

BULLETIN MENSUEL  
DE LA  
SOCIÉTÉ LINNÉENNE  
DE LYON

SOCIÉTÉ DE SCIENCES NATURELLES, RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE



33 rue Bossuet, F 69006 LYON

SOMMAIRE

- D'HONDT J.-L., POURRIOT R., ROUGIER C., GUIRAL D. – A propos de la découverte du Gastrotriche d'eau douce *Neogossea fasciculata* (Daday, 1905) en Guyane française 209
- LEBRETON P. – *Pinus*, un genre venu du froid. Les Pins : biogéographie, systématique, détermination ..... 193
- Rapport moral du Président pour l'année 2004 ..... 177
- Analyse d'ouvrage ..... 191

CONTENTS

- D'HONDT J.-L., POURRIOT R., ROUGIER C., GUIRAL D. – On the discovery of the freshwater gastrotrich *Neogossea fasciculata* (Daday, 1905) in French Guyana ..... 209
- LEBRETON P. – *Pinus*, a genus that came in from the cold ..... 193
- Book review ..... 191

# ***Pinus*, un genre venu du froid**

## **Les Pins : biogéographie, systématique, détermination**

**Philippe Lebreton**

Laboratoire de Biochimie Végétale de l'Université Lyon I. F 69622 Villeurbanne Cedex  
Adresse personnelle : 56 chemin du Lavoir, F 01700 Beynost

**Résumé.** – Suite aux travaux anatomiques de SHAW les systématiciens subdivisent le genre *Pinus* en deux principaux sous-ensembles, **Haploxyton** (sous-genre *Strobus*) et **Diploxyton** (sous-genre *Pinus*). Le premier est assez homogène et bien individualisé : ses espèces, en majorité asiatiques et très pauvres en isorhamnétine, comptent 5 aiguilles. Le second est hétérogène, avec trois sections majeures définies sur des critères à la fois morphométriques, biogéographiques et biochimiques : *Taedoponderosoides* (néarctique), *Silvestres* (holarctique), *Halepenses* (paléarctique). De multiples corrélations existent entre anatomie, nombre des aiguilles et situation éco-géographique, les **Haploxyton** (moins nombreux) étant majoritairement septentrionaux et cryophiles.

L'isorhamnétine foliaire dérive de la quercétine sous l'action d'une O-méthyl-transférase irréversible ; elle a donc valeur de marqueur dynamique et les taxons riches en flavonols méthylés sont évolués. Inversement, le groupe **Haploxyton**, très pauvre en isorhamnétine, est représentatif de la souche du genre, et le caractère « 5 aiguilles » est à considérer comme primitif. Dans le groupe **Diploxyton**, plus évolué, la tendance s'accroît avec les phylums *Silvestres*, surtout en Europe moyenne, et *Halepenses*, surtout en Méditerranée. Le groupe morphologiquement polymorphe et variable (1 à 8 aiguilles) des pins mexicains de la section *Pseudostrobus* reste à discuter. Néanmoins, d'une manière générale, les pins de régions froides sont plus primitifs que ceux de régions chaudes. Un schéma évolutif général est proposé, qui voit dans l'ancien continent laurásien l'origine du genre *Pinus*, à partir duquel deux phylums américain et eurasiatique ont pu se constituer comme suit : baisse du nombre d'aiguilles et de la représentation du sous-genre **Haploxyton**, hausse de la méthylation (surtout sous climats secs et chauds), augmentation du nombre d'espèces (dans les « culs-de-sac » évolutifs constitués par l'Amérique centrale et la Méditerranée).

Une clé est proposée pour la douzaine de pins susceptibles d'être rencontrés, indigènes ou introduits, en Europe occidentale et centrale. Le nombre et la dimension des aiguilles sont d'abord considérés (avec trois sous-ensembles aux aiguilles respectivement courtes, moyennement longues et longues), puis la taille des cônes et la couleur de l'écorce sont souvent déterminants. La distribution géographique et écologique est également instructive, mais elle peut être prise en défaut par les introductions commises depuis plus d'un siècle par les sylviculteurs.

**Mots-clés :** *Pinus* ; aiguilles, morphométrie, biochimie ; évolution, systématique.

### ***Pinus*, a genus that came in from the cold**

**Summary.** – According to SHAW's anatomical studies, systematists split the genus *Pinus* into two main subsets, **Haploxyton** (subgenus *Strobus*) and **Diploxyton** (subgenus *Pinus*). The first is homogeneous and well individualized ; their species are mainly distributed in Asia, with 5 needles and low isorhamnétin content. The second is heterogeneous,

Accepté pour publication le 5 février 2005

Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 2005, 74 (6).

divided according to morphometric, biogeographical and biochemical criteria into three main sections : *Taedoponderosoides* (Nearctic), *Silvestres* (Holarctic), *Halepenses* (Palearctic). There are multiple correlations between systematics, needle number and ecological localization. **Haploxyton** pines are more scarce, Septentrional and cryophilic.

Isorhamnetin synthesis in the needles is dependent on an irreversible O-methyl-transferase ; consequently this flavonol has dynamic significance and pines with high content in methylated flavonols can be considered as « evolved ». Conversely, the Holarctic **Haploxyton** group, with a very low isorhamnetin content, is representative of the genus origin and the character « 5 needles » is a primitive one. Within the more evolved **Diploxyton** subgenus, the phenomenon is accentuated in the Holarctic *Silvestres* and Palearctic *Halepenses* phyla, particularly in the Mediterranean area. The discussion remains open about the Mexican *Pseudostrobus* section (not studied here), highly polymorphic and variable (1 to 8 needles). Nevertheless, the pines growing in cold countries are more primitive than the « hot pines ». We propose a general scheme, with genus origin located in the early Laurasian continent, from whose two American and Eurasiatic phyla proceed. Simultaneously, needle number and **Haploxyton** representation decrease, methylation and taxonomic diversity increase, particularly under hot and dry climates (as in Mediterranean and Mexican restricted insular and / or mountainous areas).

A key is proposed to distinguish between the dozen pines present in Western and Middle Europe. Needle number and size are considered first (according to three size classes) but cone size and bark colour are often useful. Geographical and ecological distribution is also instructive, but may be confused with artificial afforestation.

Key words : *Pinus* : needles, morphometry, biochemistry ; evolution, systematics.

## I - INTRODUCTION

Au sein des Conifères (ou « résineux » qui, avec 600 espèces environ sur quelque 250 000 plantes vasculaires, représentent néanmoins le tiers des boisements de la planète), le genre *Pinus* est le plus riche en espèces, une centaine environ, de 87 à 125 selon les auteurs ; cette imprécision n'est pas due à une ignorance botanique ou géographique, mais à l'ampleur accordée à la notion d'espèce. Ainsi, le groupe des Pins noirs *Pinus nigra* Arn. peut être réduit à deux grands phylums, respectivement oriental (de l'Autriche à la Crimée) et occidental (de la Corse au Maghreb), ou « pulvérisé » en Pin noir d'Autriche, Pin de Pallas, Pin de Calabre, Pin laricio de Corse, Pin de Salzmann, etc. La richesse du genre *Pinus* le place juste avant le genre *Podocarpus*, devant les Genevriers (*Juniperus*, 65 espèces) et les Sapins (*Abies*, 50 espèces).

La quasi totalité des surfaces résineuses est située dans l'hémisphère Nord ; l'ordre des Pinales ne connaît même qu'une espèce, *Pinus merkusii* (= *P. insularis*), qui dépasse l'équateur vers le sud, dans l'archipel de la Sonde. Les résineux, au feuillage très généralement sempervirent (c'est le cas de tous les Pins, bien que cette persistance soit apparente, car les aiguilles se renouvellent tous les 3-5 ans, sans saison nettement marquée) peuplent deux types de milieux écologiquement ingrats : les montagnes (pénalisation thermique, en hiver, comme dans les Alpes), les milieux secs (pénalisation hydrique, en été, comme en Méditerranée). La sempervirence du feuillage peut d'ailleurs être vue comme une adaptation physiologique et métabolique à de telles ambiances : non seulement la dépense de la synthèse du feuillage est amortie sur une plus longue durée que chez les feuillus caducifoliés (= Angiospermes), mais l'arbre se trouve prêt à « démarrer » dès que les conditions ambiantes lui rede-

viennent favorables (été chaud en montagne, printemps et automne pluvieux en Méditerranée).

Bien que l'Europe occidentale et centrale ne compte qu'une douzaine d'espèces de Pins, notre propos est double : les situer dans le contexte systématique mondial ; fournir une clé de détermination permettant aux botanistes de savoir sous quel couvert s'abritent les « petites fleurs » objet de leur attention, ne serait-ce que d'un point de vue écologique et phytosociologique ; ces arbres sont en effet, non seulement des intégrateurs bioclimatiques, mais de fréquents chefs de file de séries de végétation.

## II - SYSTEMATIQUE : distinction **Haploxyton** / **Diploxyton**

Il y a plus d'un siècle, « *KOEHNE eut l'idée d'utiliser la disposition de l'appareil vasculaire de la pseudophylle (= aiguille). Il constata qu'il existait deux types : Haploxyton, un seul faisceau libéro-ligneux. Diploxyton, deux faisceaux* » (GAUSSEN, 1960). Peu après, ce critère permettait à SHAW (1914) de définir deux sous-genres. Le premier, **Haploxyton** (« soft Pines » des Anglo-Saxons), possède deux sous-sections, *Cembra* et *Paracembra*, généralement constituées de pins à 5 aiguilles d'origine asiatique ou nord-américaine, aux « *gainés scarieuses, membraneuses et semi-transparentes, entourant à la base les faisceaux d'aiguilles caduques* » (LEMOINE, SEBASTIAN, 1974). Le second, **Diploxyton** (« hard Pines »), présente deux (sous)-sections, *Pinaster* et *Parapinaster*, dont les représentants ont le plus souvent 2 ou 3 aiguilles, aux gainés plus ou moins persistantes ; ils peuplent tout le domaine holarctique, Europe moyenne et Méditerranée comprises. Il y a près de trois fois plus d'espèces dans le second groupe que dans le premier (72 vs 28).

Le nombre d'aiguilles par bouquet (ou de « pseudophylles » par « brachyblaste ») a donc valeur macrosystématique, égal en moyenne à 4,3 (écart-type 1,2) chez **Haploxyton** (valeur modale 5) et à 2,8 (1,0) chez **Diploxyton** (valeur modale 2) ; la différence est hautement significative ( $t = 5,63$  ;  $p < 0,001$ ). Mais il existe aussi des pins à 5 aiguilles chez les **Diploxyton** (section *Pseudostrobus*), sur la nature desquels on s'interrogera ci-dessous. Si l'on compare les pins « froids » (continentaux, en Amérique et en Eurasie) et « chauds » (Amérique atlantique et centrale, Extrême-Orient, Méditerranée), aux nombres respectifs de 17 et 11 chez **Haploxyton**, contre 22 et 50 chez **Diploxyton**, la différence est significative ( $\chi^2 = 7,71$  ;  $p = 0,006$ ), le premier sous-genre deux fois plus riche en pins froids que le second (61 contre 31 % des espèces dans chaque sous-genre). Il y a donc relation « triangulaire » entre systématique, morphologie foliaire et éco-géographie : les **Haploxyton** sont en majorité des pins à 5 aiguilles septentrionaux et cryophiles (= thermophobes).

## III - ASPECTS BIOGEOGRAPHIQUES

En se basant sur les données fournies par les traités de CRITCHFIELD et LITTLE (1966), KRÜSSMANN (1972) et GAUSSEN (1960), on peut dresser la carte des Pins (100 espèces) dans les trois continents boréaux : Amérique, Asie et Europe, en distinguant les annexes constituées par les milieux insulaires et / ou montagneux : Amérique « centrale » (= U.S.A. aride + Mexique), Amérique atlantique (sud-est des U.S.A., Caraïbes, Amérique sub-tropicale), Extrême-Orient (Japon méridional, Formose, Vietnam, Philippines, îles de la Sonde), Méditerranée (tabl.1). Si ces annexes sont évidemment plus chaudes que les continents dont elles procèdent, cette chaleur (esti-

vale) s'accompagne de sécheresse en Méditerranée et en Amérique centrale, mais d'humidité en Amérique atlantique et en Extrême-Orient.

Nbre d'aiguilles	1	2	3 (4)	4	5 (6)	Total	Valeur moyenne (écart-type)		
<b>Continent</b>									
<b>Amérique</b>	1	12	26	1	20*	60	3.4 (1.2)		
– N et Pacifique	-	5	5	-	8	18	3.6 (1.3)	froid	
– Atlantique	-	5	7	-	-	12	2.6 (0.5)	chaud humide	
– Centrale	1	2	14	1	12*	30	3.4 (1.1)	chaud sec	
<b>Asie</b>	-	7	6	-	7	20	3.4 (1.3)		
– Continentale	-	3	4	-	6	13	3.7 (1.3)	froid	
– Extrême-Orient	-	4	2	-	1	7	2.7 (1.1)	chaud humide	
<b>Europe</b>	-	17	1	-	2	20	2.4 (0.9)		
– Continentale	-	8	-	-	2	10	2.6 (1.3)	froid	
– Méditerranée	-	9	1	-	-	10	2.1 (0.3)	chaud sec	
<b>Total</b>	<b>1</b>	<b>36</b>	<b>33</b>	<b>1</b>	<b>29</b>	<b>100</b>			
*dont 12 <i>Diploxylon</i> d'Amérique centrale									

Tableau 1

Répartition mondiale de 100 espèces de pins en fonction du nombre de leurs aiguilles

On constate que l'Amérique (= domaine néarctique) abrite 60 % des espèces de Pins, contre 20 % pour l'Asie et pour l'Europe chacune (= domaine paléarctique). Dans les trois cas, les pins xérophiles et / ou insulaires comptent pour (près de) la moitié des espèces, sur de faibles surfaces à considérer comme des foyers d'évolution. En effet (et la remarque vaut également pour les sapins, genre *Abies*, en Méditerranée ou en Extrême-Orient), les zones montagneuses en cause, de surfaces faibles par rapport aux continents eurasiatique et nord-américain, constituent de véritables « cul-de-sac évolutifs », avec des gradients thermiques très marqués entre sommets et littoral : de l'ordre de 3°C / 10 km au Mexique (Perote, 4882 m ; Citlaltepétl, 5699 m), de plus de 5°C en Espagne (Sierra Nevada, 3478 m), de 7°C au Japon (Fuji-san, 3776 m) et même de 10°C / 10 km en Sicile (Etna, 3323 m).

On peut discuter les sous-ensembles biogéographiques précédemment reconnus. D'une part, le nombre moyen d'aiguilles le plus élevé – soit 3,7 et 3,6 – est noté en Asie et en Amérique continentales (= septentrionales), comparées à la Méditerranée, soit 2,1 ; Extrême-Orient, Amérique atlantique et Europe continentale sont en position intermédiaire, avec en moyenne 2,7 et 2,6 aiguilles. D'autre part, une différence significative est observée entre Amérique continentale et Amérique atlantique (3,6 vs 2,6 ;  $t = 2,95$  ;  $p = 0,003$ ), entre Asie continentale et Extrême-Orient (3,7 vs 2,7 ;  $t = 1,76$  ;  $p = 0,046$ ) ; celle entre Europe moyenne et méditerranéenne (2,6 vs 2,1) apparaît également, sans être assurée statistiquement. Le cas de l'Amérique centrale est à considérer à part (voir ci-dessous). Corrélativement, les représentants du sous-genre **Haploxylon** se font de plus en plus rares vers le sud (et l'ouest eurasiatique) : représentant un peu plus de la moitié des espèces en Asie continentale et des deux cinquièmes en Amérique septentrionale (et en Extrême-Orient), ils ne comptent que pour le quart en Amérique centrale et en Europe continentale, et sont absents d'Amérique atlantique et de Méditerranée.

#### IV - MORPHOMETRIE FOLIAIRE

Dans une étude conduite par ailleurs (KAUDUN et LEBRETON à paraître) sur plus de quarante espèces représentatives du genre *Pinus*, nous avons considéré la longueur et le poids des aiguilles en fonction de leur nombre. Si l'on apprécie la finesse des aiguilles en divisant leur longueur L par le poids P d'une aiguille, on obtient apparemment des résultats bien distincts pour chaque type de bouquet (2, 3 ou 5 aiguilles) (tabl.2), ainsi que pour **Haploxyton** et **Diploxyton**.

	Longueur	L / P	L / n.P	Méthylation
<b>2 aiguilles</b> (26)	89 (46) mm	3,36 (1,07)	1,68 (0,53)	22 (12)
<b>3 aiguilles</b> (10)	154 (46) mm	4,29 (1,45)	1,43 (0,48)	13 (12)
<b>5 aiguilles</b> (9)	80 (27) mm	8,75 (2,77)	1,75 (0,55)	5 (03)

Tableau 2

Caractères comparés des espèces de Pins en fonction du nombre de leurs aiguilles

Le rapport L / P vaut en effet 8,15 (3,24) dans le premier cas contre 3,64 (1,24) dans le second ( $t = 4,31$  ;  $p < 0,001$ ) ; pour les trois types de bouquet (2, 3 et 5 aiguilles), les valeurs moyennes sont 3,36 (1,07), 4,30 (1,45) et 8,75 (2,77) respectivement ; la différence est significative, même entre les types 2 et 3 ( $t = 1,88$  ;  $p = 0,03$ ). Ceci prouve que plus les aiguilles sont nombreuses par bouquet, plus elles sont fines. Mais si l'on effectue le calcul par rapport à l'ensemble du bouquet (indice de sveltesse L/n.P), les différences s'effacent entre les deux sous-genres aussi bien qu'entre les trois sections de **Diploxyton**.

Cette constance intragénérique de l'indice de sveltesse du bouquet et sa dispersion relativement faible autour de la moyenne générale des 45 taxons étudiés ( $L / n.P = 1,64 \pm 0,52$ ) amènent à considérer que l'ontogénèse des aiguilles s'effectue à partir d'une même structure initiale commune au genre *Pinus*, soumise à dichotomies successives (fig.1) : si des aiguilles apparaissent inégalement sveltes, c'est surtout en raison du nombre et de la nature des divisions subies à partir du « bouquet congrescent », ou brachyblaste, qui leur est commun. En ce sens, il est curieux que le genre ne connaisse qu'une espèce monophylle (*P. monophylla*) et qu'une espèce tétraphylle (*P. quadrifolia*), toutes deux américaines, malheureusement non analysées ici.

En ce qui concerne les pins « à 5 aiguilles », on se gardera de confondre :

- les espèces du sous-genre **Haploxyton** (*P. cembra*, ..., *P. strobus*, ...) de distribution surtout holarctique et septentrionale. Ils ont été largement échantillonnés ici, à l'exception de *P. cembroides* (constituant majeur d'une des trois sous-sections de la section *Paracembra* KRÜSSMANN *sensu*) ; cette espèce mexicaine, polymorphe et foisonnante, comprend notamment les var. *monophylla* à une aiguille, *edulis* à 2 (plus rarement 3) aiguilles, *cembroides* à 3 (également 2 ou 4-5) aiguilles, *parryana* (à laquelle se rattache *P. quadrifolia*) à 4 (3-5) aiguilles. LEMOINE-SEBASTIAN (1974) regroupe les mêmes taxons dans une section *Parryana* du sous-genre **Haploxyton** (en y ajoutant *P. pinceana*, *nelsoni*, *balfouriana* que KRÜSSMANN range également dans sa section *Paracembra*), section dont elle écrit qu'elle « groupe des formes ayant déjà certains des caractères du sous-genre *Pinus* » (= **Diploxyton**).

- les espèces du sous-genre **Diploxyton** relevant de la section *Pseudostrobus* KRÜSSMANN *sensu*, dont *P. pseudostrobus*, *leiophylla*, *michoacana*, *oaxacana*, *tor-*

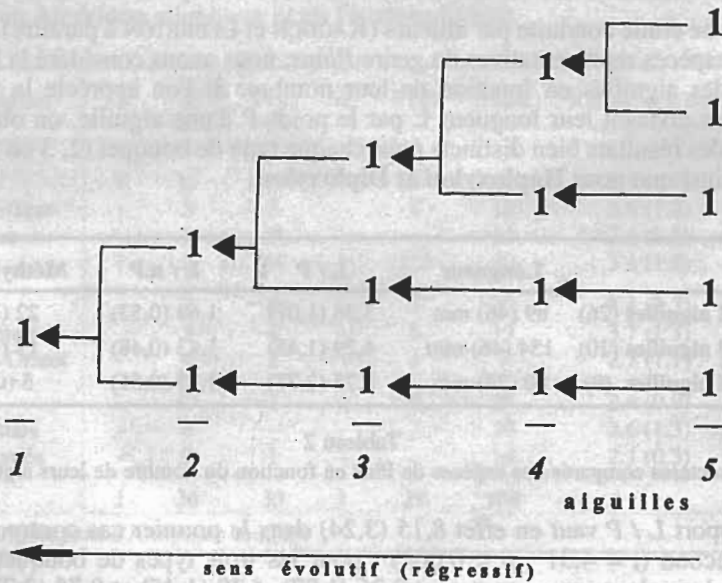


Fig. 1 – Dichotomies des pseudophylles (aiguilles) à partir du brachyblaste (bouquet initial)

*reyana* ; ce groupe à dominante mexicaine est également polymorphe et variable, comptant ainsi *P. teocote* avec 2 à 5 aiguilles, *douglasiana* avec 3 à 5 aiguilles, *duranguensis* avec 5 à 7 aiguilles, et même *montezumae* avec 3 à 8 aiguilles ! Non échantillonnés dans notre étude, ils mériteraient certainement d'être étudiés *per se*, correspondant à des populations plus ou moins « insularisées » en milieux xériques, soumises à des processus micro-évolutifs probablement récents ; on peut admettre que le caractère « 5 aiguilles » est ici de nature non pas primitive, mais sur-évoluée, GAUSSEN *sensu*. Indépendamment de ces pins d'Amérique centrale, les caractères morphologiques et flavoniques se présentent comme suit pour notre échantillon (tabl.3)

	Nombre et des	Longueur des aiguilles	Rapport L / n.P	Indice de méthylation
<b>Amérique</b> (n = 15)	2,9 (1,0)	118 (60) mm	1,78 (0,55)	13 (09)
<b>Asie</b> (n = 10)	3,6 (1,5)	81 (31) mm	1,65 (0,46)	6 (05)
<b>Europe</b> (n = 19)	2,4 (1,0)	99 (49) mm	1,52 (0,53)	24 (13)

Tableau 3  
Caractères comparés des espèces de Pins en fonction de leur répartition géographique

Pour le nombre des aiguilles (mais pas pour leur longueur, ni pour la sveltesse du bouquet), la différence est significative entre Asie et Europe, et entre Asie et Europe + Amérique (respectivement,  $t = 2,40$  ;  $p = 0,01$  ;  $t = 1,98$  ;  $p = 0,03$ ).

## V - BIOCHIMIE FLAVONIQUE

Parmi les flavonols des aiguilles, l'isorhamnétine, ou méthyl-3' quercétine, dérive de la quercétine sous l'action d'une O-méthyl-transférase de nature irréversible ; elle a donc valeur de marqueur dynamique. Sur la quarantaine d'espèces biochimiquement étudiées par nos soins, le taux de méthylation des flavonols des aiguilles est significativement supérieur dans le sous-genre **Diploxyton** à ce qu'il est chez **Haploxyton** : 20 (12) vs 5 (3) ( $t = 6,51$  ;  $p < 0,001$ ). Il y a plusieurs décennies déjà, l'école phytochimique suédoise (NORIN, 1972) avait reconnu l'individualisation des deux sous-genres à partir de la composition phénolique du bois de coeur de pas moins de 80 espèces. Ainsi, la distinction à l'origine purement anatomique des pins **Haploxyton** et **Diploxyton** est-elle aujourd'hui parfaitement cohérente des points de vue biogéographique, morphologique (nombre d'aiguilles) et biochimique. De plus, à l'intérieur du second sous-genre, trois principales sections peuvent être reconnues en appliquant les mêmes critères : *Taedoponderosoides*, *Silvestres* et *Halepenses* (tabl. 4).

	Biogéographie	Nombre et des	Longueur des aiguilles	Indice de méthylation
<b>Haploxyton</b> (n = 10)	Holarctique	4,8 (0,6)	78 (26) mm	5 (3)
<b>Diploxyton</b> (n = 35)	Holarctique	2,3 (0,4)	108 (54) mm	20 (12)
<i>Taedoponderosoides</i> (n = 12)	Néarctique	2,7 (0,5)	124 (65) mm	14 (10)
<i>Silvestres</i> (n = 18)	Holarctique	2,1 (0,2)	88 (40) mm	19 (11)
<i>Halepenses</i> (n = 5)	Paléarctique	2,0 (0,0)	114 (61) mm	35 (03)

(entre parenthèses : écarts-types)

Tableau 4 - Caractères comparés des sous-genres et sections du genre *Pinus*

Pour la O-méthylation, les différences sont significatives entre Asie et Amérique ( $t = 2,64$  ;  $p < 0,01$ ), Asie et Europe ( $t = 5,74$  ;  $p < 0,001$ ), et même entre Europe et Amérique ( $t = 3,10$  ;  $p = 0,002$ ). Il existe donc une relation croisée entre la localisation géographique, le nombre d'aiguilles et l'intensité de la méthylation (voir schéma, bas).

## VI - DISCUSSION EVOLUTIVE

Notre étude biochimique du genre *Pinus* montre aussi une nette corrélation (négative) entre le nombre des aiguilles du bouquet et la richesse en flavonols O-méthylés ( $n = 45$  ;  $r = - 0,537$  ;  $p < 0,001$ ) (voir schéma, haut). Or les flavonols méthylés ne pouvant se former que par méthylation irréversible de flavonols hydroxylés, ils signent ainsi le phénomène dans le temps, biologique et évolutif. Sous réserve du cas des pins mexicains à 5 aiguilles, on peut donc conclure au caractère évolué d'un faible nombre d'aiguilles et, consécutivement, des pins présentant 2 (ou 3) aiguilles par rapport à 5, donc du sous-genre **Diploxyton** par rapport au sous-genre **Haploxyton**.

Cette conclusion appuie le point de vue de NORIN (1972) : « *The subgenus Strobilus (Haploxylyon according to SHAW) has a much more complex heartwood chemistry. [...] It is possible that these chemical differences are due to a loss resulting from a mutation in which case the Haploxylyon pines could be regarded as being more primitive than the Diploxylyon pines* » ; elle s'inscrit par contre en faux par rapport à l'opinion de GAUSSEN qui écrivait « intuitivement » en 1960 : « *l'haplostélie peut être une évolution à partir de la diplostélie, ce qui nous a paru constamment acceptable* ». Le passage de 5 à 2 aiguilles relèverait d'un processus micro- ou méso-évolutif évoquant celui observé pour les os du sabot dans la lignée du Cheval.

Pour autant, il serait imprudent de conclure sans autre considération à une filiation de **Diploxylyon** à partir de **Haploxylyon**, d'autant que le sous-genre **Diploxylyon** est manifestement hétérogène dans ses dimensions flavoniques. Néanmoins, on peut envisager l'existence d'une souche commune aux divers *Pinus*, présentant les caractères archaïques suivants : nombre élevé d'aiguilles par bouquet (à l'origine, 5), taux faible de O-méthylation (inférieur ou égal à 5), taux élevé de phényl-trihydroxylation (caractère reconnu primitif). Une première dichotomie a pu donner naissance à deux phylums, le premier conduisant au groupe **Haploxylyon** ; sur le second (**Diploxylyon**), une bifurcation pourrait avoir conduit à la section américaine *Taedoponderosoides* et à la section européenne *Halepenses*, une seconde à la section *Silvestres* avec un partage fondé sur la O-méthylation vers les deux sous-sections « densiflorae » (américaine) et « silvestrae » (européenne) (fig. 2).

Nous concluons donc à un biphylétisme des pins européens et américains respectivement, où deux tendances chimio-écologiques se manifestent entre pins « froids » et pins « chauds » : les pins méditerranéens, plus fréquents chez *Halepenses* (non-

---

Méthylation

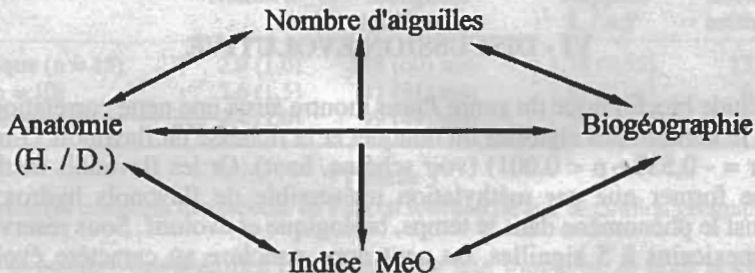
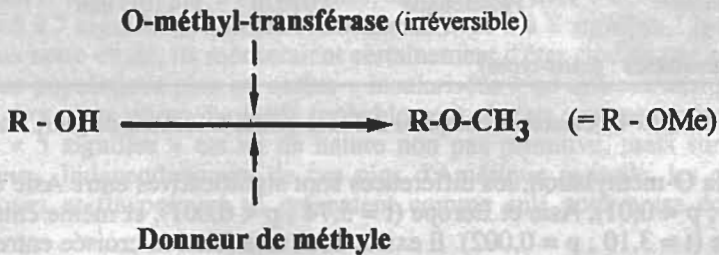


Schéma : méthylation des flavonols (haut) - Corrélations entre caractères (bas)

obstant la présence du Pin de Calabre, du Pin laricio de Corse et du Pin de Salzmann chez *Silvestres*, à dominante médio-européenne), sont en effet plus méthylés : 30 (11) vs 21 (12) respectivement, caractère rattachable à la lipophilie et au bilan hydrique en milieux secs. De même en Amérique, où les cinq Pins « méridionaux » (Mexique, Arizona) ici étudiés ont un indice de méthylation supérieur à celui des dix espèces septentrionales : 19 (11) vs 10 (7) respectivement. On peut d'ailleurs penser que la diminution du nombre des aiguilles est - à masse égale - une manière de réduire la surface évapo-transpiratoire du bouquet foliaire.

D'une manière générale, les pins européens (n = 16) sont chimiquement plus évolués que les pins américains (n = 15) : 24 (13) vs 13 (9) ; il en est de même quant au nombre des aiguilles, nous l'avons vu (cf. tabl. 2) : 2,4 (0,9) vs 3,4 (1,2). La migration longitudinale du détroit de Behring à celui de Gibraltar a été plus longue que celle, latitudinale, du même détroit de Behring à l'isthme de Panama !

Ces remarques sont illustrées par diverses cartes, relatives au nombre d'aiguilles d'une part (fig. 3), à l'indice de méthylation d'autre part (fig.4), dans les divers sous-ensembles biogéographiques. Il fait alors peu de doute que l'ancêtre commun aux espèces actuelles, ou « *Archeopinus* », est d'origine « continentale / septentrionale » (au sens géographique actuel), ce qui amène à évoquer les phénomènes géologiques ayant donné naissance, il y a quelque 180 MA (au Mésozoïque, à l'articulation Crétacé / Jurassique), à l'apparition de deux blocs majeurs, Gondwana et Laurasia, à partir de la Pangée, puis à la scission ultérieure du second. On rappelle que l'actuelle Europe (prise au sens large, Méditerranée incluse) n'est en fait que l'extrémité, occidentale et péninsulaire, d'un continent eurasiatique.

A partir du foyer primaire laurasien, la migration puis la ségrégation après séparation des actuelles Asie et Amérique du Nord, auraient donc vu la divergence de deux phylums respectivement eurasiatique et nord-américain. Sur le premier, les deux sous-ensembles asiatiques (continental et extrême-oriental) ont en commun un faible taux de O-méthylation : on est encore près de la souche. La différence est nette avec le bloc européen *sensu lato* qui en procède, constitué lui aussi de deux sous-

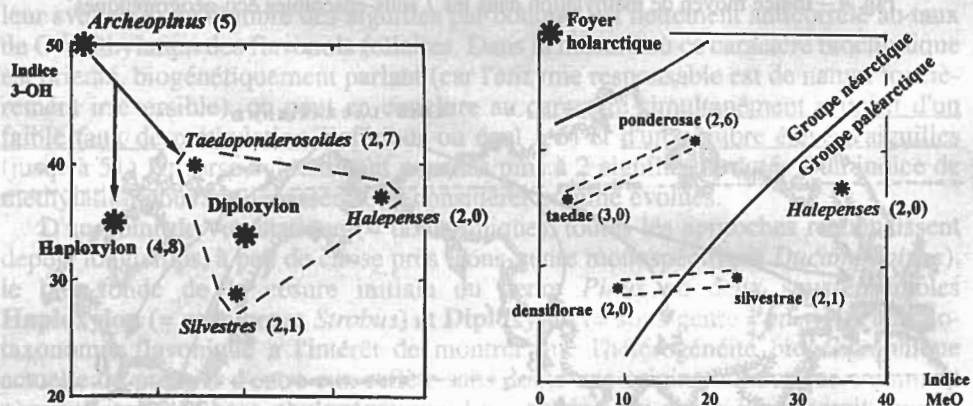


Fig. 2 - Filiation proposée des sous-genres, sections et sous-sections dans le genre *Pinus* (en abscisses, indice de méthylation ; en ordonnées, indice de phényl-trihydroxylation ; entre parenthèses, nombre moyen d'aiguilles par bouquet)

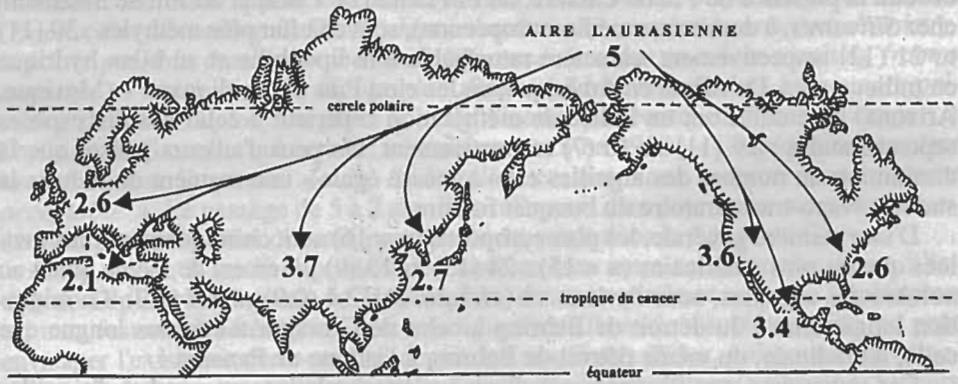


Fig. 3 – Nombre moyen d'aiguilles dans les 7 sous-ensembles éco-géographiques

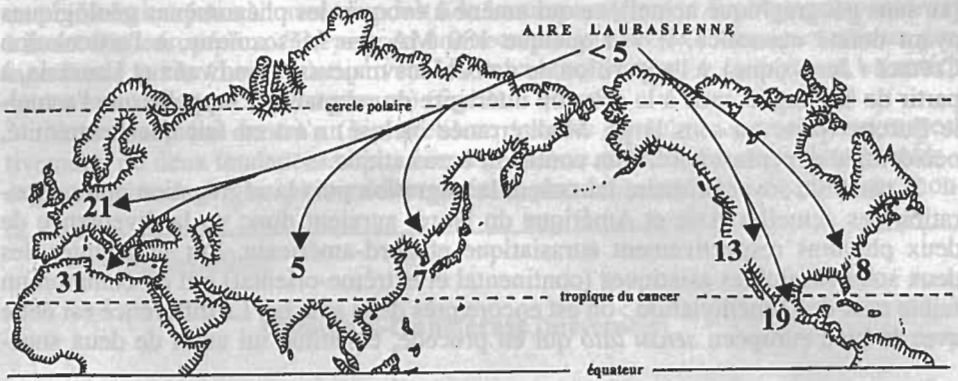


Fig. 4 – Indice moyen de méthylation dans les 7 sous-ensembles éco-géographiques

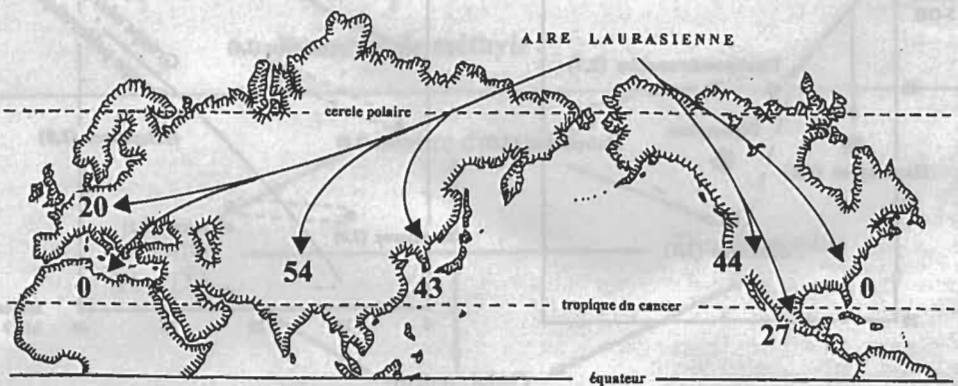


Fig. 5 – Pourcentage des espèces Haploxyton dans les 7 sous-ensembles éco-géographiques

ensembles, européen et méditerranéen, au faible nombre d'aiguilles (2,6 et 2,1) et au taux de O-méthylation élevé ; le second peut donc dériver du premier (au moins pour partie, car on peut penser que le groupe *brutia / halepensis* provient d'Asie, à partir de *eldarica*, présent en Iran ; KAUDUN *et al.*, 1997).

Sur le second phylum, une première bifurcation s'est faite en direction des côtes du Pacifique et de l'Atlantique, mais les phénomènes ont été globalement moins actifs qu'en Eurasie. A l'est en effet, le taux de méthylation (sous climats humides) reste « primitif », bien que le nombre d'aiguilles chute significativement ; à l'ouest c'est plutôt l'inverse, le nombre d'aiguilles restant assez élevé (grâce aux pins méridionaux du groupe *Pseudostrobus*) tandis que le taux de méthylation s'élève progressivement vers le sud (aride et péninsulaire), par un processus comparable à ce qu'il est entre Europe et Méditerranée.

D'autres paramètres prennent alors valeur évolutive : le long des trajectoires, l'importance relative des représentants du sous-genre **Haploxyton** diminue progressivement (fig. 5). Déjà notable entre Amérique septentrionale et centrale (18 vs 30 espèces), un cline spécifique latitudinal est particulièrement net en Europe, où le nombre moyen d'espèces passe de 1 (*Pinus silvestris*, Scandinavie) à 7 (de la Catalogne à l'ex-Yougoslavie) (établi d'après JALAS et SUOMINEN, 1973, carte in LEBRETON, 1998). Au vu des « distances spatio-chimiques », les pins de Méditerranée (**Diploxyton**) constituent en effet l'un des termes de cette évolution, présentant en effet simultanément le plus faible nombre d'aiguilles et le taux de méthylation le plus élevé ; ils s'opposent ainsi aux Pins les plus primitifs, peuplant une ceinture circum-boréale en Sibérie et au Canada (*Pinus pumila* et *Pinus strobus*, **Haploxyton**).

## VII - CONCLUSION

La mise en perspective des caractères morphologiques (nombre et sveltesse des aiguilles), éco-géographiques (au double niveau continental et latitudinal) et biochimiques (flavonols méthylés des aiguilles) éclaire d'un jour nouveau la classification et la systématique du genre *Pinus*. Au delà de leur longueur et de leur poids (donc de leur sveltesse), le nombre des aiguilles par bouquet est nettement anticorrélé au taux de O-méthylation des flavonols foliaires. Dans la mesure où ce caractère biochimique est orienté, biogénétiquement parlant (car l'enzyme responsable est de nature foncièrement irréversible), on peut en conclure au caractère simultanément primitif d'un faible taux de méthylation (inférieur ou égal à 5) et d'un nombre élevé d'aiguilles (jusqu'à 5) ; l'inverse évidemment pour les pins à 2 aiguilles et dotés d'un indice de méthylation pouvant dépasser 30, à considérer comme évolués.

D'un point de vue statique (= taxonomique), toutes les approches reconnaissent depuis longtemps, à peu de chose près (sous-genre monospécifique *Ducampopinus*), le bien-fondé de la césure initiale du genre *Pinus* en deux sous-ensembles **Haploxyton** (= sous-genre *Strobus*) et **Diploxyton** (= sous-genre *Pinus*). La chimio-taxonomie flavonique a l'intérêt de montrer que l'hétérogénéité biogéographique actuelle du premier d'entre eux reflète sans doute une origine holarctique commune pouvant servir de base phylogénétique. La « patrie » du genre *Pinus* serait septentrionale, couvrant l'Asie continentale et l'Amérique du Nord + Pacifique actuelles (au total, 31 espèces, dont 16 représentants du sous-genre **Haploxyton** et 14 comptant 5 aiguilles). D'une manière générale, les Pins méridionaux (Amérique centrale vs septentrionale, Méditerranée vs Europe moyenne) ont un nombre d'aiguilles plus faible

que les Pins septentrionaux. Une exception est toutefois constituée par les Pins mexicains de la section *Pseudostrobus* du sous-genre **Diploxyton**, dont les aiguilles (de 1 à 8, en moyenne 5) s'inscrivent plutôt dans un contexte micro-évolutif, avec d'ailleurs une forte variabilité individuelle intraspécifique.

D'un point de vue dynamique (= évolutif), la correspondance est forte entre les sous-ensembles taxonomiques et géographiques et les étapes de l'évolution du genre définies par les marqueurs morphométriques et biochimiques (le cas de la Méditerranée est symptomatique). La proposition d'un taxon *Archeopinus* et d'un foyer laurasien originels relativise la distinction actuelle entre domaines paléarctique et néarctique, alors confondus dans une même continuité territoriale. Le schéma biphyllétique avancé bénéficie d'une bonne cohérence, expliquant les divergences évolutives après individualisation des continents actuels ; dans les deux cas (Eurasie et Amérique du Nord), la même dérive est en effet observée pour le nombre d'aiguilles - en baisse - et le taux de O-méthylation - en hausse -, évolution où le climat (froid à chaud, humide à sec) a pu jouer un rôle sélectif, compte tenu de la lipophilie attribuable aux molécules méthylées. Sur l'ensemble des caractères, c'est bien l'Asie continentale (froide) et la Méditerranée (chaude et sèche) qui présentent les valeurs extrêmes, hautement significatives : 54 vs 0 pour le pourcentage des **Haploxyton**, 3,7 vs 2,1 aiguilles par bouquet, 5 vs 31 pour l'indice de O-méthylation.

**Remerciements.** – M. Paul Berthet, ancien directeur, et M. Frédéric Pautz, directeur du Jardin botanique du Parc de la Tête d'Or de la Ville de Lyon, nous ont respectivement donné libre accès aux collections végétales et à la bibliothèque de leur établissement.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CRITCHFIELD W.E. et LITTLE E.L., 1966. – Geographic distribution of the Pines of the World - *U.S.D.A. Forest Service*, **991** : 1-97.
- GAUSSEN H., 1960. – Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Genre *Pinus* - *Trav. Lab. forest. Fac. Sci. Toulouse*, **VI**, n° 11 : 1-272.
- JALAS J. et SUOMINEN J., 1973. – *Atlas Florae Europaeae*, Helsinki, 40 p.
- KAUNDUN S.S. et LEBRETON Ph. – Systematical structuration of the genus *Pinus* on biochemical and morphological criteria, à paraître.
- KAUNDUN S.S., FADY B. et LEBRETON Ph., 1997. – Genetic differences between *Pinus halepensis*, *Pinus brutia* and *Pinus eldarica* based on needle flavonoids. *Biochem. System. Ecol.*, **25** : 553-562.
- KRÜSSMAN G., 1972. – *Handbuch der Nadelgehölze* : 223-267. Paul Parey Edit., Berlin et Hamburg.
- LEBRETON Ph., 1990. – La chimiotaxonomie des Gymnospermes - *Bull. Soc. bot. Fr.*, **137** : 35-46.
- LEBRETON Ph., 1995. – Genetics and biodiversity of flavonoids in Conifers - Actes Symp. « *Popul. genet. et genet. conserv. forest trees* » : 181-188, Acad. Publish. Amsterdam.
- LEBRETON Ph., 1998. – Biodiversité et écologie : quelques réflexions théoriques et pratiques. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **67** : 86-94.
- LEMOINE-SEBASTIAN, 1974. – *Les Gymnospermes*, « Encyclopédie des Sciences », Botanique, **1** : 253-308, Edit. Grange-Batelière, Paris.
- NORIN T., 1972. – Some aspects of the chemistry of the order Pinales. *Phytochem.*, **11** : 1231-1242.
- SHAW G.R., 1914. – *The Genus Pinus* Arnold. Michigan Arbor. Publish., **5** : 1-96.

## VIII - DETERMINATION des ESPECES du GENRE *PINUS* en EUROPE OCCIDENTALE et CENTRALE

L'Europe occidentale et centrale compte une douzaine « d'espèces » de Pins, dont dix à 2 aiguilles ; quelques Pins à 5 ou 3 aiguilles ayant été introduits dans nos parcs et jardins, et parfois même utilisés en reboisement, il a paru utile de les inclure dans un schéma plus général (qui ne couvrira pourtant que le dixième des espèces du genre dans le Monde). Il doit être entendu que les critères proposés concernent des individus adultes, en bon état, poussant dans des conditions naturelles ou sub-naturelles (climat, sol). Pour autant, une forte variabilité (phénotypique ou génotypique, structurée ou non) marque nombre de caractères (dimension des aiguilles et des cônes, couleur des aiguilles ou des troncs, etc.) si bien que les valeurs présentées, même assorties d'une fourchette, ne peuvent prétendre couvrir la totalité des cas particuliers et individuels, et doivent donc être utilisées avec prudence. On peut admettre comme critère au moins second la distribution géographique et écologique, tout en sachant qu'elle peut être mise en défaut par des pratiques (séculaires pour certaines) de reboisement.

S'il n'est évidemment pas possible d'inclure dans la clef des critères sophistiqués (anatomiques, biochimiques, génétiques), ni de rendre compte du caractère polymorphe (FORD *sensu*) de certains taxons, il convient d'en tenir compte dans leur définition, pour aboutir à une systématique aussi complète et naturelle que possible en l'état actuel de nos connaissances. Du coup, il n'a pas été partout tenu compte des choix actuels de la systématique (cf. le livret GINEBRE, n° 9 spéc., 1992) ; ainsi, dans le sous-groupe des Pins noirs, les Pins *laricio* et de *Salzmann* ont été considérés comme de bonnes entités spécifiques.

### A/ Groupe des Pins à 2 aiguilles

Section *Diploxylon* (« hard pines » des auteurs anglo-saxons).

La gaine des aiguilles est persistante. Dix taxons indigènes.

Dans ce groupe majeur, la taille des aiguilles permet de considérer trois sous-ensembles, aux dimensions moyennes suivantes : **5** (+/- 2 cm) ; **10** (+/- 3 cm) ; **20** (+/- 5 cm). Du Pin sylvestre au Pin maritime, un gradient de taille marque aussi bien (et corrélativement) les aiguilles que les cônes, sans être à lui seul déterminant par suite de quelques chevauchements inter- ou intra-spécifiques.

#### 1. Aiguilles de faible longueur (3 à 7 cm) et cônes petits (3-6 cm de longueur).

##### 1.1. Arbres ou arbustes érigés (droits ou tortueux).

##### 1.1.1. Cônes plutôt symétriques, à **écussons plats**.

– aiguilles 3,5-5 cm de longueur en montagne, 5-7 cm en plaine, vertes à vert-gris.

– **écorce souvent orange** (condition suffisante, mais pas nécessaire)

– de la plaine (nord-est du pays) à l'étage subalpin inférieur, avec centrage sur les adrets montagnards

..... Pin sylvestre *Pinus silvestris* L.

##### 1.1.2. Cônes plutôt dissymétriques, à **écussons saillants** (« à crochets »).

- aiguilles 3,5-5 cm de longueur, vert sombre.
- **écorce toujours gris-noirâtre** (condition nécessaire).
- **étage subalpin** (Jura, Alpes, Pyrénées).
- .....Pin à crochets *Pinus uncinata* Mill. non Ram.

1.1.3. Cônes, aiguilles et habitat intermédiaires ; écorce gris-noirâtre.

1.1.3.1. Interface des étages montagnard et subalpin, Alpes et Pyrénées.

Résultat de **processus permanents d'hybridation** entre les deux espèces précédentes, avec introgression, n'autorisant pas la définition d'un taxon autonome

.....Formes hybrides, dont le soi-disant « Pin de Bouget »  
*Pinus bougetii* Flous, dans les Pyrénées

1.1.3.2. Tourbières montagnardes, Jura et Pyrénées.

Processus anciens (glaciaire quaternaire). Les deux espèces parentales n'étant plus en contact, les hybrides sont fixés et relèvent donc **d'un taxon autonome** (généralement avec dominance des caractères « Pin à crochets »).

Ne pas confondre avec des pins sylvestres présents dans des tourbières du Massif central (et sujets à pseudo-xéromorphose).

.....Pin de tourbière *Pinus x uliginosa* Neumann

1.2. Arbustes ou arbrisseaux prostrés ou rampants.

- caractères morphologiques (aiguilles, cônes) de type plutôt « Pin à crochets ».
  - limite supérieure de l'étage subalpin (« brousse subalpine »).
  - quelques stations dans les Alpes (plus à l'est : Suisse, Autriche, Pologne, etc.).....Pin « mugo » *Pinus mugo* Turra
  - .....(= *P. mughus* Scop., incl. *P. pumilio* Haenkel)
- Ne pas confondre avec les formes plus ou moins prostrées du Pin à crochets dans la « zone de combat » de la frange supérieure de l'étage subalpin.

2. Aiguilles de longueur moyenne (7 à 14 cm)

2.1. **Cônes plutôt petits** (4-7 cm), sub-globuleux à coniques

Sous-groupe des Pins noirs *Pinus nigra* Arn. (espèce collective)

2.1.1. Aiguilles drues, vert-sombre, écorce gris-noirâtre.

Largement utilisé en reboisement à moyenne altitude, souvent sur calcaire et milieux dégradés, dans l'est, le centre et le sud du pays (niche écologique et géographique proche de celle du Chêne pubescent)

.....Pin noir d'Autriche *Pinus nigra* subsp. *austriaca* Höss

2.1.2. Aiguilles assez drues, vertes à vert-sombre, écorce grisâtre.

Localisé dans le sud du Massif central et dans les Pyrénées (aire disjointe avec l'Espagne).

.....Pin de Salzmann *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* (Dun.) Franco

2.1.3. Aiguilles assez drues, vertes à vert-clair, **écorce grise à blanchâtre**, fût généralement élevé et rectiligne.

Originaire de Corse, présent dans les parcs, utilisé en reboisements. Ne pas confondre avec le Pin de Calabre (abusivement qualifié de « laricio »)

.....Pin laricio *Pinus nigra* subsp. *laricio* (Poir.) Maire

2.2. Cônes de taille moyenne (7-14 cm).

Sous-groupe des Pins « méditerranéens »

2.2.1. Aiguilles souples, d'un **vert-jaune luisant**, écorce grise à gris-clair.

Jeunes cônes très verts, piriformes très réguliers.

Zone méditerranéenne (en progrès depuis la déprise rurale)

.....Pin d'Alep *Pinus halepensis* Mill.

2.2.2. Aiguilles drues, **très grosses graines** (longueur 1,5-2 cm, poids 1 g ; tous les autres pins indigènes ont des graines de longueur inférieure à 1 cm).

Gros cônes sub-globuleux.

Littoral méditerranéen, localisé (dunes ...) et planté.

Aspect « en parasol »

.....Pin pignon *Pinus pinea* L.

### 3. Aiguilles de forte longueur (supérieure à 15 cm).

Cônes de grande taille (12-18 cm de longueur), forme ovoïde à globuleuse.

Provence (Maures, en déclin suite parasitisme), Corse (« Pin de Corte » ; introduit à l'époque romaine ?), Landes (indigène et planté). Ailleurs (Fontainebleau ...), planté.

.....Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (= *P. maritima* Lamk. non Poir.)

En Méditerranée, .....Pin mésogéen (GAUSSEN *sensu*)

Sur l'Atlantique, .....Pin maritime (*stricto sensu*)

### **B/ Groupe des Pins à 3 aiguilles**

Aucune espèce indigène. Deux espèces introduites.

1. Aiguilles de moyenne longueur (11-14 cm).

Gros cônes (9-16 cm), ovoïdes.

Endémique de la côte Pacifique des U.S.A. Introduit dans les Pyrénées espagnoles.

Largement utilisé en reboisement, un peu partout (Asie, Madagascar, etc.).

.....Pin de Monterey *Pinus radiata* D. Don. (= *P. insignis* Dougl.)

2. Longues aiguilles (20-30 cm), souples.

Gros cônes (12-18 cm), coniques.

Endémique des Iles Canaries ; introduit très localement en zone méditerranéenne.

.....Pin des Canaries *Pinus canariensis* Ch. Smith

**C/ Groupe des Pins à 5 aiguilles**

Section *Haploxylon* (« soft pines » des auteurs anglo-saxons).

La gaine des aiguilles est caduque. 1 (2) espèce(s) européenne(s). Au moins deux espèces introduites, présentes dans des parcs ou, très localement, en reboisement.

1. Cônes sub-globuleux (8-10 cm de longueur) ;  
aiguilles vert-sombre, assez drues et plutôt courtes (7-10 cm).

Etage **subalpin supérieur des Alpes**.

.....Pin arole (cembro) *Pinus cembra* L.

2. Cônes « cylindriques », au moins **3 fois plus longs que larges** ; aiguilles souples.

- 2.1. Cônes longs (10-15 cm) ; aiguilles moyennes (**8-13 cm**).

Originaire d'Amérique du Nord.

.....Pin Weymouth (ou Pin du Lord) *Pinus strobus* L.

- 2.2. Cônes très longs (13-22 cm) ; aiguilles longues (**12-20 cm**).

Originaire du massif himalayen.

.....Pin de l'Himalaya *Pinus griffithii* Mc. Clell

.....(= *Pinus excelsa* Wall. = *P. wallichiana* A.B. Jacks.)

- 2.3. Cônes allongés ; aiguilles moyennes (7-12 cm). Balkans.

pour mémoire .....Pin de Macédoine *Pinus peuce* Griseb.