimum écologique, au moins en soulane, aussi bien aujourd'hui que vers 6 000 BP. Ces quelques objections tendent à prouver les limites du modèle UGAMP, comme probablement d'autres modèles bioclimatiques, pour reconstituer la paléochorologie du Pin à crochets.

<sup>6</sup> Il est probable qu'au versant sud des Pyrénées, la représentation de *Pinus sylvestris* intervienne massivement aux dépens de *Pinus uncinata* dans les diagrammes polliniques.

- l'ADN des chloroplastes prouve la similarité génotypique des populations orientales, contrastant avec l'hétérogénéité des provenances de l'ouest ;
- les génotypes de la zone axiale diffèrent nettement de ceux des massifs périphériques, notamment Pinet et sierra de Guara.

Par ailleurs les quelques jalons relatifs aux migrations de *Pinus uncinata* tendent à prouver une longue série de flux et de reflux du conifère depuis le dernier maximum glaciaire :

- persistance de refuges arborés en montagne et dans les chaînons méridionaux des Pyrénées ;
- disparition du Pin à crochets de la Cordillère cantabrique et survie de deux populations relictuelles dans les Monts ibériques ;
- reconquête de la chaîne pyrénéenne à partir des massifs orientaux.

Ces migrations générales sont à confronter aux modalités de l'englacement reconnues extrêmement contrastées à l'échelle des Pyrénées.

### Le différentiel nord-sud d'englacement pyrénéen durant le maximum würmien

Selon Calvet (2004) le maximum glaciaire se traduit aux Pyrénées par une inégalité considérable de l'englacement selon le versant considéré : au nord le niveau d'équilibre glaciaire<sup>7</sup> se relève de 1 200 à 1 600 mètres d'altitude selon un gradient W-E, mais remonte bien plus encore au sud où il atteint 2 100 à 2 300 m. À tel point que l'ubac de la chaîne pyrénéenne héberge les trois quarts de la couverture glaciaire de l'époque (Calvet, 2004). Cette forte asymétrie d'origine climatique s'illustre clairement sur la carte extraite de Crest & al. (2017) où l'on constate que les montagnes catalanes demeurent largement libres de glace (figure 4). Apparaît en leur sein la césure nette causée par le sillon du Sègre, affluent de l'Èbre qui prend sa source dans la vaste dépression intramontagnarde de la Cerdagne (prolongée au nord par le Capcir) pour cheminer à l'ouest vers le bassin d'Urgell en longeant le chaînon Puigmal-Cadi.

À l'autre extrémité de la chaîne, le massif karstique d'Anie (Belagua – Larra – La Pierre-Saint-Martin) recouvre la terminaison occidentale de la zone primaire axiale et demeure peu éloigné du piémont basque où stationnent *Pinus uncinata* (figure 2) et *Pinus sylvestris* durant le LGM. Au sud, la longue dépression synclinale de l'Aragon court parallèlement aux Prépyrénées facilitant les transits ouest-est. Enfin, des Pyrénées centrales à la Catalogne les larges vallées intérieures drainant le versant méridional (Cinca, Noguera) offrent autant de voies de pénétration vers l'amont, leurs glaciers ne s'abaissant guère sous l'altitude de 800 mètres durant leur expansion maximale (Calvet, 2004).

### Répartition polytypique du Pin à crochets pyrénéen

Le réchauffement climatique enregistré en fin du dernier épisode glaciaire initie la reconquête végétale progressive de la chaîne des Pyrénées. Bien sûr, les hautes altitudes non englacées subissent toujours des conditions périglaciaires interdisant l'implantation des arbres ou même des ligneux frutescents. Dans cet environnement hostile, seuls quelques

refuges arborés d'altitude moins élevée peuvent servir de modeste base avancée à la fondation d'un front de conquête matérialisant une *treeline* discontinue. De même, les refuges périphériques des Prépyrénées, comme celui de la sierra de Guara au sud ou du plateau de Sault au nord, contribuent à la colonisation des espaces libérés en altitude. Mais, on l'a vu, le gros du recrutement s'effectue à partir des pineraies du piémont méridional, et la pénétration amont profite des grands corridors structuraux évoqués plus haut.

Étant donnée l'asymétrie de la chaîne pyrénéenne entre son versant méditerranéen et son revers atlantique, la migration ascendante débute sûrement par la marge méditerranéenne dès le Tardiglaciaire. Et tout spécialement par la vallée du Sègre qui donne accès à la dépression cerdane et aux massifs contigus du Puigmal à l'est et du Carlit au nord. De même, la moyenne montagne andorrane demeure accessible via la dépression d'Urgell et le talweg de la Valira, alors que les massifs du Pallars émergent des glaciers valléens de la Noguera Pallaresa et de ses affluents. Quant aux sierras aragonaises elles deviennent en partie libres de gel permanent sur les interfluvies séparant des langues glaciaires en voie de rétraction.

Comme mentionnée plus haut la colonisation de nouveaux habitats montagnards issus de la frange périglaciaire des Pyrénées ne mobilise pas forcément d'emblée le Pin à crochets suivi de son acolyte le Sylvestre. Comme le Génévrier nain, le Bouleau, *Betula pubescens* Ehrh. (et, à un degré moindre, *Betula pendula* Roth.) joue en maints endroits un rôle pionnier durant le Postglaciaire, notamment dans les Pyrénées centrales (Aubert & al., 2004) où sa capacité à adopter un port buissonneux lui permet d'affronter les accumulations de neige persistante, aptitude que ne possède pas le Pin à crochets (Cantegrel, 2019).

Enfin aux marges occidentales des glaciers pyrénéens, le massif d'Anie héberge probablement peu à peu les immigrants originaires des pineraies basques, sans attendre les renforts de *Pinus uncinata* en provenance des Pyrénées centrales.

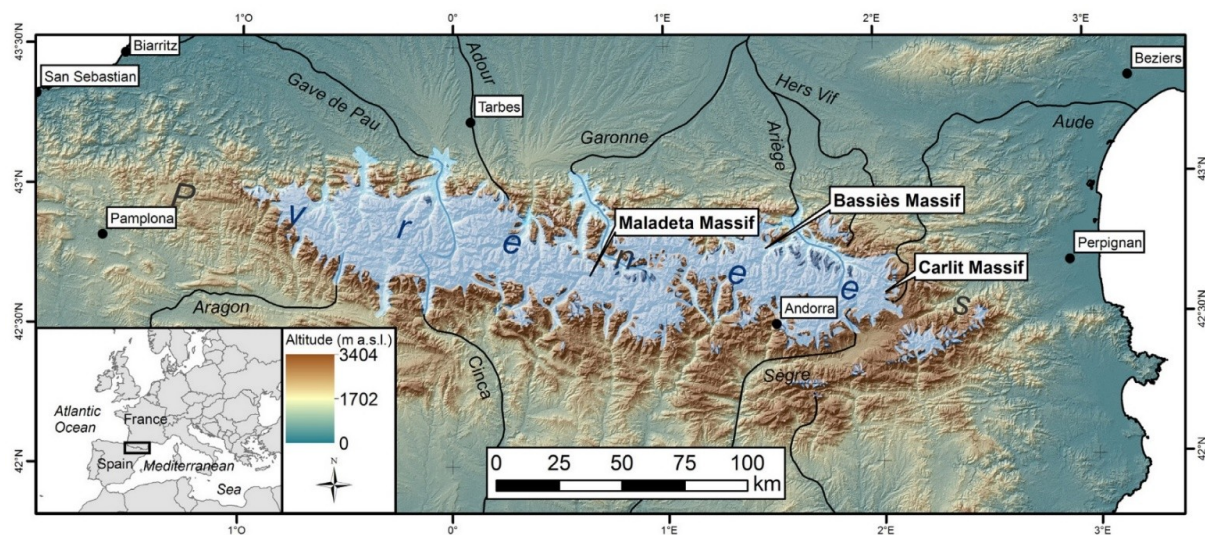
Compte tenu de l'ensemble des voies de migration convergeant vers les hauteurs pyrénéennes au Tardiglaciaire et participant à la fondation de la métapopulation subalpine de Pin à crochets durant la première moitié de l'Holocène, on peut tenter de traduire la différenciation polytypique de *Pinus uncinata* sous forme d'hypothèse cartographique (figure 5).

On y distingue schématiquement trois groupes de *pools* géniques selon les corridors migratoires empruntés par *Pinus uncinata* et suivant l'enchaînement chronologique de la colonisation :

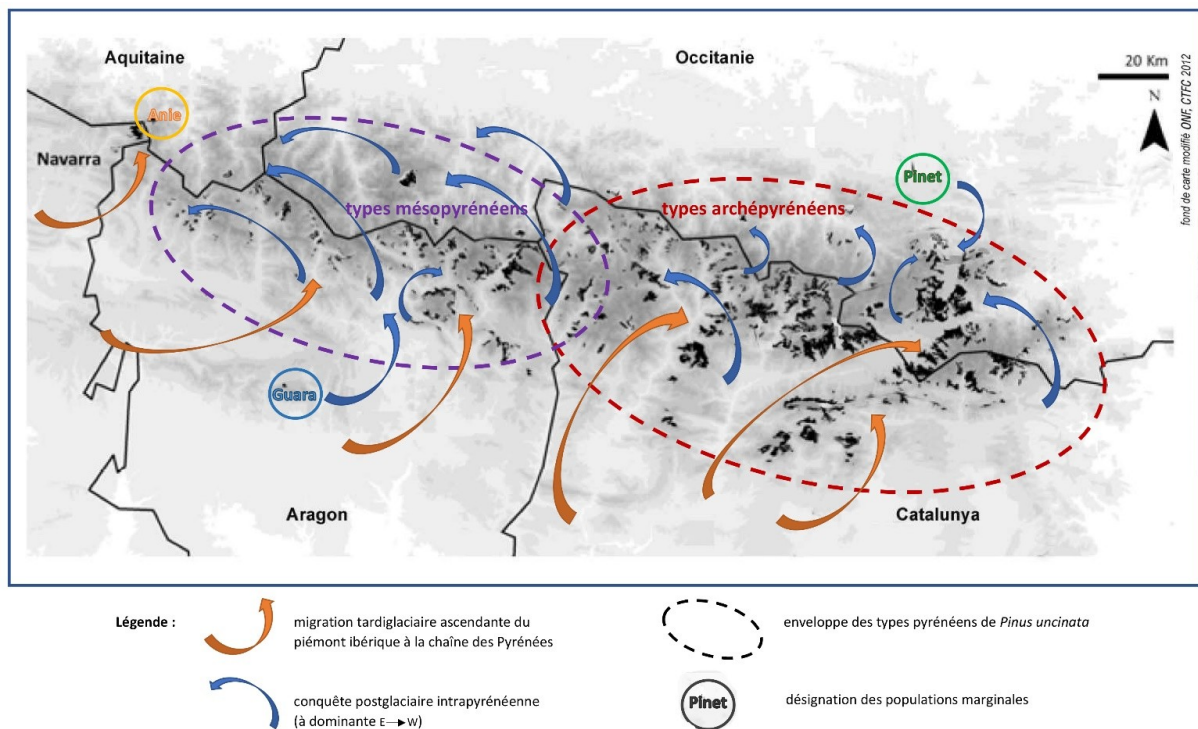
- les types archépyrénéens correspondent aux fondateurs primitifs installés dès le début du Tardiglaciaire à l'orient des Pyrénées où l'englacement se révèle le moins prégnant ;
- les types mésopyrénéens résultent de la "conquête de l'Ouest" effectuée au cours de la décrue glaciaire par les descendants des pionniers installés pour l'essentiel dans le noyau oriental ;
- les types marginaux regroupent l'ensemble hétérogène des populations périphériques aux *pools* géniques bien différenciés dus à leur isolement prolongé (populations insulaires de Guara et du Pinet) ou à leur modalité singulière de migration (Anie).

<sup>7</sup> *Equilibrium line altitude (ELA)* : altitude où le bilan annuel entre accumulation et ablation glaciaires est nul.





**Figure 4 :** Asymétrie de l'englacement des Pyrénées lors du dernier maximum glaciaire. Au cours du LGM, le versant méditerranéen des Pyrénées offre de larges zones montagnardes dépourvues de glaciers. En bleuté : englacement du maximum würmien (Calvet & al., 2011, in Crest & al., 2017 modifié).



**Figure 5 :** Hypothèse cartographique de la différenciation polytypique du Pin à crochets aux Pyrénées : les différents types pyrénéens de *Pinus uncinata* résultent de migrations complexes à la suite de la décrue glaciaire.

Sur le plan de la dynamique des populations, on aurait donc affaire à une métapopulation pyrénéenne composée d'un noyau de diversification ("la patrie du Pin à crochets" selon l'expression de Gaussen) regroupant les populations de l'est des Pyrénées à uniformité génétique remarquable, et de "pas japonais" (*step-stones*), populations connectées servant de relais ou de "tremplin" dans la progression du Pin à crochets vers l'ouest. Ce modèle de connectivité se trouve conforté à la fois par la disparité génétique des types mésopyrénéens et par le constat selon lequel les populations orientales embrassent la totalité de la diversité chlorotypique pyrénéenne.

À noter que si les phases majeures d'extension de l'aire du Pin à crochets suivent un gradient chronologique est-ouest, les flux de gènes semblent circuler aujourd'hui préférentiellement dans le sens inverse, au moins en

*Pyrénées centrales et occidentales.* Ainsi l'autarcie génétique de la population marginale d'Anie s'expliquerait-elle par la quasi-absence d'apports polliniques lointains, contrairement aux massifs internes qui eux bénéficieraient d'un écoulement de gènes orienté suivant les circulations atmosphériques ouest-est dominantes sur le versant atlantique des Pyrénées (Cantegrel, 1983).

*L'analyse de marqueurs morphologiques, biochimiques et moléculaires dévoile une part de la diversité génétique du Pin à crochets jusque dans son aire pyrénéenne. La structuration des discontinuités observées s'expliquerait à la fois en vertu des grands contrastes climatiques et géographiques des Pyrénées mais également selon le rythme chronologique de la reconquête de ces montagnes depuis les*

refuges piémontais et intramontagnards durant la déglaciation.

Au terme de ces trois articles dédiés au Pin à crochets, il reste que les données disponibles dans la "littérature" scientifique, relatives au polymorphisme de *Pinus uncinata* comme d'autres essences forestières, semblent parfois suspectes tant au niveau de leur exhaustivité que de leur pertinence. Le choix de l'échantillonnage ou des techniques d'analyses peuvent à l'issue d'un examen attentif se révéler en effet contestable. De surcroît les modes opératoires automatisés et sophistiqués aujourd'hui à la disposition des chercheurs risquent de masquer les problématiques résultant des observations relevées par les praticiens et les auteurs anciens.

Enfin, le développement tous azimuts des techniques modernes d'investigation de la diversité génétique neutre tend à occulter la variabilité adaptative des essences forestières, notamment celle de conifères confrontés à l'hétérogénéité et l'instabilité exacerbées des milieux en montagne.

La dendrologie oblige à l'excellence d'une démarche scientifique rigoureuse et pluridisciplinaire, ainsi qu'au partage des savoirs et compétences issus des pratiques de terrain. *Pinus uncinata*, conifère emblématique des Pyrénées connaissant depuis le XX<sup>e</sup> siècle une expansion accélérée aux dépens des estives d'altitude, vaut bien ces précautions et ces égards.

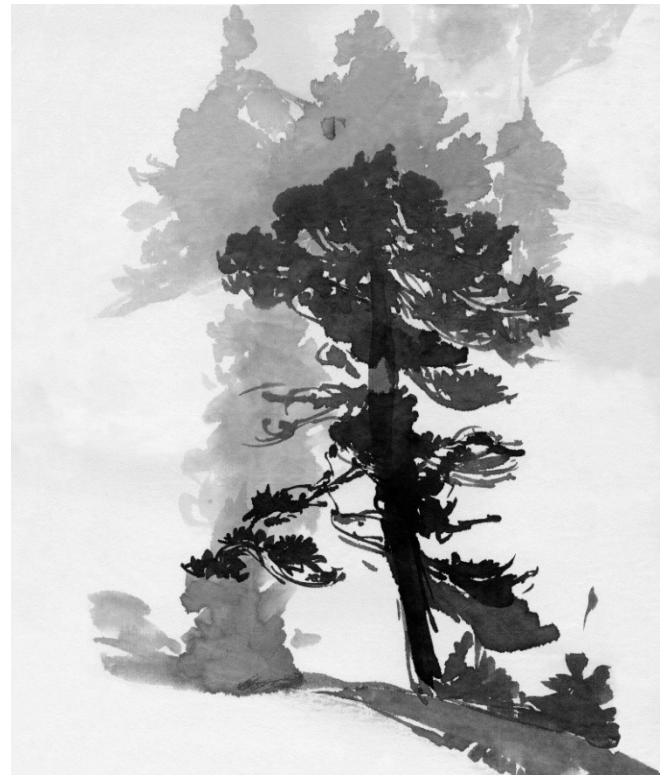
### Bibliographie

- AUBERT S., BELET J.M., BOUCHETTTE A., OTTO T., DEBOUBAT J.J., FONTUGNE M. & JALUT G., 2004. Dynamique tardiglaciaire et holocène de la végétation à l'étage montagnard dans les Pyrénées centrales. *C. R. Biologies*, 327 : 381-388.
- BENITO GARZÓN M., SÁNCHEZ DE DIOS R. & SÁINZ OLLERO H., 2007. Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene. *Ecography*, 30: 120-134.
- CALVET M., 2004. The Quaternary glaciation of the Pyrenees. *Developments in Quaternary Science*, 2: 119-128.
- CANTEGREL R., 1983. Le Pin à crochets pyrénéen : Biologie, Biochimie, Sylviculture. In : *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 2-3 : 87-330.
- CANTEGREL R., 2019. De l'origine des Pins de montagne européens. *Revue forestière française*. LXXI (3) : 249-268.
- CARCAILLET CH., LATIL J.L., ABOU S., ALI A., GHALEB B., MAGNIN F., ROIRON P. & AUBERT S., 2018. Keep your feet warm? A cryptic refugium of trees linked to a geothermal spring in an ocean of glaciers. *Glob Change Biol.*, 2018: 1-12.
- CREST Y., DELMAS M., BRAUCHER R., GUNNEL Y., CALVET M. & ASTER TEAM, 2017. Cirques have growth spurts during deglacial and interglacial periods: Evidence from <sup>10</sup>Be and <sup>26</sup>Al nuclide inventories in the central and eastern Pyrenees. *Geomorphology*, 278: 60-77.
- FAJARDO ALCÁNTARA M., 2011. *Caracterización e identificación de posibles ejemplares de Pinus x rhaetica Brügger en el pinar de Puebla de Lillo (León)*. Universidad Politécnica de Madrid, Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal, 112 p. + ann.

GALOP D., 2013. Jalons pour une histoire du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond ex DC) dans les Pyrénées. In : *Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) aux Pyrénées*. Office national des forêts, *Dossiers forestiers*, 25 : 30-36.

JALUT G. & TURU I MICHELS V., 2006. La végétation des Pyrénées françaises lors du dernier épisode glaciaire et durant la transition Glaciaire-Interglaciaire (Last Termination). In : J.M. Fullola, N. Valdeyron & M. Langlais (dir.), *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental*. Homenatge Georges Laplace. XIV Col·loqui internacional d'arqueologia de Puigcerdà, 10-11 XI 2006, Institut d'Estudis Ceretans.

**Citation de l'article :** CANTEGREL R., 2023. La question du polymorphisme chez le Pin à crochets dans les Pyrénées. 3. L'origine paléochorologique du polymorphisme de *Pinus uncinata*. *Le Monde des plantes*, 520 [2016] : 27-32.



Pin à crochets, aquarelle d'Hélène Saule-Sorbé  
© Editions du Pin à crochets