

Varia bilité entre provenances et races géographiques du Pin Maritime (*Pinus pinaster* Ait.)

Interprétation génétique et générécologique *

par Abdelkader HARFOUCHE **

1. Introduction

Le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) est l'essence forestière majeure en Aquitaine où il s'étend sur environ un million d'hectares ; en zone méditerranéenne (Corbières, Var, Alpes Maritimes, Corse), il est plus sporadique, du fait de son caractère calci-

fuge marqué et, le plus souvent, en mélange avec d'autres espèces forestières comme le chêne liège. Dans les massifs des Maures et de l'Esterel, il est, depuis près de quarante ans, gravement affecté par les attaques de la cochenille *Matsuccoccus feytaudi*, attaques qui se manifestent par des écoulements de résine le long du tronc des arbres atteints (SCHVESTER, 1974) et entraînent rapidement leur dépérissement.

classification linnéenne², la nomenclature la plus usitée reste la suivante:

Genre: *Pinus*

Espèce: *pinaster* Aiton

La position taxonomique de *Pinus pinaster* Ait. selon les auteurs est résumée dans le tableau I page suivante emprunté à BARADAT & MARPEAU-BEZARD (1988).

Le Pin maritime dans la taxonomie¹ du genre *Pinus*

La taxonomie des pins est sujette à controverse et soulève des problèmes d'unification (MIROV, 1967) car elle dépend des critères de classification utilisés. Le Pin maritime n'échappe pas à cette règle et plusieurs classifications ont été proposées pour cette espèce sur la base de critères botaniques, paléobotaniques ou paléogéographiques. Des données récentes ont été acquises à partir d'analyses biochimiques et moléculaires ; elles contribuent à préciser davantage l'identité de l'espèce. Aujourd'hui, un consensus semble s'être fait pour admettre l'unicité de l'espèce et l'existence de plusieurs races géographiques. En

1 - La taxonomie ou taxinomie (du grec *taxis*, arrangement et *nomos*, loi) est la science de la classification des êtres vivants en groupes, dits taxons, allant des subdivisions de l'espèce (sous-espèces, variétés, etc.) au règne d'appartenance (Animal, végétal, etc.). Systématique est un synonyme usuel de taxonomie. A l'origine, la taxonomie était empirique et subjective et essentiellement fondée sur des caractères morphologiques ; aujourd'hui, elle intègre des critères biochimiques et moléculaires et utilise de puissants moyens d'analyse qui en font une science, dans une large mesure, numérique.

2 - De Linné (Carl von), botaniste suédois (1707-1778), inventeur de la nomenclature dite binaire dans laquelle chaque espèce est désignée par deux mots latins, le premier relatif à l'espèce, le second au genre.

Aire de distribution naturelle de l'espèce

L'espèce *Pinus pinaster* occupe une aire morcelée en Méditerranée occidentale et sur la façade Atlantique adjacente. Elle s'étend, d'Ouest en Est, du Portugal à l'Italie et, du Nord au Sud, de la Vendée en France à l'Atlas en Afrique du Nord. Espèce calcifuge, le Pin maritime est soumis dans son aire naturelle à une grande diversité de méso- et microclimats. Il colonise des stations situées à plus de 1600 m d'altitude (Haut Atlas). La configuration de l'aire naturelle de dispersion de l'espèce est donnée dans la figure 1.

Aire d'extension artificielle

Le Pin maritime a été l'espèce la plus utilisée dans le monde pour les reboisements artificiels du XIX^{ème} siècle et du début du XX^{ème} siècle (Illy, 1966). On fait état d'environ deux millions et demi d'hectares de plantations artificielles (SWEET & THULIN, 1963) notamment au Chili (100 000 ha), en Australie occidentale (50 000 ha), en Afrique du Sud (40 000 ha), en Grèce (10 000 ha) et en Turquie (10 000 ha) (Durel, 1990) et près de 3000 ha en Nouvelle Zélande (SWEET & THULIN, 1963). Des introductions de Pin maritime ont également été tentées en Corée, en Uruguay et aux USA (Oklahoma).

2. Variation du Pin maritime dans son aire naturelle

A l'intérieur de son aire, le Pin maritime est abondamment utilisé dans les reboisements artificiels ou en régénération des peuplements naturels. Dans beaucoup de pays, il fait l'objet de programmes d'amélioration génétique, incluant l'étude et la valorisation de la variabilité géographique. Les résultats obtenus soulignent une importante différenciation de l'espèce pour divers caractères d'adaptation, de vigueur, de forme ou d'anatomie aboutissant à l'identification de races aux caractéristiques bien distinctes.

En France, de nombreux auteurs ont

Auteurs	Sous-genre	Section	Sous-section	Groupe
SHAW (1914)	Diploxylon			Pinaster
PILGER (1926)	Diploxylon	Eupitys		Insignes
DUFFIELD (1952)	Diploxylon			Lariciones
GAUSSEN (1960)	Eupinus	Taedoponterosoides		
CRITCHFIELD & LITTLE (1966)	Pinus	Ternata		Sylvestres
FARGEON & VAN DEN BURGH (1984)	Diploxylon	Pinaster		Australes

Tab. I : Position de *Pinus pinaster* Ait. dans le genre *Pinus* selon divers auteurs.

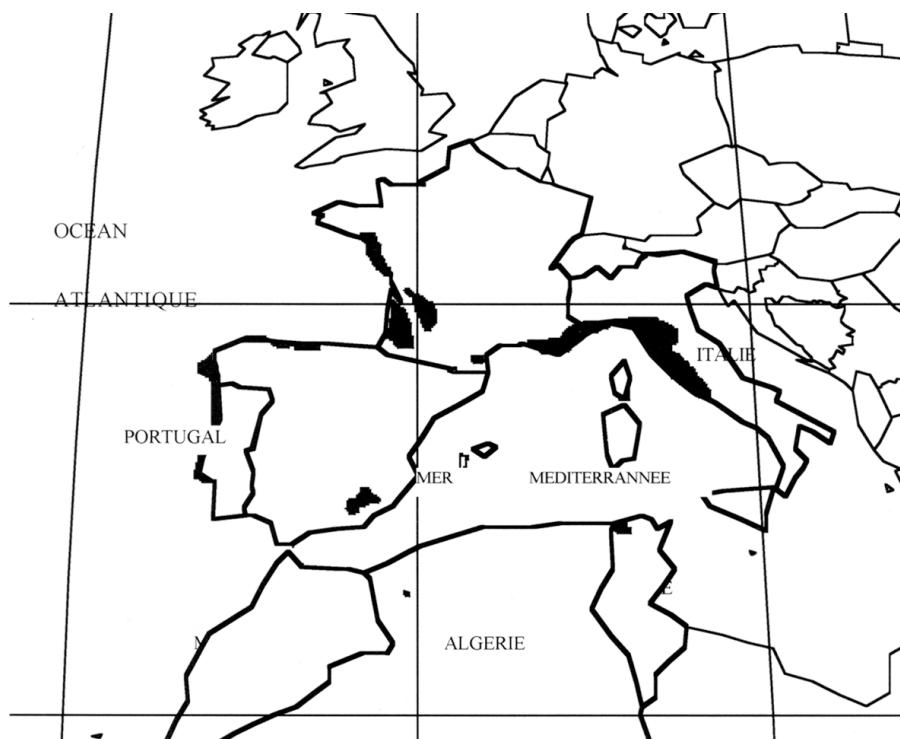


Fig. 1 : Aire de distribution naturelle du Pin maritime.

réalisé des études sur la variabilité du Pin maritime, d'abord à des fins de botanique systématique, puis de variabilité géographique et génécologique, basées sur les notions de provenance et d'écotype (BARADAT & MARPEAU-BEZARD, 1988). Parmi le premier type de travaux, on retiendra la classification proposée par Fieschi et GausSEN (1932) qui élève les races dites atlantique et méditerranéenne au rang d'espèces, soit *Pinus maritima* pour la première et *Pinus mesogeensis* pour la seconde. Les caractères utilisés par ces auteurs avaient le défaut d'être peu

héritables donc très variables non seulement d'un individu à l'autre pour une même entité géographique mais aussi au niveau d'un même arbre (travaux de Pinto da Silva au Portugal, 1947, cité par Illy, 1966). Les recherches appartenant à la deuxième catégorie se développèrent à partir des années 1960 et beaucoup furent entreprises dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique de l'espèce mis en oeuvre par le laboratoire d'amélioration des conifères de Bordeaux-Cestas (actuellement, laboratoire INRA de Génétique et

Amélioration des Arbres Forestiers). Elles mirent en œuvre des observations en laboratoire ou en plantations comparatives et des effectifs d'arbres par population importants. Les risques de classifications fantaisistes étaient ainsi réduits d'autant plus que ces classifications étaient assez souvent multicaractères. On citera parmi les études conduites en France, celles de Bouvarel (1960), Illy (1966), Vergeron (1970), Guyon (1980), Guyon & Kremer (1982), Sarrauste (1982), Nepveu (1984), Kremer & Roussel (1986), Schvester & Ughetto (1986) et Harfouche et al. (1995a et b).

Récemment, l'étude de la variabilité infraspécifique du Pin maritime s'est enrichie d'acquisitions nouvelles à partir de marqueurs tels les terpènes ³ corticaux (BARADAT & MARPEAU-BEZARD, 1988), les isozymes ⁴ (PETIT, 1988), les protéines dénaturées (BAHRMAN et al., 1992) et les microsatellites chloroplastiques (VENDRAMIN et al., 1998). Ces recherches ont permis d'affiner la description de la structuration de la variabilité génétique des populations naturelles de l'espèce.

Les résultats obtenus se complètent

et font état d'une variabilité infraspécifique considérable du point de vue de marqueurs tant morphologiques que biochimiques et moléculaires. Le polymorphisme terpénique a ainsi permis de répartir ces populations en trois grands groupes de races et provenances : les groupes Atlantique, Méditerranéen (Europe) et Nord Africain (BARADAT & MARPEAU-BEZARD, 1988). Le morcellement de l'aire de distribution du pin maritime s'est ainsi traduite par une différenciation géographique et génécologique importante de l'espèce.

Des études sur le comportement de provenances et d'écotypes de Pin maritime furent également effectuées, mais à une échelle moindre, dans quelques pays de l'aire naturelle de l'espèce (Espagne, Italie, Maroc). Le tableau II ci-après est une synthèse des principales d'entre-elles.

Notre contribution à ces recherches consistait à compléter les connaissances acquises sur la variabilité géographique et génécologique de l'espèce, pour des caractères peu ou pas étudiés, par l'analyse du comportement en plantation comparative de

3 - Les terpènes, généralement présents chez les plantes (mais ils n'en possèdent pas l'exclusivité), sont des substances appartenant au métabolisme secondaire mais dont certaines peuvent intervenir dans la photosynthèse (le phytol) ou comme hormones végétales (l'acide abscissique, les gibberellines). En général, ils rentrent dans la composition des essences et des résines. Chez le Pin maritime, on retrouve, dans l'écorce, des terpènes (corticaux) présentant une variabilité, aussi bien qualitative que quantitative, qui est exploité (par chromatographie) pour la caractérisation génétique des populations et pour les tests variétaux.

4 - Les isozymes (ou isoenzymes) sont les variantes moléculaires d'un même groupe de protéines enzymatiques (ils agissent sur un même substrat principal mais peuvent différer par d'autres caractères) sous commande génique différente (ils sont codés par des gènes situés à des emplacements différents -ou locus- sur les chromosomes). Pour un même isozyme, on rencontre (généralement) des formes génétiques différentes correspondant à des gènes allèles différents mais entre lesquelles les différences sont faibles (un seul codon, en général). Ces différences géniques se traduisent par la synthèse de formes enzymatiques (appelées allozymes ou alloenzymes) qui ne diffèrent que par un acide aminé. Ces différences sont exploitées (par électrophorèse) pour étudier le polymorphisme des populations.

Pays	Caractères étudiés et Principaux résultats
France	Caractères. Morphologie du pollen, poids des graines, caractères des plantules, anatomie des aiguilles, longueur des pseudophylles, physiologie (photosynthèse, résistance à la sécheresse résistance au froid), vigueur (hauteur, circonférence), forme (rectitude du fût, branchaison), densité du bois, résistance aux insectes et maladies, marqueurs biochimiques et moléculaires (Bouvarel, 1960; Illy, 1966; Vergeron, 1970; Arbez, 1979, Guyon, 1980; Sarrauste, 1982; Ballenghien, 1984; Schvester & Ughetto, 1986, Kremer & Roussel, 1986, Nguyen, 1986, Baradat & Marpeau-Bezard, 1988; Petit, 1988; Bahrman et al., 1994).
	Résultats. Variables pour les caractères du pollen, des graines et des plantules: certaines provenances restent groupées selon leur origine commune d'autres sont très dispersées. Supériorité des provenances atlantiques pour la vigueur, des provenances corses pour la forme. Bonne résistance à la sécheresse et au froid des provenances marocaines du Moyen-Atlas. Sensibilité au froid de la race portugaise de Leiria. Bonne résistance des provenances de Tamjout (Maroc) et de Cuenca (Espagne du Sud) à Matsuococcus feytaudi.
Espagne	Caractères. Hauteur, diamètre, élancement du tronc (rapport hauteur-diamètre), rectitude du tronc (Molina, 1966; Bachiller, 1969; Gil Sanchez & Alia Miranda, 1989; Gil, 1993).
	Résultats. Supériorité des provenances atlantiques pour la hauteur à l'exception de celle du centre de l'Espagne (Vieille Castille). Forme élancée de ces dernières et ramassée des provenances marocaines (faible rapport hauteur-diamètre). Bonne rectitude des races marocaines, de Cuenca (Espagne) et de Corse. Rectitude moyenne des races atlantiques. Sensibilité au froid de la provenance portugaise en situation continentale.
Italie	Caractères. Morphologie des cônes, caractères des graines et des semis, caractéristiques de la tige et des aiguilles, rectitude du tronc Magini (1969); Gombi, 1974; Ancillotti & Giannini, 1975; Giannini, 1983).
	Résultats. Fortes différences dans les modalités de prégermination et de germination entre races atlantiques et méditerranéennes. Meilleure forme du tronc de la provenance corse par rapport à la provenance toscane. Différences importantes entre provenances provençales et liguriennes pour des caractères de tige et des aiguilles. Différences significatives entre provenances pour la date de maturité des graines.
Maroc	Caractères. caractères des semis, caractères des aiguilles, branchaison, hauteur, diamètre, forme, densité du bois, fructification (Resch, 1974; Destremau et al., 1976).
	Résultats. Mention favorable pour la provenance portugaise de Leiria aussi bien pour la vigueur initiale et la forme que pour la résistance à l'aridité. Qualités de vigueur et de rusticité de la provenance tunisienne de Tabarka.

Tab. II. Variabilité géographique et génécologique du Pin maritime dans son aire naturelle à partir d'études comparatives de races et de provenances en dispositif au champ ou en laboratoire.

races et de provenances (Cf. Tab. III) dans les contextes des Landes de Gascogne et de la zone méditerranéenne française. Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une importante différenciation des populations naturelles pour des caractères morphologique, phénologiques, d'adaptation et de vigueur ainsi que pour la sensibilité des arbres à la cochenille du Pin maritime, ravageur de l'espèce dans la zone méditerranéenne française. Les méthodes d'analyses utilisées (analyse de variance, comparaison multiple de moyennes, analyse factorielle discriminante, classification hiérarchique ascendante) ont montré que le modèle de répartition en mosaïque du pin maritime semble se réitérer à divers niveaux. Il existe une

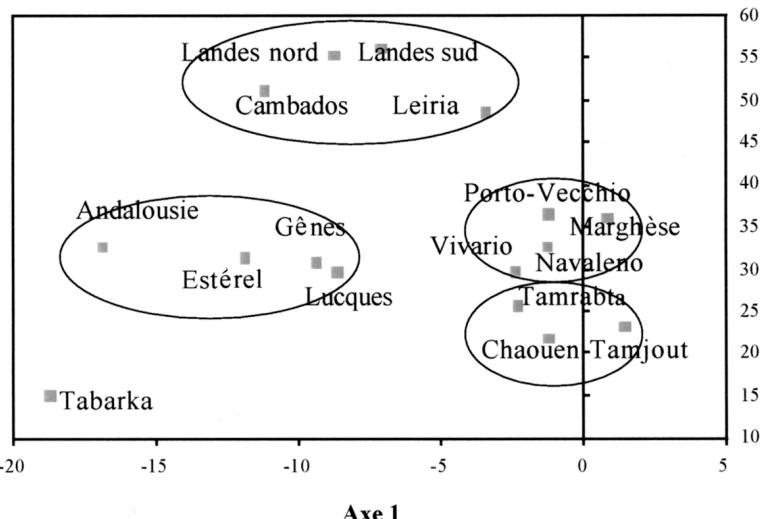


Fig. 2 : Plan factoriel montrant le classement de diverses provenances de Pin maritime. L'analyse factorielle discriminante est basée sur 9 caractères morphologiques, de vigueur et de phénologie. L'axe 1 est surtout lié à la forme du tronc, l'axe 2 à la vigueur (Croissance en hauteur).

Provenance (Région, pays)	Groupe	Latitude	Longitude	Altitude (m)
Landes Nord (Aquitaine, France) ¹	Atlantique	45°08' N	1°00' W	40
Landes Sud (Aquitaine, France) ^{1,2}	Atlantique	44°12' N	1°15' W	30
Marghèse (sud Corse, France) ¹	Méditerranéen			700
Porto-Vecchio (sud Corse, France) ^{1,2}	Méditerranéen	41°39' N	9°14' E	150
Zonza (sud Corse, France)	Méditerranéen	41°57' N	9°18' E	1300
Vivario (nord Corse, France) ^{1,2}	Méditerranéen	42°09' N	9°08' E	600
Cazorla (Andalousie, Espagne) ^{1,2}	Méditerranéen	37°32' N	3°30' E	1200
Cambados (Galice, Espagne) ¹	Atlantique	42°09' N	9°08' E	600
Navaleno (Vieille Castille, Espagne) ^{1,2}	Atlantique	41°40' N	2°20' W	800
Estérel (Provence, France) ^{1,2}	Méditerranéen	43°13' N	6°50' E	410
Gênes (Ligurie, Italie) ¹	Méditerranéen	44°28' N	8°31' E	300
Lucques (Ligurie, Italie) ¹	Méditerranéen	43°58' N	10°27' E	200
Chaouen (Rif, Maroc) ¹	Nord Africain	35°09' N	5°13' W	1450
Tamjout (Moyen Atlas, Maroc) ^{1,2}	Nord Africain	33°52' N	4°02' W	1600
Tamraba (Moyen Atlas, Maroc) ¹	Nord Africain	33°35' N	5°02' W	1600
Leiria (nord Portugal) ^{1,2}	Atlantique	39°49' N	8°51' W	50
Tabarka (nord-ouest Tunisie) ^{1,2}	Nord Africain	36°57' N	8°46' E	200
La Mole (Var, France)	Méditerranéen	43°10' N	6°33' E	250
Lambert (Var, France)	Méditerranéen	43°15' N	6°24' E	550
Le Treps (Var, France)	Méditerranéen	43°17' N	6°20' E	450
Bras (Var, France)	Méditerranéen	43°44' N	6°09' E	550
Aups (Var, France)	Méditerranéen	43°50' N	6°27' E	650
Plan Pinet (Alpes Maritimes, France)	Méditerranéen	43°37' N	6°55' E	550
Col de Braus (Alpes Maritimes, France)	Méditerranéen	43°55' N	7°22' E	1000
Roquestron (Alpes Maritimes, France)	Méditerranéen	43°52' N	7°13' E	800
Sophia Antipolis (Alpes Maritimes, France)	Méditerranéen	43°36' N	7°02' E	150
Pointe de l'Aiguille (Alpes Maritimes, France)	Méditerranéen	43°32' N	6°58' E	100
Fonfroide (Corbières, France)	Atlantique	43°12' N	2°53' E	250
Lezignan 1 (Corbières, France)	Atlantique	43°12' N	2°50' E	250
Lezignan 2 (Corbières, France)	Atlantique	43°11' N	2°51' E	250
Portes (Gard, France)	Artificielle ? Atlantique ?	44°08' N	4°15' E	650

Tab. III. Liste des provenances étudiées dans les essais en Landes de gascogne¹ (Aquitaine) et dans le massif des Maures² (Var). Les provenances suivies du double exposant^{1,2} sont présentes dans les 2 sites. Leurs profils terpénique et morphologique classent les provenances des Corbières et du Gard dans le groupe atlantique.

variabilité plus importante entre populations de régions différentes qu'entre populations de la même région géographique. La proximité géographique permet, en effet, des échanges de gènes par migration de proche en proche sur de faibles distances. Pour les caractères de vigueur et de forme, la configuration géographique que nous avons observée dans le sud-est de la France est très comparable à celle constatée dans le Sud-Ouest (GUYON, 1980; KREMER et ROUSSEL, 1986), au Maroc (DESTREMAU et al, 1976), en Espagne (GIL, 1993), en Australie (HOPKINS, 1960) et en Nouvelle-Zélande (SWEET et THULIN, 1963). Les populations atlantiques s'avèrent, en effet, toujours les plus vigoureuses, tandis que les populations corses et marocaines sont les plus remarquables pour la forme du tronc. La supériorité générale des races atlantiques pour la vigueur pourrait s'expliquer par la taille plus grande des populations qui les constituent, ce qui est de nature à favoriser un brassage des pools génétiques et à maintenir une base génétique plus large (probabilité d'hétérozygotie ⁵ plus grande). Elle peut également résulter de l'action de la sélection naturelle qui a pu favoriser les meilleurs compétiteurs. En effet, sous les climats atlantiques, il n'existe pratiquement pas de facteurs écologiques limitants. Dans les autres parties de l'aire, il s'agit, très fréquemment, d'isolats de faible dimension où des phénomènes de dérive génétique ⁶ et de consanguinité ont pu modeler les peuplements.

5 - Au sens de la Génétique mendéleenne, l'hétérozygotie, est l'état que présente une cellule ou un organisme où le génome, en un locus donné d'une paire de chromosomes, présente deux variantes (allèles) différents, au contraire de l'homozygote, dans laquelle les deux variantes sont identiques. Dans le premier cas, la cellule (ou l'organisme) est dite hétérozygote, dans le second, homozygote. Au sens de la Génétique des populations, l'hétérozygotie, mesure la diversité génétique dans une ou plusieurs populations sur la base de la proportion observée des hétérozygotes (hétérozygotie observée) et/ou sur la base de la proportion des hétérozygotes dans l'hypothèse d'union au hasard des gamètes ou panmixie.

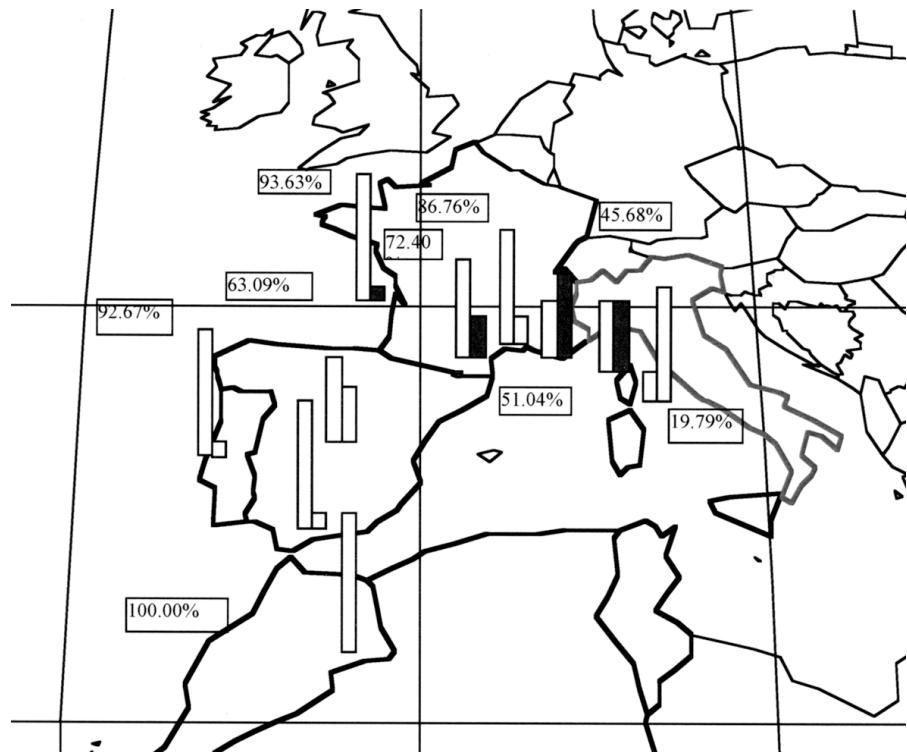


Fig. 3 : Carte illustrant l'existence d'un gradient ouest-est de résistance des populations de pin maritime à la cochenille *Matsucoccus feytaudi*. L'histogramme en blanc donne la proportion des arbres sains ou légèrement affectés, l'histogramme en hachuré, les individus fortement touchés et dépérisants. La corrélation des rangs de Spearman) sur les classements en longitude et note de sensibilité des provenances est $r_s = 0.886$ (21 ddl, $p=0.00000019$)

Variabilité géographique clinale de la résistance à *Matsucoccus feytaudi*.

Les résultats de nos travaux sur des arbres âgés de 13 ans sont en accord avec ceux de Schwester et Ughetto (1986) qui avaient également mis en évidence d'importantes différences entre provenances sur des arbres de 20 ans dans un test de provenances implanté dans le massif des Maures (Var). Cependant, Riom (1980), sur la base d'observations effectuées dans les Landes et dans les Maures, avait noté que le comportement des diverses provenances vis-à-vis de la cochenille ne semblait pas fondamentalement différent. La structuration de la variabilité géographique vis à vis de la

6 - Processus complètement aléatoire qui agit dans les populations de petite taille et isolées pouvant conduire à la fixation complète d'un allèle. Ce processus amplifie la différenciation de races géographiques et peut conduire à la spéciation.

sensibilité à *Matsucoccus feytaudi* ne répond pas au modèle observé pour les marqueurs biochimiques, moléculaires ou morphologiques. Notamment, elle ne se superpose en aucune façon à la structuration en groupes géographiques mis en évidence sur la base des marqueurs terpéniques. En effet, il semble exister un cline ⁷ longitudinal ouest-est pour la résistance de l'espèce à *Matsucoccus feytaudi* : les populations occidentales seraient plus résistantes que les populations orientales (Cf. Fig. 3, photo 1). Cela nous permet d'émettre quelques hypothèses sur son évolution géographique et de mieux comprendre l'induction d'une forme de résistance chez les populations de Pin maritime. La mise en évidence de

7 - Se dit d'un état de variation continue de la fréquence d'un gène ou d'un caractère dans une population ou une espèce à l'échelle de son aire de distribution en fonction d'un gradient quelconque, géographique ou écologique. Une telle variation est dite clinale.

ce gradient de résistance Ouest-Est, qui reste à confirmer par un échantillonnage de provenances plus large et plus représentatif de l'aire de l'espèce, est un argument en faveur d'une installation très ancienne du ravageur dans la partie ouest de l'aire (SCHVESTER 1974, RIOM, 1980). Elle suggère l'induction progressive d'une résistance des populations au ravageur par la sélection naturelle en faveur des arbres porteurs de gènes de résistance. Dans les populations de faible taille, cette pression, probablement conjuguée à une dérive aléatoire, aurait abouti plus ou moins rapidement à une fixation totale de ces gènes (dans l'hypothèse d'un contrôle polygénique du caractère). Avec la progression de l'insecte vers l'Est, le processus se serait reproduit dans les peuplements nouvellement infestés, la fréquence des génotypes résistants augmentant au fur et à mesure de son action. Dans les Maures, où l'introduction du ravageur est récente (SCHVESTER, 1981), la sensibilité des populations de pin est grande mais il semble s'y trouver des individus réfractaires à très faible fréquence (TRIBOULET & FABRE, 1995). La résistance apparente de ces sujets pourrait être d'origine génétique puisque tous leurs voisins sont fortement attaqués ou déperissants. Sans intervention extérieure, ces quelques individus seront probablement à l'origine d'une recolonisation du massif par l'espèce. L'augmentation de la fréquence de ces génotypes résistants dans les peuplements constituerait un facteur de rééquilibrage permanent susceptible de contribuer à un freinage des pullulations de l'insecte. L'hypothèse du caractère héréditaire de la résistance de ces arbres pourrait être vérifiée par des tests clonaux et des essais de descendances. Nous ne disposons pas, à l'heure actuelle, de moyens sûrs pour déterminer s'il s'agit d'un contrôle génétique simple ou complexe vu la nature du matériel végétal disponible, mais certains éléments nous permettent de faire l'hypothèse d'un caractère composite donc polygénique :

- la variation du caractère semble relever d'une échelle continue. Des degrés de résistance sont, en effet, observés sur une échelle à cinq notes que nous avons retenue. Schvester et Ughetto (1986) avaient adopté une échelle à sept notes et obtenu le même type de résultats.

- d'après ces auteurs, la sensibilité des provenances serait en relation avec plusieurs caractères anatomiques (structure des écorces), physiologiques et/ou biochimiques (rejet des tissus lésés par les piqûres chez Tamjout; réactions sous-épidermiques chez Cuenca, autre provenance résistante originaire d'Espagne du sud-est).

3. Variation et comportement du Pin maritime dans son aire d'introduction

Dans certains pays où cette espèce a été introduite, des essais ont été mis en oeuvre pour la sélection de provenances. L'importance des expérimentations est variable selon les pays mais l'Australie et, dans une moindre mesure, la Nouvelle Zélande, ont été les plus engagées dans cette voie. Ce qui suit est une tentative de synthèse bibliographique des essais réalisés dans un certain nombre de ces contrées.



Photo 1 : Provenances «La Mole» (Var, France) et «Aiguilles» (Alpes maritimes, France) : Grande sensibilité à *Matsucoccus feytaudi*.

Australie. Le Pin maritime a été introduit dès 1896 en Australie occidentale dans un but de mise en valeur des plaines côtières sableuses (HOPKINS, 1960). Après une période d'utilisation plus ou moins hasardeuse, des plantations comparatives de provenances ont été initiées vers 1929 afin d'explorer et d'exploiter la variabilité de l'espèce. Elles couvrent l'ensemble de la zone potentielle d'afforestation. Des expériences en serre ont également été menées notamment dans le domaine de l'écophysiologie (résistance à la sécheresse). En dehors de l'aire naturelle de l'espèce, l'Australie reste le pays qui a le plus investi dans le développement et l'amélioration du Pin maritime et les résultats publiés sont nombreux. Aujourd'hui, l'espèce est perçue comme un complément précieux du Pin radiata dans sa zone d'utilisation en raison de sa rusticité et de sa production somme toute appréciable. Les essais comparatifs ont donné lieu à des observations portant sur la vigueur, la forme, la qualité du bois ou encore l'adaptation écologique (HOPKINS, 1960 et 1971; NICHOLS, 1967; SIEMON, 1983). Le tableau IV donne un résumé des principaux résultats enregistrés ainsi que leurs implications.

Nouvelle Zélande. Des essais de provenances ont été implantés dans ce pays depuis 1955 et ont fait l'objet d'une

Pays	Caractères et Principaux résultats
Australie	<p>Caractères. Vigueur (hauteur, diamètre), forme (rectitude du fût, conicité), caractères de branchaison, résistance à la sécheresse, maladies, caractéristiques anatomiques et physiques du bois (HOPKINS, 1960 et 1967; NICHOLS, 1971; SIEMON, 1983).</p> <p>Résultats. Importante variabilité entre provenances pour la plupart des caractères. Supériorité de la race portugaise de Leiria pour la hauteur totale et de la race corse pour la forme du tronc. Tendance à la production de fourches de Leiria. Plus grande résistance à la sécheresse de la race corse, résistance moindre des races landaise tunisienne. Supériorité générale du Pin maritime sur le Pin radiata pour ce caractère. Plus grande densité du bois chez Leiria à l'inverse de la race corse.</p> <p>Implications : La race portugaise de Leiria a été retenue comme population de base pour le programme d'amélioration. La race corse est envisagée comme réserve de gènes favorables pour la qualité du fût susceptibles à terme d'être associés à la vigueur de Leiria par croisement. Après un cycle de sélection intra-Leiria, on fait état d'un gain de 40% d'arbres droits et de 150% d'arbres plus très droits.</p>
Nouvelle-Zélande	<p>Caractères. Hauteur, forme du tronc et de la couronne, nombre de cones, longueur des aiguilles (SWEET & THULIN, 1963; HARRIS et al., 1976).</p> <p>Résultats. Forte variabilité pour tous les caractères et classement des provenances en deux groupes principaux : Atlantique et Méditerranéen qui comprend également les populations marocaines. Le groupe atlantique est de vigueur supérieure et de forme acceptable. On pense que les races atlantiques sont les meilleures sources de graines pour les stations similaires au site du test. Plus tard (1976), il est signalé une plus grande vigueur et une meilleure forme des races portugaise et corse. Forte interaction génotype x type de sol pour la densité du bois.</p>
Afrique du Sud	<p>Caractères. Croissance en hauteur, forme du tronc, branchaison, densité du bois (DUFF, 1928; RYCROFT & et WICHT, 1947, d'après SWEET & THULIN, 1963).</p> <p>Résultats. Différences notables entre provenances pour la plupart des caractères étudiés. Supériorité générale de Leiria (Portugal) puis de Landes pour la hauteur. Comportement variable avec les stations des races corse et de l'Esterel. Meilleures caractéristiques de branchaison des provenances corses. Faibles différences pour la densité du bois mais en faveur de la provenance portugaise.</p>
Grèce	<p>Caractères. Hauteur, diamètre, rectitude du fût, forme de la couronne, fructification (MATZIRIS, 1982).</p> <p>Résultats. Performances supérieures des races atlantiques (Portugal et Landes) pour la hauteur et des races corses pour la rectitude du fût et la forme de la couronne. Plus forte fréquence d'arbres fructifères chez la provenances des Landes et des Cévennes que chez celles de Corse et du Portugal.</p>
Turquie	<p>Caractères. Hauteur, diamètre, caractéristiques du tronc (SIMSEK et al., 1985).</p> <p>Résultats. Forte variabilité géographique mais aussi interaction génotype x site importante pour la hauteur. Les provenances corses sont les plus vigoureuses dans les stations humides et très humides mais, dans d'autres types de situations, Landes et Leiria leur sont supérieures. Les premières sont également supérieures pour la forme de leur fût. Plus grande sensibilité au gel et au bris par la neige de Landes et de Leiria.</p> <p>Implications : on a proposé la multiplication en masse de provenances de la race corse pour les besoins industriels.</p>

Tab. IV. Variabilité géographique du Pin maritime dans son aire d'introduction artificielle à partir d'études comparatives de races et de provenances en dispositif au champ ou en laboratoire.

publication en 1963 (SWEET & THULIN, 1963). Ces essais, au nombre de sept, ont concerné le Nord et le Sud du pays afin de couvrir toute sa diversité écologique. Depuis Sweet & Thulin peu de publications nous sont parvenues mise à part une étude comparative de provenances faite en 1976 (HARRIS et al., 1976). Les résultats importants de ces études sont consignés dans le tableau IV.

Afrique du Sud. Les références concernant ce pays sont les études de Duff (1928) et de Rycroft & Wicht (1947) (SWEET & THULIN, 1963). Des essais de provenances multistationnels ont été mis en place dans des zones de climat méditerranéen du pays. Les auteurs ont mis en évidence une forte

variabilité géographique et proposé une classification des populations de Pin maritime en six races sur la base de certains caractères (Cf. Tab. IV).

Uruguay. Un rapport préliminaire sur un test d'espèces exotiques de pins dans trois types de régions climatiques d'Uruguay indique que des provenances de Pin maritime étaient adaptées aux stations littorales mais montraient une croissance modérée dans des sites plus continentaux (KRALL, 1970).

Grèce. Le Pin maritime a été introduit en Grèce en 1913. Des expérimentations de faible ampleur furent établies au cours des années 1950 dans diverses régions du pays. L'espèce fut utilisée d'une façon extensive par le

service forestier vers la fin des années 1960 (MATZIRIS, 1982). La variabilité géographique de l'espèce a été étudiée dans sept sites différents mais avec un nombre réduit de provenances (quatre). Les résultats reportés dans le tableau IV sont donc à considérer avec les réserves qu'impose un aussi faible échantillonnage.

Turquie. Une série de 16 plantations expérimentales fut établie dans ce pays dans les années 1970 dans le but de sélectionner des sources de graines pour alimenter des projets de boisements industriels à base de Pin maritime, principalement dans la région de Marmara. Une évaluation de ce réseau de tests de provenances fut effectuée en 1985 (SIMSEK et al.,



Photo 2 : Hybride « Tamjout » (Maroc) x « Vivario » (Corse) : vigueur, rectitude du tronc et bonne résistance à *Matsucoccus feytaudi*.

1985). Les principaux résultats sont reproduits dans le tableau IV.

USA. Une expérience comparative de pins pour le reboisement a été conduite dans le centre de l'Oklahoma. Les résultats ont mis en évidence la prépondérance d'espèces comme *Pinus taeda*, *P. echinata* ou *P. virginiana* sur *Pinus pinaster* (OSTERHAUS & LANTZ, 1978).

Corée. En vue d'introduire l'espèce en Corée du Sud, cinq essais comparatifs furent établis avec six provenances espagnoles et une provenance française. Au bout de 17 ans, les plants n'avaient survécu que dans un seul site (Yansan) et avec un taux de 20% seulement. Il n'y avait pas de différences significatives entre provenances ni pour la survie ni pour la croissance en hauteur. En moyenne, la croissance de *Pinus pinaster* était de 125% (deux fois et demi) plus importante que celle de *Pinus thunbergii* tandis que la meilleure provenance (Segovie) atteignait une supériorité de 170% (HAN et al., 1987).

5. Conclusion

On peut résumer comme suit les caractéristiques génécologiques des provenances et races de Pin maritime étudiées dans le contexte du sud-est et du sud-ouest de la France :

- (1) Sensibilité au froid des provenances portugaises, algériennes et tunisiennes ;
- (2) Plus grande vigueur des provenances et races du groupe atlantique ;
- (3) Meilleures performances des races corse (Vivario) et marocaine (Tamjout) pour la rectitude du fût et certains caractères de branchaison tels que l'angle d'insertion et la finesse des branches, pour la première ;
- (4) Comme cela avait été indiqué par Molina (1966) et Vergeron (1970), la provenance d'Espagne centrale (Navaleno, Vieille Castille) ne semble avoir que peu de rapport avec les races atlantiques auxquelles l'apparente son profil terpénique. Ceci reste vrai aussi bien pour des caractères de vigueur que de forme. Ces résultats vont d'ailleurs dans le même sens que le comportement de cet écotype vis-à-vis de *Matsucoccus feytaudi* dans le sud-est de la France.

Par ailleurs, il n'a pas été détecté de liaisons antagonistes significatives entre caractères favorables, ce qui représente un atout non négligeable pour l'amélioration génétique de l'espèce.

Les résultats, nombreux, obtenus depuis plus de 30 ans sur la variabilité et la différenciation géographique, génécologique et génétique du Pin maritime ont déjà été mis à profit pour l'amélioration de cette espèce, en particulier dans la région des Landes de Gascogne. Le formidable réservoir de gènes que recèle le Pin maritime sur l'ensemble de ses populations constitue un atout pour une amélioration encore plus poussée, notamment pour des caractères de forme et d'adaptation. L'hybridation entre provenances et races, complémentaires pour des critères importants, ouvre des perspectives qui commencent à peine à être explorées. Elle peut être une option d'amélioration pour l'avenir. Pour la zone méditerranéenne française, un espoir est perçu à la suite de la découverte de provenances résistantes et de la création d'hybrides interprovenances ayant un bon niveau de résistance ou de tolérance vis-à-vis de *Matsucoccus feytaudi*. Pour la création de variétés adaptées à cette zone, les recherches doivent être orientées sur la compréhension du déterminisme de l'hérédité de la résistance à ce ravageur.

A.H.

Références bibliographiques

- ANCILLOTTI, A. & GIANNINI, R. 1975. Preliminary research on variations in some characteristics of cones, seeds and seedlings of *Pinus halepensis* and *P. pinaster*. *Forestry-Abstracts* 1976.
- ARBEZ, M. 1979. Contrôle génétique et mécanismes d'acquisition des défauts de rectitude du tronc chez le pin maritime landais. 104^e congrès national des sociétés savantes, Bordeaux, 1979, Sciences, fasc. II, 315-327.
- BACHILLER, G. C. 1969: Etude des provenances de *Pinus pinaster*. Données relatives à la pépinière. 2nd world consultation on Forest Tree Breeding, p. 229. Washington, D.C., 1969.
- BAHRMAN N, BARADAT Ph, PETIT R. 1992. Structuration de la variabilité génétique du pin maritime dans l'ensemble de son aire naturelle. Hypothèses explicatives. In : Complexes d'espèces, Flux de gènes et Ressources génétiques. Colloque International en hommage à Jean Pernès. BRG/MRT Paris, 351-368.
- BALLENGHIEN, X. 1984. Analyse d'un test de provenances multistationnel de pin maritime. Mémoire de fin d'études . E.N.S.A. Rennes.
- BARADAT, PH. & MARPEAU-BEZARD, A. 1988. Le pin maritime *Pinus pinaster* Ait. Biologie et Génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. Thèse de doctorat d'Etat ès Sciences. Université de Bordeaux I.
- BOUVAREL, P. 1960. Note sur la résistance au froid de quelques provenances de pin maritime. *Revue forestière française* 7: 495-508.
- DESTREMAU, D. X., JOLLY, H. & TAHRI, T., 1976. Contribution à la connaissance des provenances de *Pinus pinaster*. *Ann. Rech. For. Maroc* 16: 101-153.
- DUFF, G. E. 1928. The varieties and geographical forms of *Pinus pinaster* Sol. in Europe and South Africa. Union of South Africa, British Empire forester Conference, Pretoria.
- DUREL, C. E. 1990 : Paramètres génétiques et sélection en deuxième génération d'amélioration du pin maritime *Pinus pinaster* Ait. Thèse de doctorat de l'INA Paris-Grignon.
- GAMBI, G. 1974. Comparison of specimens of *Pinus pinaster* from provenances in Provence and Liguria. *Forestry-Abstracts* 1977.
- GIL, M., 1993. Genetic improvement of *Pinus pinaster*: Variability in mediterranean Spain. International course of ERASMUS: Developpment of fast growing forest species and their effect on the environment. Bordeaux (France) June, 21nd-July, 2rd, 1993.
- GIL, S. & ALIA MIRANDA, R., 1989. La mejora genética del *Pinus pinaster* Aiton en la España mediterránea. Madrid, 1989.
- GUYON, J. P. 1980. Variabilité géographique et écophysiologique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Mémoire de fin d'études E.N.I.T.E.F.
- GUYON, J. P. & KREMER, A. 1982. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Can. J. For. Res.* vol. 12, n° 4 (936-946).
- HAN, Y. C., RYU, K. O., LEE, K. Y., CHANG, S. O. & YOUN, K. S. 1987. Adaptation trial of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Korea. *Forestry-Abstracts* 1989.
- HARFOUCHE, A., BARADAT, Ph. & DUREL, C. E. 1995. Variabilité intraspécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-est de la France. I. Variabilité des populations autochtones et des populations de l'ensemble de l'aire de l'espèce. *Ann. Sci. For.* 52: 307-328.
- HARFOUCHE, A., BARADAT, Ph. & KREMER A. 1995. Variabilité intraspécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-est de la France. II. Hétérosis et combinaison de caractères chez des hybrides interraciaux. *Ann. Sci. For.* 52: 329-346.
- HARRIS, J. M., THULIN, I. J. & MC CONCHIE, D. L., 1976. Maritime pine. *Forestry-Abstracts* 1980.
- HOPKINS, E. R. 1960. Variation in the growth rate and quality of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia. *For. Dept Perth West. Aust. Bull.* 67, 33 pp.
- HOPKINS, E. R., 1971. Drought resistance in seedlings of *Pinus pinaster* Ait. *For. Dept Perth West. Aust. Bull.* 82, 35 pp.
- ILLY, G. 1966: Recherches sur l'amélioration génétique du pin maritime. *Ann. Sci. For.* 23, 4: 769-944.
- KRALL, J. 1970. Adaptability of North American conifers planted in Uruguay, and their susceptibility to insect pests and diseases. *Forestry-Abstracts* 1971.
- KREMER, A. & ROUSSEL, G. 1986: Décomposition de la croissance en hauteur du Pin maritime. Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. *Ann. Sci. For.* 43, 15-34.
- MAGINI, E. 1969. The heritability of the stem form in *Pinus pinaster* Ait. 2nd world consultation on Forest Tree Breeding, p. 229. Washington, D.C., 1969.
- MATZIRIS, D. I. 1982. Variation in growth and quality characters in *Pinus pinaster* provenances grown at seven sites in Greece. *Silvae genet.* 31 (5-6): 168-173.
- MIROV, N., 1967: The Genus *Pinus*. The Ronald Press. Co. New York.
- MOLINA, R. F. 1966. Comportamiento racial del *Pinus pinaster* en el Noroeste de España. Sexto congress. Forestal Mundial, Madrid, 1966.
- NEPVEU, G. 1984. L'amélioration de la qualité de la production forestière: le cas du pin maritime. Communication 3^e rencontre Recherche-Formation-Professionnels du Bois et de la Forêt. ENITA, Bordeaux.
- NICHOLS, J. W. P. 1967. Assessment of wood qualities for tree breeding. IV. *Pinus pinaster* Ait. grown in Western Australia. *Forestry-Abstracts* 1967.
- OSTERHAUS, C. A. & LANTZ, C. W. 1978. Pine plantations on the cross timbers area of Oklahoma. *Forestry-Abstracts* 1979.
- PETIT, R.. Ressources génétiques du pin maritime: Apport des marqueurs enzymatiques. DEA Université Paris-Sud-Orsay.
- RESCH, T.. 1974. Essai de distinction morphologique des races majeures de *Pinus pinaster*. *Ann. Rech. For. Maroc* 14 (92-102).
- RIOM J. 1980. Biologie et écologie des populations de la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Ducasse 1942 (*Coccoidea margarodidae*). Thèse doctorat d'Etat Université Bordeaux I.
- SARRAUSTE, N. 1982: Photosynthèse, respiration et répartition de matière sèche de jeunes plants de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) appartenant à sept provenances et conduits selon deux traitements hydriques. DEA Université Pierre & Marie Curie, Paris VI.
- SCHVESTER D. 1974. Bio-écologie des *Matsucoccus* (*Coccidae Margarodidae*) en particulier de *Matsucoccus feytaudi* DUC. In : Ecologie Forestière; La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Ouvrage collectif sous la direction de P. PESSON. Ed. Gautiers-Villars, Paris.
- SCHVESTER D. 1981. Pin maritime et *Matsucoccus feytaudi* Duc. Etat actuel de la question. *For. med.*, t III, n°2.
- SCHVESTER, D. & UGHETTO, F. 1986. Différences de sensibilité à *Matsucoccus feytaudi* Duc (Homoptera: Margarodidae) selon les provenances de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Ann. Sci. For.* 43 (4): 459-474.

- SIEMON, G. R. 1983. Strength properties of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia. *Forestry-Abstracts* 1984.
- SIMSEK, Y., TULUKÇU, M. & TOPLU, F. 1985. Studies on the variations in growth and quality characteristics of *Pinus pinaster* Ait. provenance trials in Turkey. *Ormancılık Arastırma Enstitüsü Yayınları, Teknik Bülten*, ser. n° 149: 3-88.
- SWEET, G. B. & THULIN, I. J. 1963. Provenance of *Pinus pinaster* Ait. A five year progress report on a trial at Woodhill, New Zealand. *New Zeal. J. For.* 8 (4): 570-586.
- TRIBOULET, B. & FABRE, O. 1995. Repérage des pins maritimes résistants à *Matsucoccus feytaudi* en Provence Cristalline. *Rapport de stage de BTA, CFA Montélimar*.
- VERGERON, P. 1970. Variabilité entre populations locales de *Pinus pinaster* Sol. Le problème du pin mésogén. Document interne, INRA, Bordeaux.
- VENDRAMIN, G. G., ANDZIDEI, M., MADAGHIELE, A. & BUCCI, G. 1998. Distribution of genetic diversity in *Pinus pinaster* Ait. as revealed by chloroplast microsatellites. *Theoretical and Applied Genetics* 97 : 456-463.

Résumé

L'article traite des thèmes de la variabilité géographique et génécologique du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) à l'échelle de son aire naturelle et d'introduction ainsi que dans les contextes du Sud-est (Massif des Maures dans le Var) et du Sud-ouest de la France (Massif des Landes, Gironde). Une importante variabilité est trouvée entre races et provenances de l'ensemble de l'aire de l'espèce pour des caractères de vigueur, de forme ou de branchaison ainsi que des caractères de phénologie ou de résistance à des insectes ravageurs. Aussi bien dans le Sud-Est que dans le Sud-Ouest, les provenances atlantiques se sont montrées supérieures pour la vigueur tandis que les provenances corses et marocaines exprimaient des qualités supérieures pour la rectitude de tronc mettant en évidence une spécialisation des races pour des groupes de caractères. Dans la région méditerranéenne, un gradient Ouest-Est de sensibilité du pin maritime à la cochenille *Matsucoccus feytaudi* a été mis en évidence. Les populations occidentales sont nettement plus résistantes à l'insecte que les populations de la partie orientale de l'aire de l'espèce. La provenance marocaine de Tamjout a notamment montré une résistance complète à l'insecte. Les provenances portugaise et tunisienne montrent une sensibilité au froid qui les écarte des programmes de reboisement dans le sud de la France. Il ne semble pas, par ailleurs, exister de liaisons antagonistes fortes entre caractères importants de nature à compliquer outre mesure les programmes d'amélioration génétiques de l'espèce.

Summary

The paper deals with the geographic and genecological variability of the Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) throughout its natural and artificial habitats, as well as in two areas in France, the south-east (Maures mountain in the Var) and south-west (the Landes in Gironde). A highly significant variability was found among strains and provenances from the whole range of the species for traits related to vigour (height, growth, stem straightness and branch habit) as well as for phenology and resistance to pests. Both in the south-east and in the south-west, the provenances from the Atlantic part of the species' range were more vigorous than all others, while the provenances from Corsica and Morocco exhibited more advantageous phenotypes for stem straightness and branch habit, denoting thus a relative specialisation of the populations for groups of traits. Within the Mediterranean region, the existence of a west-east gradient for resistance to the pest *Matsuccoccus feytaudi* was demonstrated. This cochinella ravages the populations of Maritime pine throughout a part of this region. The populations coming from the western part of the species range (Morocco, Portugal, western Spain and western France) were clearly more resistant than were the eastern provenances (Eastern Spain, south-eastern France, Corsica and north-western Italy). The Moroccan provenance from Tamjout (Middle Atlas) in particular was completely resistant to the insect. On the other hand, the provenances from Portugal and from Tunisia were highly sensitive to cold, and are therefore not suitable for afforestation programmes in southern France. Moreover, no strong antagonistic relations seem to exist among important economically favourable traits, and this fact makes it easier to optimize the breeding strategy for the species.

Riassunto

Variabilità tra provenienze e razze geografiche del Pino marittimo.

Interpretazione genetica e genecologica

Lo scopo di questo articolo è di rapportare le principali conoscenze sulla variabilità geografica e genecologica del Pino marittimo (*Pinus pinaster* Ait.) alla scala dell'area naturale e artificiale della specie, come pure nei contesti del sud-est e sud-ovest della Francia.

Una variabilità molto importante esiste fra provenienze da tutta l'area della specie per caratteri di vigore (cresciuta in altezza), di forma (del fusto) o di ramificazione, come pure per caratteristiche fenologiche o di resistenza all'attacco per gli insetti. Per altro nel sud-est che nel sud-ovest, le provenienze di origine atlantica hanno un potenziale di crescita molto accentuato rispetto alle provenienze euro-mediterranee e da Africa, mentre le provenienze da Corsica e Marocco sono stati migliori per la forma del fusto. Ciò mette in evidenza una specializzazione delle provenienze per gruppi di caratteri. Nella regione mediterranea, è stato messo in evidenza l'esistenza di un gradiente di resistenza all'insetto *Matsucoccus feytaudi* che devasta i popolamenti del Pino marittimo nel sud-est della Francia e nel nord-ovest dell'Italia. Le provenienze dalla parte occidentale dell'area naturale della specie mostrano una resistenza nettamente più importante che le provenienze dalla parte orientale. In particolare, la provenienza marocchina da TAMJOUT mostra una resistenza totale all'insetto. Le provenienze da Portogallo e Tunisia mostrano una sensibilità importante al freddo, il che contrindica la loro utilizzazione nei rimboschimenti entrambi le zone, sud-est e sud-ovest della Francia. Entrambe le zone, non si sono notate sostanziali correlazioni fra i caratteri economici importanti, il che non complica il miglioramento genetico della specie.