



Les Pins de montagne (*Pinus uncinata* Ram, *P. mughus* Scop., et consorts) du Jura aux Préalpes orientales en passant par la Lorraine et la Bohême

Renaud Cantegrel

► To cite this version:

Renaud Cantegrel. Les Pins de montagne (*Pinus uncinata* Ram, *P. mughus* Scop., et consorts) du Jura aux Préalpes orientales en passant par la Lorraine et la Bohême. *Revue forestière française*, 2017, 69 (6), pp.587-632. <10.4267/2042/68188>. <hal-03447313>

HAL Id: hal-03447313

<https://hal.science/hal-03447313v1>

Submitted on 24 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

LES PINS DE MONTAGNE (*PINUS UNCINATA* RAM., *P. MUGHUS* SCOP., ET CONSORTS) DU JURA AUX PRÉALPES ORIENTALES EN PASSANT PAR LA LORRAINE ET LA BOHÊME

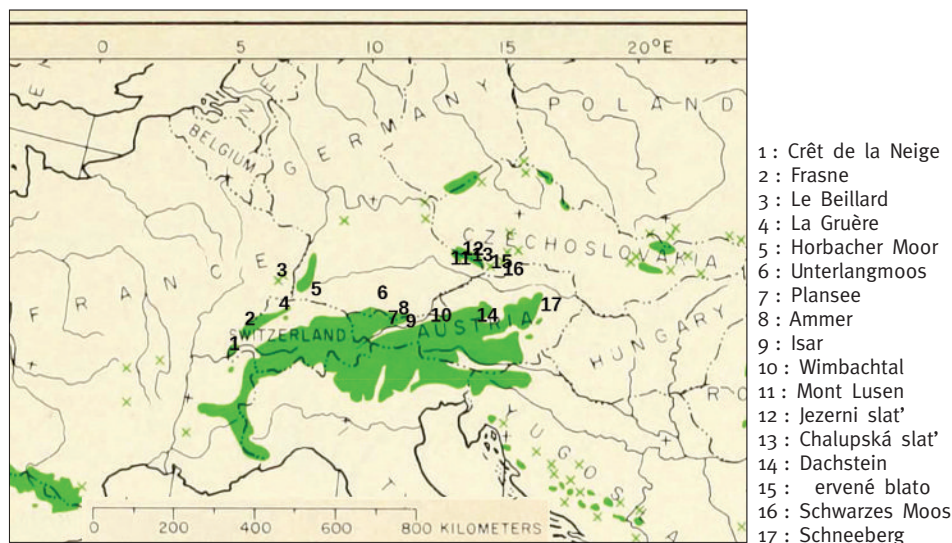
RENAUD CANTEGREL

Le complexe d'espèces⁽¹⁾ des Pins de montagne, malencontreusement encore dénommé *Pinus mugo complex* dans maints articles scientifiques, fait l'objet d'une multitude de publications, écologiques, génétiques ou taxonomiques, issues pour la plupart de nos collègues originaires des pays d'Europe centrale. En effet, ces contrées connaissent le maximum de diversification de ces espèces étroitement apparentées que l'on rencontre en zone némorale, aussi bien en montagne que sur les tourbières du piémont.

Pour embrasser la diversité des formes à l'occasion d'un voyage centro-européen entrepris durant l'été 2017, nous avons prospecté dix-sept sites abritant les fameux conifères (figure 1, ci-dessous), appartenant pour moitié au nord de l'orosystème alpin (Ozenda, 2002), l'autre moitié à divers massifs de l'arc hercynien, des Vosges à la Bohême.

FIGURE 1 LOCALISATION DES SITES PROSPECTÉS DANS L'AIRE DES PINS DE MONTAGNE

(Source : Critchfield et Little, 1966, modifié)



(1) Les astérisques renvoient au glossaire (p. 618).

Outre les notes et les photographies prises sur le terrain, les récoltes d'échantillons de cônes nous ont permis de bien garder en mémoire les caractéristiques morphologiques majeures des diverses provenances et d'établir des comparaisons "à chaud".

Nous livrons ici les résultats ordonnés de notre démarche écologique et dendrologique, sous forme de modeste contribution à la connaissance passionnante de nos Pins de montagne.

LES VARIANTES DU PIN DE MONTAGNE DU JURA AUX ALPES DE BERCHTESGADEN

Un détour par la taxonomie

En dépit des efforts déployés, surtout au long du siècle écoulé, par chercheurs et forestiers afin d'infléchir la nomenclature* des Pins de montagne, la « communauté scientifique » persiste aujourd'hui à considérer l'existence d'une seule espèce collective, ravalant le Pin à crochets (arborescent) et le Pin mugo (frutescent*) au rang de sous-espèces de *Pinus mugo* Turra. Ainsi le référentiel TAXREF du Muséum national d'histoire naturelle distingue-t-il trois taxons* de rang subspécifique : Pin couché, Pin des fanges et Pin à crochets.

Selon cette taxonomie (tableau I, ci-dessous), qu'entend-on par l'épithète *rotundata* ? Elle est inaugurée par Link en 1827 et reprise ultérieurement par Antoine, puis par Schröter. Ce dernier, adoptant la classification proposée par Willkomm en 1887, distingue plusieurs variétés selon les caractéristiques du cône*. Ainsi l'écusson* de l'écaille, à fort développement dans le type *rostrata* où il se présente en pyramide plus haute que large, devient-il chez *rotundata* plus large que haut (Schröter, 1895). Une telle dichotomie laisse pourtant perplexe un Gaussen (1923) pour qui : « Les apophyses* sont toujours en partie proéminentes. Leur forme, très variable, oscille entre un type « rostrata » où elles sont très saillantes et un type « rotundata » où elles le sont peu ». D'ailleurs, dès l'origine, De Candolle (DC.) met en doute lors de son *Voyages de Tarbes* la pertinence du crochet comme principal caractère diagnostique de *Pinus uncinata* car il remarque déjà en 1807 aux Pyrénées catalanes des pins dont « les cônes sont tantôt à écailles oncinées* tantôt non crochues de sorte [qu'il ne sait] si le caractère du *Pinus uncinata* de Ramond sera suffisant ».

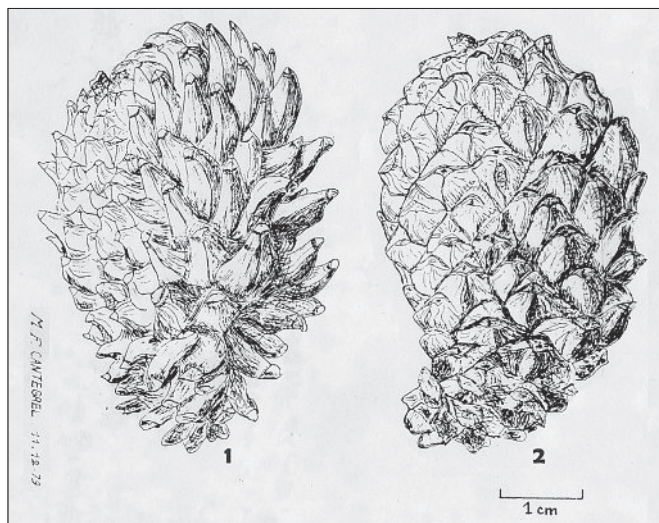
TABLEAU I
Extrait du référentiel TAXREF relatif
à la nomenclature officielle du complexe des Pins de montagne

Nom valide	Nom vernaculaire
<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>mugo</i> Turra, 1764	Pin mugho, Pin mugo, Pin de montagne, Pin couché, Pin rampant
<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>rotundata</i> (Link) A.E. Murray, 1985	Pin des fanges
<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>uncinata</i> (Ramond ex DC.) Domin, 1936	Pin à crochets

La biométrie du cône confirme en effet la variabilité de ce caractère au sein d'une même population de Pin à crochets (Cantegrel, 1982), où l'on rencontre fréquemment une large gamme de formes d'écusson entre les types extrêmes (figure 2, p. 589).

FIGURE 2

VARIATION EXTRÊME DE L'ASPECT DU CÔNE CHEZ *PINUS UNCINATA* :
TYPES *ROSTRATA* (1) ET *ROTUNDATA* (2)
AU MASSIF DES ENCANTATS (PYRÉNÉES CATALANES)



Par ailleurs *Pinus rotundata* est censé coloniser préférentiellement les tourbières, d'où sa dénomination vernaculaire "Pin des fanges" notée dans le référentiel, et sa synonymie présumée avec *Pinus uliginosa* Neumann. On verra plus loin en quoi se singularise le véritable Pin des marais.

Le Pin à crochets sommital des monts Jura

Pour effectuer l'ascension du crêt de la Neige, point culminant de l'anticlinal* des monts Jura à 1 720 mètres d'altitude, le départ de Lélex (890 m) dans le val de Mijoux (Valserine) permet de parcourir l'étagement de la végétation depuis la pessière montagnarde jusqu'à la pineraie subalpine. À partir du chalet de la Loge (1 430 m) le cheminement traverse un pré-bois où l'Épicéa (*Picea abies*) ponctue les pelouses dominées par les hampes robustes de la Gentiane jaune (*Gentiana lutea*) et les larges feuilles du Vêrâtre blanc (*Veratrum album*).

Dès 1 500 mètres on rencontre *Pinus uncinata* à l'état isolé ou par petits boqueteaux dans les pâturages bosselés où s'épanouit une mosaïque de Raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*) et d'espaliers de *Dryas octopetala* sur les facettes calcaires bien ensoleillées. On est frappé par l'intense dynamique du Pin, avec une rapide colonisation des pelouses sous-pâturées aux côtés de l'Épicéa.

Vers 1 600 mètres on remarque que les landines* de Myrtille (*Vaccinium myrtillus*) du versant nord s'enrichissent de l'Airelle bleue (*V. uliginosum*), et l'on parvient aisément au col coté 1 680 mètres, vaste échancrure du dôme anticlinal au sud immédiat du Grand Crêt (1 702 m). De là un joli parcours sinuant sur la croupe parmi les pelouses rocailleuses fleuries parsemées de Pin à crochets (photo 1, p. 590) conduit jusqu'au crêt de la Neige (1 720 m). Le conifère, en peuplement fragmenté formé d'une succession d'agrégats de quelques arbres, demeure bienvenant malgré les rigueurs météorologiques qu'il endure en situation de crête. Ici, nul signe d'anémomorphose chez *Pinus uncinata*, contrairement à son voisin *Picea abies* qui semble en souffrance sur ces sites ventés. En contrepartie, on observe le "noir", maladie fongique des aiguilles due à *Herpotrichia juniperi*, sur les pousses basales de certains pins dans les zones de congères persistant tard en

saison, phénomène non remarqué chez l'Épicéa qui, il est vrai, demeure moins alticole que son concurrent. Quelques gros bois jalonnent le lapiaz* culminant, les plus vieux atteignant des âges respectables — quoique modérés pour une population subalpine de Pin à crochets autochtone — avoisinant 350 ans (Prunier *et al.*, 2015).



Photo 1 Le pré-bois de Pin à crochets et Épicéa sur la croupe des monts Jura en direction du Grand Crêt.

L'agencement des peuplements arborés s'effectue selon l'étagement schématisé au transect sud-est – nord-ouest de la figure 3 (p. 591). La flore du sous-bois reflète clairement les variations d'exposition entre adret et ubac, mais également selon la microtopographie dans les espaces ouverts des niveaux supérieurs. Ainsi la pineraie sommitale à Sorbiers (*Sorbus spp.*) et Genévrier nain (*Juniperus communis* subsp. *nana*) s'accompagne-t-elle aux facettes sud de Raisin d'ours et Thé des Alpes (*Dryas octopetala*), alors que les facettes nord sont dédiées aux Airelles (*Vaccinium spp.*) et *Rhododendron ferrugineum*⁽²⁾.

L'examen attentif des fructifications du Pin révèle les principaux attributs du cône⁽³⁾ (photo 2, p. 591) : belles dimensions, solitaire ou inséré en verticilles de 2 à 3, légèrement réfléchi, couleur brun rouge à brun violacé, très luisant, *bien asymétrique et pourvu de crochets mucronés** marqués mais de type *rotundata*.

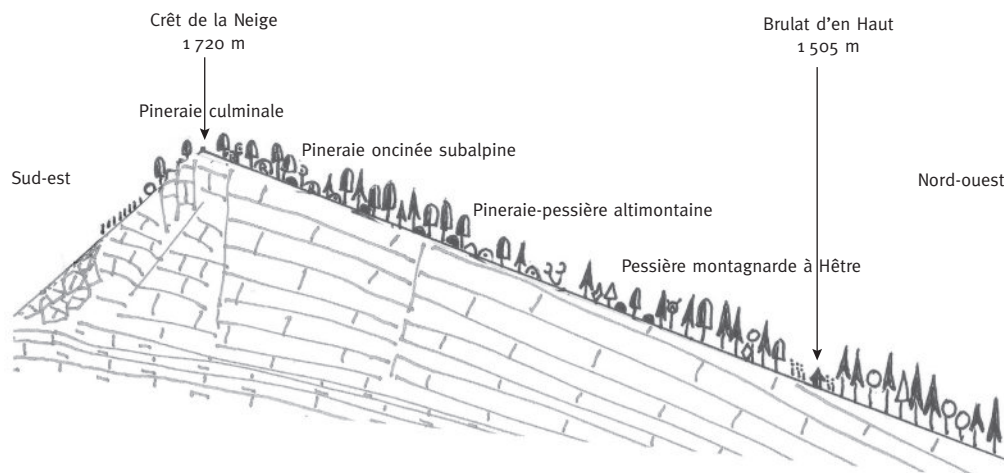
Au retour, plutôt que parcourir en sens inverse le sentier “Balcon du Léman” (GR 509), on préfère emprunter l'itinéraire contournant le sommet par l'ouest jusqu'à la clairière du chalet Brulat d'en Haut (1 505 m). La descente embrasse ainsi l'amplitude altitudinale de la pineraie et l'intéressante ceinture altimontaine*, floristiquement très riche, à l'interface du montagnard supérieur et du subalpin. Peu avant le Brulat, la hauteur des pins peut dépasser une douzaine de mètres.

(2) Voir le tableau A2 (p. 624) l'ensemble des relevés floristiques relatifs aux sites prospectés en montagne.

(3) Les caractéristiques du cône figurent au tableau A3 (p. 630) pour la totalité des populations expertisées.

FIGURE 3

LA PINERAIE SOMMITALE DES MONTS JURA AU CRÊT DE LA NEIGE



Substrat

- lapiaz
- éboulis
- calcaires du Kimméridgien supérieur
- marno-calcaires du Séquanien

Couverture végétale

- | | | | |
|--|---|--|----------------------------|
| | pelouse subalpine héliophile | | <i>Pinus uncinata</i> |
| | <i>Dryas octopetala</i> | | <i>Picea abies</i> |
| | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> | | <i>Abies alba</i> |
| | <i>Rhododendron ferrugineum</i> | | <i>Fagus sylvatica</i> |
| | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | | <i>Acer pseudoplatanus</i> |
| | <i>Vaccinium uliginosum</i> | | <i>Sorbus aucuparia</i> |
| | <i>Vaccinium myrtillus</i> | | <i>Sorbus aria</i> |
| | <i>Rhamnus alpina</i> | | |
| | <i>Sorbus chamaemespilus</i> | | |
| | pelouse montagnarde
à <i>Gentiana lutea</i> et <i>Veratrum album</i> | | |


 Photo 2 Au crêt de la Neige, les cônes de *Pinus uncinata* sont pourvus de crochets arrondis.

Le Pin à crochets des Alpes d'Ammergau (Haute Bavière)

• Le Pin montagnard de Plansee

Venant du plateau de Bavière, on gagne facilement le nord Tyrol en remontant la vallée de la Lech en amont de Füssen. À Reutte (Autriche), on suit en rive droite le déversoir de Plansee, splendide lac enserré dans les montagnes calcaires au sud de l'Ammergebirge, couvertes de conifères jusqu'à près de 1 900 mètres. Là, le Pin mugo s'aventure aux marges alpines, mais ses peuplements frutescents colonisent également les ressauts rocheux d'altitude plus modérée, comme les couloirs d'avalanche ou les berges des torrents actifs.

La grande surprise c'est de découvrir dès la rive nord de Plansee, vers 980 mètres d'altitude, une belle population de Pin à crochets (photo 3, ci-dessous) sur des colluvions au bas du versant sud de l'Hochjoch (1 823 m). Le Pin à crochets s'y régénère abondamment malgré la concurrence de l'Épicéa, et on s'étonne de constater la perpétuation d'une telle pineraie à aussi faible altitude (920 m en amont de Reutte jusqu'à 1 100 mètres sur les versants d'éboulis autour du lac, selon Businský, 2008), alors que le Sylvestre (*Pinus sylvestris*) paraît mieux adapté à cette station d'adret montagnard, au moins en partie supérieure moins exposée à l'humidité lacustre.

Autre singularité, nomenclaturale cette fois : c'est dans ces parages que dans les années 1980 Christensen désigna le néotype* de *Pinus rotundata* Link (in Businský et Kirschner, 2006) ! On verra dans la dernière partie de la présente étude quelle conséquence tirer de cette identification en matière de pertinence des épithètes latines les plus couramment usitées.

Il est vrai que l'examen attentif des écailles du cône révèle ici des apophyses arrondies, peu développées et généralement non recourbées en crochets. En contrepartie, le cône demeure clairement asymétrique, comparable à la provenance du crêt de la Neige, mais de taille nettement plus réduite.



Photo 3 À Plansee, un Pin à crochets à son aise en environnement montagnard.

• *La jeune pineraie torrentielle de l'Ammer*

De Plansee on passe l'Ammer-Sattel pour déboucher en haute vallée de l'Ammer et descendre en direction de la petite ville bavaroise d'Ettal. Au niveau d'une étroiture de la vallée, on remarque en rive droite un impressionnant cône de déjections dont le torrent érode en amont le vaste panneau calcaire nord-ouest du Kuchelbergspitze (2 020 m) (photo 4, ci-dessous). La frange plus ou moins stabilisée des blocs et sédiments grossiers, vers 1 000 mètres à la base du cône d'accumulation, est colonisée par une pineraie passablement buissonneuse à laquelle se mêlent Épicéa (en de nombreux semis) et Saule blanc (*Salix alba*). Sur ce substrat blocailleux, parfois humide voire engorgé, on rencontre pour la première fois le Rhododendron cilié (*Rhododendron hirsutum*) des Alpes calcaires centrales et orientales (*Alpenrosengebüschen* des auteurs germaniques).

Le Pin de montagne, au caractère pionnier affirmé, se présente ici sous deux formes : *en majorité frutescent, mais accessoirement érigé* atteignant alors une hauteur limitée à quelques mètres. Dans cette dernière configuration, plusieurs tiges orthotropes* se développent dès la souche, l'une d'elles devenant parfois nettement dominante, donnant l'impression d'un pin monocormique*. *Le cône, asymétrique, présente des apophyses peu développées, et son insertion demeure sensiblement perpendiculaire à l'axe du rameau* (photo 5, ci-dessous). Néanmoins quelques pins érigés possèdent des cônes plus ou moins oncinés capables de persister jusqu'à 5 années sur la tige.



Photo 4 Le Pin de montagne colonise activement les matériaux carbonatés déposés par un torrent tributaire de l'Ammer.



Photo 5 Le Pin de montagne de l'Ammer : inflorescence femelle violette, cône pourvu d'apophyses mucronées peu saillantes.

Le Pin de montagne de Karwendel (Nord Tyrol)

De la célèbre station de ski bavaroise de Garmisch-Partenkirchen on rejoint à Mittenwald la haute vallée de l'Isar que l'on remonte jusqu'à Scharnitz et l'entrée du parc naturel de Karwendel, en territoire tyrolien. On continue à pied le long de la belle rivière torrentielle aux eaux vert céladon qui se fraie un passage à travers versants escarpés et cluses abruptes. Dès l'altitude de 1 000 mètres *on distingue aux côtés du Sylvestre la présence d'un Pin de montagne qui juxtapose individus couchés et sujets érigés*. En empruntant une route forestière rive gauche de l'Isar, on s'élève à travers une pessière-hêtraie à Sapin (*Abies alba*) et Sycomore (*Acer pseudoplatanus*), avec sous-bois de Rhododendron cilié et Myrtille, typiquement ombrophile, sur laquelle s'étirent de longues écharpes de nuages chargés de pluie. Curieux de constater la capacité de ce Pin montagnard à se maintenir là, face à la concurrence de tant d'essences forestières sciaphiles ! Il est vrai qu'à y regarder de près, notre Pin se cantonne entre 1 000 et 1 200 mètres plutôt aux berges des ravins parfois érodés ou bien dans les couloirs où transitent avalanches ou neige en reptation hivernale (photo 6, ci-dessous).



Photo 6 Dans l'étage montagnard au Karwendel, le Pin adopte un port frutescent dans les couloirs et arborescent sur les berges.

De l'autre côté de la vallée le versant très raide à l'adret du Brunnensteinspitze (2 180 m) se trouve régulièrement parcouru par les avalanches et le couvert des pins forme alors une brousse dense au pied de la falaise vers 1 200 mètres d'altitude. Étonnante aptitude de notre Pin de montagne à adopter un port en adéquation avec les contraintes environnementales extrêmes !

L'examen des fructifications de cet étonnant conifère révèle un *cône le plus souvent à insertion orthogonale, plutôt asymétrique, pourvu d'écussons peu saillants* (photo 7, p. 595).



Photo 7 Dépourvus de crochets, le Pin de l'Isar possède néanmoins des cônes légèrement asymétriques.

Le Pin de montagne du Watzmann

De la haute vallée de l'Isar on franchit l'interfluve pour basculer sur celle de l'Inn peu en amont d'Innsbruck. À partir du bassin de l'Inn, délaissant la population de Pin à crochets de Pinzgau (Eichberger et Arming, 2002) sise en tête de vallée du Salzach, on choisit de dévaler vers Berchtesgaden, charmante bourgade touristique dominée par la célèbre double pointe carbonatée du Watzmann (2 307 et 2 713 m). On s'intéresse particulièrement à la population locale de Pin de montagne colonisant le Wimbachtal, large auge torrentielle (photo 8, ci-dessous) résultant du surcreusement glaciaire

de la combe séparant le Watzmann à l'est, du Hochkalter (2 601 m) à l'ouest. En effet, situé en limite chorologique de *Pinus uncinata*, ce massif préalpin de Berchtesgaden est réputé abriter la population la plus orientale de l'espèce (Podhorsky, 1939, *in* Holubi ková, 1980).



Photo 8 Au Wimbachtal, le Pin de montagne colonise activement les sédiments torrentiels, préparant l'installation du Mélèze d'Europe en altitude.

• *Du montagnard au subalpin, un Pin omniprésent*

Rude marche d'approche dans le parc national de Berchtesgaden ! Car il faut laisser le véhicule au pont de Wimbach (*Wimbachbrücke*) à 620 mètres d'altitude au-dessus du village de Ramsau et remonter la vallée longue d'une douzaine de kilomètres. Les formations arborées s'y succèdent selon l'étagement suivant (figure 4, ci-dessous et tableau A2, p. 624) :

— Le départ s'effectue dans une pessière-hêtraie montagnarde à Sycomore et grandes herbes (Ombellifères, *Adenostyles alliariae*...). Formation anthropisée entre 900 et 1 000 mètres d'altitude, floristiquement très comparable à celles déjà rencontrées en haute vallée de l'Isar (Tyrol).

— Dès 950 mètres apparaissent quelques pins de montagne en sous-étage de la pessière, et le cheminement traverse entre 1 000 et 1 100 mètres un peuplement de transition formant une forêt montagnarde mixte d'Épicéa et Mélèze (*Larix decidua*) à Sycomore, Sorbiers et Pin de montagne sur colluvions basales de versant.

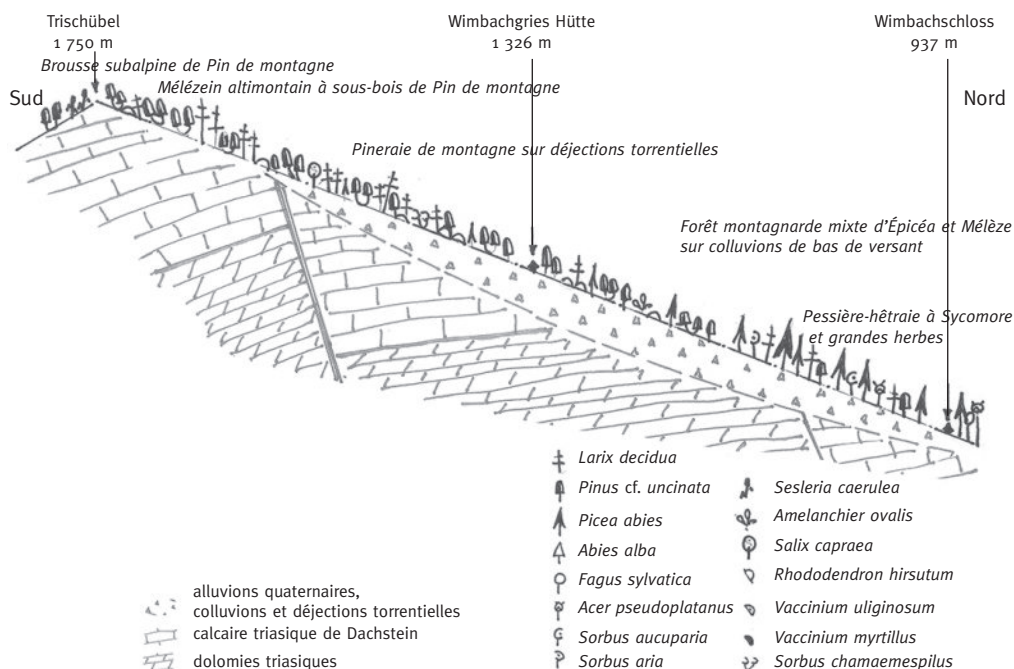
— Comme on chemine à présent dans l'ample talweg dénommé *Wimbachgries*⁽⁴⁾, on pénètre dans la pineraie de montagne sur déjections torrentielles dolomitiques, vives ou fixées, à Mélèze et Épicéa avec sous-bois de Rhododendron cilié (1 100 à 1 400 m).

— À partir de Wimbachgries Hütte, l'itinéraire s'incurve au sud-est (photo 8, p. 595) et recoupe entre 1 400 et 1 600 mètres un mélèzein altimontain à sous-bois de Pin de montagne.

— Enfin, au-dessus de 1 600 mètres, on passe progressivement à une brousse subalpine de Pin de montagne à Mélèze. Au col de Trischübel (1 750 m), la formation frutescente ressemble fort aux peuplements de *Pinus mughus* et colonise les calcaires de Dachstein plus ou moins lapiazés où s'épanouit en versant sud-est tout un lot de compagnes thermo-héliophiles. Un reposoir à bestiaux envahi de Grande Oseille (*Rumex acetosa*) occupe une partie du replat d'altitude, tandis qu'alternent mégaphorbiaies et boqueteaux de Pin de montagne fréquentés par le Chamois furtif.

FIGURE 4

**DU MONTAGNARD AU SUBALPIN
LE PIN DE MONTAGNE CONFIRME AU WIMBACHTAL SA SUPRÉMATIE PIONNIÈRE**



(4) Le suffixe *-gries* indique que la vallée est remplie de pierriers (Konnert et al., 1999).

- *Un fixateur de terrains en montagne*

Bien qu'Épicéa et Mélèze partagent les espaces d'altitude modérée avec lui, là où le Pin de montagne affirme sa suprématie incontestée, c'est dans la colonisation active des amas de débris torrentiels le long des chenaux creusés sur les cônes d'accumulation. Dans la tranche de 1 100 à 1 400 mètres particulièrement, il faut admirer l'impressionnante capacité de notre Pin, *soit érigé, soit frutescent plus ou moins couché*, à s'implanter dans les alluvions calcaires et dolomitiques périodiquement arrachées lors des violents orages frappant les hauts bassins versants de cette chaîne carbonatée.

À l'érosion torrentielle, dont la vigueur se lit sur les troncs couverts de blessures cicatrisées ou vives occasionnées lors du charriage des matériaux alluvionnaires, s'ajoutent en période hivernale le passage des avalanches et la reptation de la neige. Le Pin adopte alors un port couché grâce à la souplesse de ses rameaux. Mais le tronc des sujets érigés lui aussi se révèle souple dans le jeune âge, à en juger par bien des tiges de diamètre 10 à 20 cm présentant une courbure en arc de cercle semblable à celle de baliveaux feuillus trop brutalement éclaircis dans un taillis sous futaie de plaine.

On remarque par ailleurs à maints endroits des pinceaux d'aiguilles agglutinées par le mycélium noirâtre d'*Herpotrichia coulteri* (ou *H. juniperi* ?), non seulement sur les jeunes semis, mais également sur des pins plus âgés, arborescents ou frutescents. On trouve alors le "noir" à hauteur d'un ou deux mètres. Il ne faut cependant pas en déduire que la couche de neige conserve longtemps une épaisseur égale à 2 mètres à cause précisément de la flexibilité des rameaux du Pin et de leur capacité à se redresser après la fonte. Mais on soupçonne néanmoins la persistance d'un épais manteau nival durant de longs mois à Wimbachgries.

- *Des caractéristiques relevant du Pin à crochets et du Mugo*



Les cônes de l'année récoltés sur le Pin du Wimbachtal, aussi bien prostré qu'érigé, sont subsymétriques, de couleur rougeâtre en général, et présentent une petite taille et des apophyses mucronées peu développées. En tout cas *aucun crochet détectable* lors d'un échantillonnage rapide et aléatoire. On note aussi que *si la plupart des pins possèdent un ou deux cônes insérés perpendiculairement à la base de la pousse annuelle* (photo 9, ci-contre), *certaines sujets frutescents se singularisent par des verticilles de 4, voire 6 cônes, ce qui n'est pas sans évoquer le Pin mugo !*

Photo 9 Des cônes dépourvus de crochets chez le Pin du Wimbachtal.

Quant aux critères dendrométriques, on remarque que les plus gros pins érigés sont d'un diamètre de 30 centimètres à hauteur de poitrine pour une hauteur totale de 12 à 14 mètres. On ne rencontre pas de vieux arbres sur l'itinéraire parcouru, la moyenne des grosseurs devant se situer autour des classes diamétrales 15 à 20 cm. En revanche, lorsqu'ils parviennent à vieillir au niveau de la "pîneraie torrentielle" entre 1 100 et 1 400 mètres, Mélèze et Épicéa atteignent de belles dimensions, sensiblement deux fois plus importantes (en diamètre et hauteur) que les plus beaux exemplaires du Pin de montagne.

LES PINS DES TOURBIÈRES ET RIVES LACUSTRES MÉDIO-EUROPÉENNES

Du Jura et des Franches Montagnes

- *La tourbière jurassienne de Frasne*

À propos du Pin à crochets, Reille (1991) a pu mettre en doute sa nature autochtone en tant que peuplement originel de la tourbière de Frasne. Cette thèse fut récemment battue en brèche grâce à la sagacité de chercheurs franc-comtois qui prouvent que l'indigénat de *Pinus uncinata*, non seulement s'avère indiscutable à Frasne (Bégeot et Richard, 1996), mais bien plus s'étend à l'ensemble des tourbières jurassiennes (André et André, 2008), au terme d'une analyse rigoureuse et approfondie de différentes sources cartographiques, toponymiques et historiques.

Un relevé floristique rapide de ce haut marais⁽⁵⁾ permet de caractériser le contexte biocénotique du peuplement de Pin à crochets, dont les arbres dominants atteignent une douzaine de mètres de hauteur. Globalement bien conformés et naturellement élagués, les pins présentent un rhytisme en fines plaquettes de couleur gris à gris-rose.

En général de petite taille, le cône est pourvu d'apophyses plus ou moins développées en crochets arrondis, forme proche de celles rencontrées aux populations pyrénéennes d'Anie ou de Pinet (Cantegrel, 1982). C'est ce dernier critère qui conduit nombre d'auteurs à ranger ce taxon dans la variété *rotundata* de *Pinus uncinata*.

- *L'étang de La Gruère*

Dans les Franches Montagnes (Jura suisse) vers 1 000 mètres d'altitude, en rive de l'étang de La Gruère ceinturé de Roseau (*Phragmites communis*), Massette (*Typha latifolia*) et Trèfle d'eau (*Menyanthes trifoliata*), se maintient un noyau de population de *Pinus uncinata*. La conformation du conifère et l'habitus* de son cône semblent en tous points semblables à ceux de Frasne.

Des Vosges et de la Forêt-Noire

- *La tourbière du Beillard*

Au hameau de Costet-Beillard sur la commune de Gérardmer se situe la "Feigne de la Morte Femme", célèbre tourbière vosgienne qui fait de longue date l'objet de travaux scientifiques (photo 10, p. 599). On retrouve sur le site la flore de tous les hauts marais d'Europe centrale — excepté *Rhododendron groenlandicum* — avec Sphaignes (*Sphagnum spp.*), Airelles (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*), Canneberge (*V. oxycoccos*), Andromédie (*Andromeda polifolia*), Linaigrettes (*Eriophorum spp.*), etc. À noter que *Betula pubescens* se révèle au Beillard franchement pubescent, alors que ce critère paraît peu caractéristique chez son homologue bohémien (voir tableau A1, p. 620).

(5) Voir le tableau A1 (p. 620) qui synthétise la flore caractéristique de l'ensemble des tourbières et rives d'étangs prospectées.



Photo 10 Le véritable Pin à crochets de la tourbière du Beillard.

Quant à *Pinus uncinata*, le conifère porte ici bien son nom tant par *l'asymétrie de son cône* que par ses *apophyses mucronées plus ou moins développées en crochets* (photo 11, ci-dessous). En outre le Pin à crochets atteint d'honorables hauteurs, de 10 à 12 mètres au diamètre 20 centimètres, voire 14 mètres en lisière de la tourbière bombée.



Photo 11 Au Beillard, le cône du Pin à crochets est asymétrique et inséré obliquement sur le rameau.

- *Horbacher Moor (Schwarzwald)*

Situé à Dachsberg au sud de la Forêt-Noire, entre Rhin et Danube, Horbacher Moor est une belle tourbière bombée entièrement boisée de *Pinus uncinata* sur landes d'Airelles (photo 12, ci-dessous). Le Pin à crochets paraît en bonne santé dans un environnement de pessière et îlots de sapinière à Hêtre (*Fagus sylvatica*) et Sycomore. Son *cône*, inséré obliquement sur le rameau, reste de petite taille et muni d'apophyses peu saillantes.



Photo 12 Le Pin à crochets de Horbacher Moor sur un épais tapis d'Airelles (*Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*).

De la Bavière et de la Bohême

- *Le Pin à crochets d'Unterlangmoos à Kempten (Bayern)*

« *Kempter Wald ? Trees, trees and trees !* » nous rétorque la jeune et sympathique tenancière du camping Öschelsee lorsque nous l'interrogeons sur la localisation de tourbières en forêt de Kempten. Heureusement, la silhouette altière d'un pin attire notre attention au milieu de tant d'épicéas bordant l'étroite route qui mène au village de Görisried (sud de la Bavière). Il s'agit en effet d'un secret petit peuplement tourbeux de Pin à crochets, dont les plus hauts sujets atteignent 18 mètres, dominant un tapis de Sphaigne, Linaigrette et diverses laïches (*Carex spp.*), où cependant l'Airelle des marais (*Vaccinium uliginosum*) semble absente (tableau A1, p. 620). *Pinus uncinata*, comme dans toutes les tourbières de la région, porte de petits cônes à écussons peu proéminents.

- *Le type hybride des monts de Bohême (Šumava)*

Le massif de la Šumava regroupe un ensemble de moyennes montagnes hercyniennes, dont la crête faîtière culmine à 1 378 mètres d'altitude (sommet de Plechý), et constitue le côté sud-ouest

du quadrilatère de Bohême qui borde la Bavière. De vastes forêts couvrent ces montagnes où l'Épicéa commun omniprésent a connu de graves dépérissements liés à de fortes attaques de scolytes. Il existe dans le parc national (institué en 1991) des zones de non-intervention sylvicole où la forêt se reconstitue peu à peu. L'empreinte glaciaire se lit partout dans le paysage criblé d'une myriade de lacs et lieux humides d'une grande richesse écologique.

Deux marais géographiquement proches mais sis à des niveaux sensiblement décalés permettent une approche locale du Pin de montagne :

— Chalupská slat', à proximité du village de Borová Lada, tourbière d'altitude 905-915 mètres à Sphaignes, Airelles et Camarine noire (*Empetrum nigrum*) ;

— Jezerní slat', proche de Kvilda, à quelques lieues au nord-ouest de la précédente, avec un caractère montagnard plus affirmé lié à l'altitude de 1 060 à 1 075 mètres, où apparaissent *Trientalis europaea* et *Betula nana*.

Par certains aspects, comme la courbure des tiges (photo 13, ci-dessous) et l'habitus du cône (photo 14, ci-dessous), le type de Pin rencontré sur l'une et l'autre de ces tourbières évoque le Pin de Wimbachtal (cf. § "Le Pin de montagne du Watzmann", p. 595), mais les tiges demeurent ici de faible grosseur (circonférence maximale 40 cm) et de hauteur limitée (moins de 8 mètres).

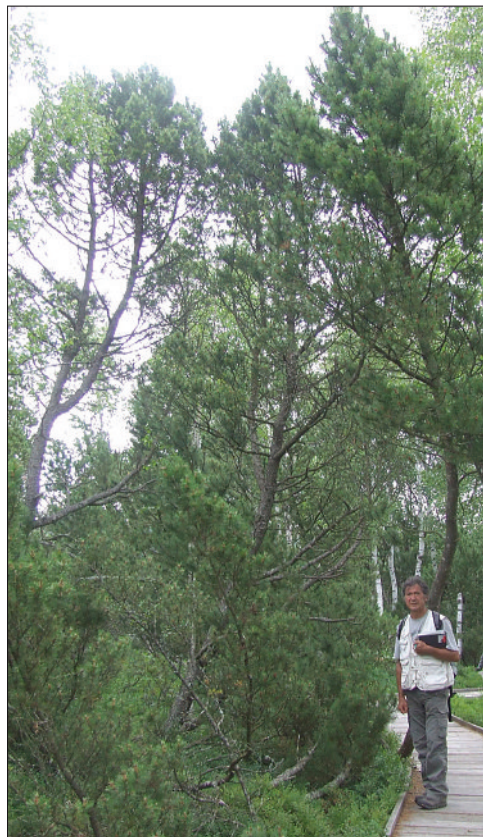


Photo 13 Le Pin de Chalupská slat', comme son voisin de Jezerní slat', adopte un port à la fois arborescent flexueux et frutescent arqué.



Photo 14 Aux monts de Bohême, le Pin des tourbières, outre son port frutescent érigé, arbore un cône légèrement asymétrique dépourvu de crochets.

Par ailleurs le conifère, qui toujours paraît *multicaule** dans sa jeunesse avec des tiges présentant toutes une courbure basale, peut privilégier la croissance orthotrope d'un axe dominant lui conférant avec l'âge une allure arborescente plutôt que frutescente. Globalement, ce port correspond à la forme *frutescens erecta* distinguée en 1912 par Karl von Tubeuf dans son ouvrage *Die Wuchsformen der Bergkiefer* au sein de l'espèce polytypique *Pinus montana* qui compte aussi les formes *arborea* et *prostrata*. Quelle que soit la modalité de son port, le Pin de montagne présente ici des cônes de mêmes forme et taille — *légèrement asymétriques, apophyses plutôt arrondies peu saillantes* — à Chalupská slat' et à Jezerní slat' et, selon le parc de Šumava, serait à rattacher au nothotaxon* *pseudopumilio*⁽⁶⁾.

Le peuplement frutescent érigé de Chalupská slat', contrairement aux autres tourbières prospectées jusqu'ici, apparaît quasi monospécifique dans la ceinture immédiate du plan d'eau libre, les arbres compagnons habituels du Pin (Bouleau, Épicéa, Sylvestre) se tenant en retrait. En revanche quelques épicéas s'immiscent dans la vaste brousse couvrant la rive nord-ouest de Jezerní slat' où le Pin de montagne colonise une savane engorgée à base d'*Eriophorum angustifolium*, *Vaccinium oxycoccos*, *Andromeda polifolia*...

Magnifiques tourbières que celles des monts de Bohême aux coteaux parés d'austères pessières et aux doux vallons égayés de riantes prairies.

• Le Pin des marais de ervené blato (Bohême méridionale)



Parmi les nombreux étangs et marais qui agrémentent le paysage au sud de la Bohême, ervené blato se situe à l'altitude 470 mètres dans le bassin supérieur de Tebo, non loin de la frontière autrichienne⁽⁷⁾. Il s'agit d'une jolie tourbière qui, bien que boisée en majeure partie, offre de belles perspectives sur l'eau libre et la végétation de Sphaignes, Linaigrette, Airelles et Thé du Groenland (*Rhododendron groenlandicum*) (tableau A1, p. 620).

Photo 15 À ervené blato, le Pin des marais atteint de belles dimensions.

(6) *Pinus* × *pseudopumilio* résulterait d'introgessions* de deux espèces sympatriques, d'une part le Pin des marais qui peuple certaines tourbières d'altitude moins élevée, et d'autre part le Pin mugo qui subsiste en quelques sommets des monts de Bohême.

(7) « Concernant de véritables pins à crochets sur tourbières bombées (port érigé, un seul tronc, cônes asymétriques, en grande partie munis de crochets), il y a une cinquantaine d'années que l'Autriche n'en possédait qu'une seule population. Depuis, de nouvelles populations sont apparues spontanément dans des tourbières en diverses provinces d'Autriche où, selon la littérature, il n'y en avait pas auparavant. Selon une publication récente (Jasička et al., 2009), ce phénomène vient d'atteindre même l'Ukraine ! » (F. Lauria, *in litteris*, 2017).

Bien sûr, le Sylvestre reste omniprésent, mais la silhouette hardie du Pin des marais (*Pinus uliginosa*, dénommé *Pinus rotundata* sur le site) partout se détache, avec certains sujets pouvant dépasser 15 mètres de hauteur (photo 15, p. 602). De surcroît la cime aiguë de notre conifère, et son feuillage vert foncé, le distinguent nettement du Pin sylvestre, au surplus du rhytidome rose de ce dernier.

Le cône, de dimensions réduites, se révèle asymétrique mais non pourvu de crochets, tout au plus d'apophyses peu saillantes parfois gibbeuses. Il ressemble fort à celui des autres Pins de montagne peuplant les tourbières bohémiennes (photo 16, ci-dessous).



Photo 16 En Bohême, le cône du Pin des marais est asymétrique mais reste en général dépourvu de crochets. (Noter la ressemblance du cône ici photographié à l'ervené blato avec celui du Laricio.)

LE PIN MUGO D'EUROPE CENTRALE

Au faîte de la Forêt de Bavière (Bayerischer Wald)

Adossé au parc tchèque de Šumava, le parc national de la Forêt bavaroise est inclus dans la plus grande région forestière d'Europe centrale aux confins des bassins orographiques de l'Elbe et du Danube. On grimpe au sommet du mont Lusen (1 373 m) à partir de Spielgau, petit village bavarois d'habitat dispersé, en empruntant d'abord le bus-navette, puis le chemin qui démarre dans la fraîcheur de la hêtraie dense. On traverse ensuite la pessière ravagée par les chablis, en voie de reconstitution, où le Sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) semble jouer un rôle pionnier majeur dans la sylvigénèse du montagnard supérieur et de la frange altimontaine.

Le dernier raidillon est aménagé dans un chaos granitique sommital (*Blockmeer am Lusen*), aisément gravi grâce aux blocs bien appareillés en marches d'escalier cyclopéen. Une imposante croix balise le sommet, incontournable crucifix orienté vers la Bohême dont on redécouvre les ondulations boisées parcourues les jours précédents à la recherche du Pin hybride des tourbières.

Versant nord-est, on dévale une vingtaine de mètres en dénivelé pour découvrir une *brousse rupi-sylvatique** de *Pin mugo* : la petite pineraie reste cantonnée à l'amoncellement des blocs granitiques, formant un peuplement supraforestier* de *Pinus mugus* (photo 17, ci-dessous) où s'aventurent quelques sorbiers et épicéas plus ou moins déformés par le vent. La présence entre les blocs rocheux d'Airelle des marais et l'abondance des lichens au sol (dont *Cetraria islandica*) indique clairement qu'on a affaire entre 1 300 et 1 350 mètres d'altitude à une population subalpine de Pin couché. L'étagement des formations supraforestières et forestières au mont Lusen se résume ainsi d'amont en aval (tableau A2, p. 624) :

- la brousse sommitale de Mugo sur éboulis microgranitique de gros blocs (1 300 à 1 350 mètres),
- la pessière altimontaine à Sorbier et Bouleau (1 250 à 1 300 mètres),
- la hêtraie montagnarde à Épicéa et Sycomore (1 100 à 1 200 mètres).



Photo 17 Au sommet du mont Lusen une petite population de Pin mugo domine la forêt de Bohême (Böhmerwald) en voie de rajeunissement naturel.



Photo 18 Symétrie axiale et écussons très peu saillants caractérisent le cône du Pin mugo au mont Lusen.

Au niveau de la brousse sommitale, les plus gros pins mesurent 2 mètres de hauteur et 10 centimètres à la base pour le diamètre des tiges rampantes les plus fortes. Les inflorescences femelles, de couleur violet foncé en début d'été, virent au marron après pollinisation et transformation en cônelets*. Sur les nombreux rameaux fertiles, les fructifications se présentent en verticilles orthogonaux de 1 à 3 cônes à symétrie axiale et à écussons mucronés peu proéminents (photo 18, p. 604).

Aux Alpes de Salzbourg (Salzkammergut)

Le massif de Dachstein, sis aux Préalpes de Salzbourg dans la chaîne de Salzkammergut, culmine à près de 3 000 mètres au Hoher Dachstein (2 996 m) où se déploie le plus vaste glacier de la région. Grâce au téléphérique d'Obertraun, on franchit aisément les premiers reliefs qui défendent au nord ce hardi bastion calcaire, vertigineux abrupts où s'accrochent de somptueuses forêts d'Épicéa et de Mélèze, jusqu'à déboucher sur les immenses étendues subalpines colonisées par des lambeaux de brousse supraforestière de Pin mugo (photo 19, ci-dessous).

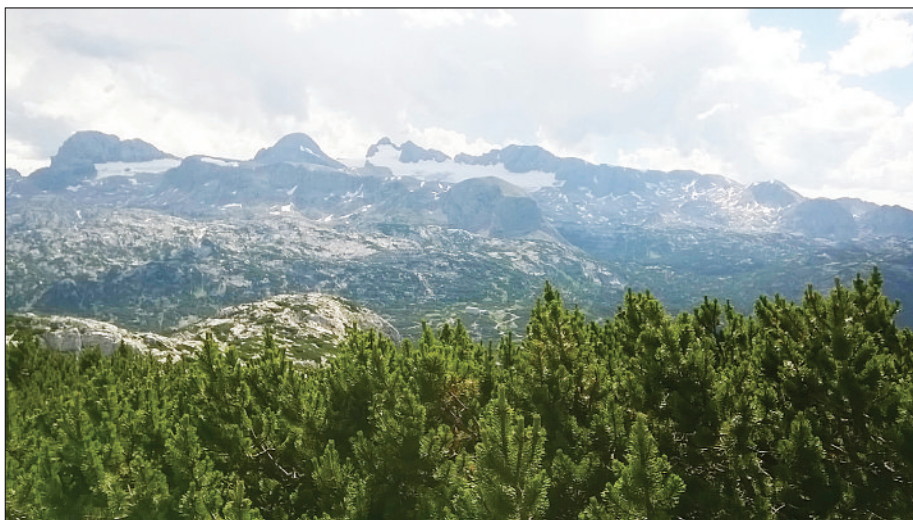


Photo 19 Au massif de Dachstein, le Pin mugo forme de très vastes brousses subalpines dans une ambiance de haute montagne calcaire.

Ainsi à la station de Krippenstein, vers 2 100 mètres d'altitude, le peuplement frutescent de *Pinus mughus* se structure-t-il en des halliers très denses, impénétrables, hauts de 0,30 à 1,50 mètre, occupant des plages élémentaires de quelques ares au sein des pelouses subalpines. La roche lapiazée affleure en maints endroits où s'épanouit une flore thermo-héliophile des adrets calcaires, avec Thé des Alpes et Raisin d'ours, sans oublier les landines alticoles qui s'épanouissent à l'abri des fourrés de Mugo.

En ce début juillet la pollinisation est passée, mais les groupes de fleurs mâles, de couleur jaune, subsistent encore à la base de certaines pousses de l'année, tandis qu'à leur extrémité s'épanouissent les inflorescences femelles violettes. Les cônes, en voie de maturation, sont le plus souvent verticillés par 3 à 4, rarement davantage, mais restent parfois solitaires. Ils arborent une belle teinte brun-rouge, seul l'ombilic* mucroné de leurs écussons demeurant beige (photo 20, p. 606). En définitive, ces cônes de *Pin mugo* apparaissent en tous points identiques à ceux du mont Lusen.



Photo 20 Fructification typique du Pin mugo : nombreuses pousses portant 2 à 4 cônes ovoïdaux insérés en verticilles orthogonaux.

Aux Préalpes orientales (Schneeberg)

À l'extrémité orientale de la chaîne alpine, dernier contrefort de la Basse Autriche avant la vallée du Danube et la vaste plaine austro-hongroise, se dresse le massif calcaire de Schneeberg qui culmine à plus de 2 000 mètres et qui abrite une belle population de Pin mugo. On y accède commodément depuis Puchberg où le petit train à crémaillère « La Salamandre » permet de grimper de 585 à 1 800 mètres d'altitude en une demi-heure environ.

L'ascension du Schneeberg à travers l'étagement des grandes formations végétales dominées par les conifères, depuis *Pinus nigra*⁽⁸⁾ jusqu'à *Pinus mugus*, illustre de manière didactique le passage de la forêt aux espaces supraforestiers d'altitude (figure 5, p. 607).

La brousse de Pin mugo, épais peuplement supraforestier colonisant les alpages subalpins entre 1 800 et 1 900 mètres, déserte les dolines et les autres dépressions karstiques où la neige persiste jusqu'au cœur de l'été (photo 21, p. 607). Une observation attentive montre cependant que le Mugo se réfugie dans les creux du terrain à l'abri des fortes rafales éoliennes d'ouest. Au sein de ces refuges microtopographiques⁽⁹⁾, les tiges les plus hautes au centre des galettes de Pin peuvent atteindre deux mètres. En revanche, sur les bordures occidentales de la brousse battue par le vent, sa hauteur stagne aux alentours de 30 à 50 centimètres vers l'altitude 1 850 mètres.

(8) Le massif du Schneeberg constitue la limite sud-ouest de l'aire naturelle de *Pinus nigra* en Basse Autriche (Debazac, 1971).

(9) Cet habitat à longue persistance nivale au printemps confère au Pin mugo un tempérament chionophile* (spécialisation de niche) qui le distingue nettement du comportement du Pin à crochets en montagne où *Pinus uncinata* a tendance à fuir les zones longtemps enneigées (Cantegrel, 1982).

FIGURE 5

**DU SOUS-BOIS SUBALPIN À LA BROUSSE SUPRAFORESTIÈRE,
LE PIN MUGO CARACTÉRISE LES PHYTOCÉNOSES* D'ALTITUDE AU SCHNEEBERG**

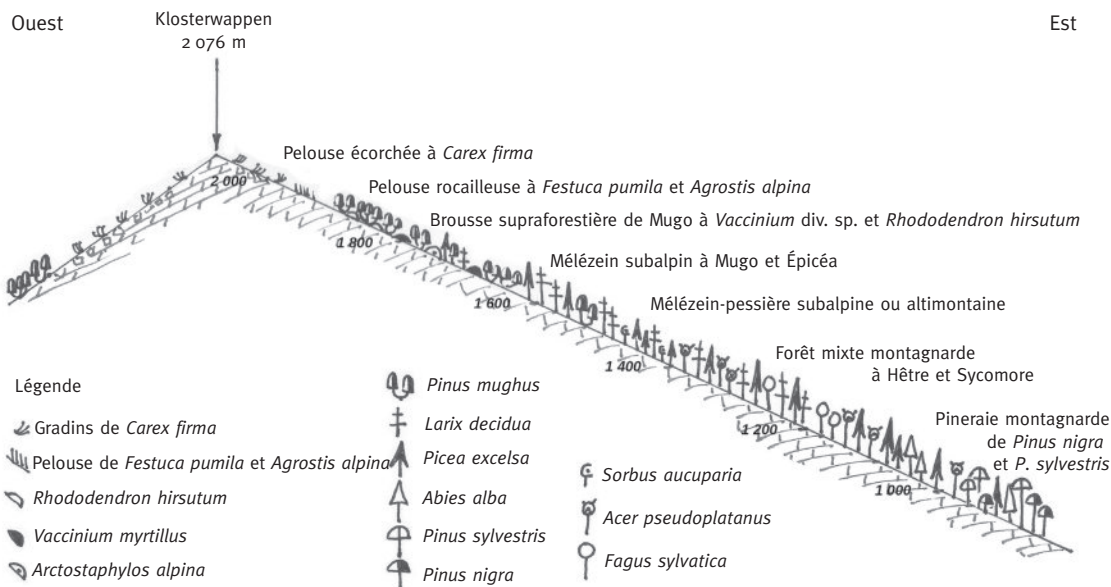


Photo 21 Imprégnant les espaces supraforestiers, la brousse de Pin mugo colonise peu à peu les alpages subalpins du Schneeberg.

Comme ailleurs, le Pin mugo possède ici des cônes insérés perpendiculairement au rameau, voire légèrement redressés vers l'apex, parfois solitaires, mais le plus souvent en *verticilles* de 2 à 4 *strobiles* bruns non luisants (photo 22, p. 608) munis d'*écussons* peu proéminents. Leur grosseur égale celle mesurée aux autres populations de Mugo prospectées dans les Alpes ou la Forêt de Bavière (tableau A2, p. 624).



Photo 22 Abondante fructification du Pin mugo vers 1 800 m d'altitude au Schneeberg.

L'intérêt dendrologique du Schneeberg réside dans l'observation de la hauteur qu'adopte le Pin mugo en fonction de son environnement bioclimatique : si effectivement sa taille⁽¹⁰⁾ n'excède pas 2 mètres au niveau de la brousse supraforestière, elle atteint facilement 2 à 3 mètres à moindre altitude (1 600 à 1 800 m) en sous-bois du mélèze subalpin.

LE COMPLEXE DES PINS DE MONTAGNE AU NORD DES ALPES

Le regroupement d'ouest en est des types de Pin de montagne décrits selon trois grands ensembles biogéographiques — les montagnes calcaires du Jura aux Alpes de Berchtesgaden, les tourbières médio-européennes, et les Préalpes orientales — permet de mettre en lumière les convergences ou les divergences dans la forme (port, fructifications) de taxons étroitement apparentés. On se propose de confronter dans un deuxième temps cette démarche à d'autres approches, notamment celles qui s'appuient sur des marqueurs génétiques*.

De la diversité des formes

En combinant les critères de port et d'habitus du cône, un rapide examen des morphotypes rencontrés conduit à distinguer les formes suivantes au sein du complexe des Pins de montagne :

- Port arborescent et cône asymétrique caractérisent *Pinus uncinata* quelles que soient la forme et la prééminence de l'écusson plus ou moins développé en crochet. On rencontre le Pin à crochets aussi bien en montagne, depuis les monts Jura jusqu'au Karwendel (Haut Tyrol), qu'en piémont sur les tourbières du Jura à la Bavière.

- Port frutescent et cône symétrique restent l'apanage de *Pinus mugus* qui semble n'adopter la forme réellement prostrée qu'au niveau supraforestier sous la pression drastique des conditions environnantes. Ce mode de croissance peut intervenir à altitude modérée — 1 350 mètres au mont Lusen — pourvu que le bioclimat subalpin y soit suffisamment sévère, venté notamment, et que le Pin mugo ne profite pas de l'abri d'une strate arborée (par exemple Mélèze au Schneeberg) autorisant un port frutescent excédant 2 mètres de hauteur.

- Ports intermédiaires (frutescent érigé, mixte avec juxtaposition de tiges érigées et prostrées) et cône subsymétrique peuvent s'interpréter selon le cas comme des formes hybrides, des

(10) « Le mugo reste toujours de faible taille, atteignant rarement 5 ou 6 m, multicaule, et plus ou moins prostré, rampant, même en dehors de toute influence de la neige. » (Hickel, 1932b).

types spécialisés ou des accommodats. On les rencontre du Haut Tyrol aux Alpes de Berchtesgaden, ainsi que sur les tourbières des monts de Bohême.

Bien sûr, ce constat du haut degré de variabilité affectant les formes n'est pas nouveau concernant les Pins de montagne, loin s'en faut. Ainsi Guinier et Pourtet, à la suite de Tubeuf (1912), Gaussen (1923) et Hickel (1932a), observent en 1951 : « Dans la partie moyenne de l'aire, dans les Alpes centrales, les montagnes de Bohême, la Forêt-Noire, croissent des types de caractères intermédiaires, parmi lesquels celui dénommé *Pinus Pumilio*⁽¹¹⁾. » Effectivement, les formes de transition semblent surtout répandues en Europe centrale, plus précisément dans le cadre de notre prospection entre les méridiens 10° 40' et 13° 50' E, si l'on admet que les microvariations morphologiques observées ailleurs localement n'induisent pas forcément des différences biosystématiques pertinentes⁽¹²⁾.

Du crochet et de la singularité du Pin des marais

Tous les Pins de montagne rencontrés sur les tourbières du Jura à la Bavière adoptent un port arborescent et se rapportent à l'espèce *Pinus uncinata* sans qu'il soit nécessaire de les classer dans un taxon à part, *rotundata* en l'occurrence, au prétexte que leur cône présente des écussons plus ou moins arrondis et peu saillants (cf. § "Un détour par la taxonomie", p. 588).

De surcroît, un autre argument en défaveur de l'épithète *rotundata*, appliquée au taxon parfois considéré comme issu d'hybridations entre Pin à crochets et Mugo, résulte de l'examen de son néotype nomenclatural à Plansee (Haute Bavière). On a vu plus haut (cf. § "Le Pin montagnard de Plansee", p. 592) qu'il s'agit d'un Pin à crochets typique du point de vue de sa morphologie, même si son habitat de prédilection demeure montagnard plutôt que subalpin, en tout cas ici pierreux et nullement tourbeux. À tel point que Businský et Kirschner (2006) considèrent *Pinus rotundata* Link et *Pinus uncinata* Ram. comme des synonymes taxonomiques.

Mais qu'en est-il de la valeur taxonomique de *Pinus uliginosa*, le Pin des marais ?

Nous ne le rencontrons au cours de cette prospection qu'en Bohême du sud, à la tourbière de ervené blato, sans d'ailleurs pouvoir le distinguer clairement de *Pinus uncinata* au cours de notre approche uniquement macromorphologique. Cependant, les nombreuses études menées par les auteurs d'Europe centrale, surtout polonais et tchèques, démontrent la singularité de *Pinus uliginosa* au sein du complexe des Pins de montagne. Trois publications récentes illustrent parmi d'autres la validité biologique⁽¹³⁾ de ce taxon sur la base de critères anatomiques des aiguilles (Boraty ska et Boraty ski, 2007 ; figure 6, p. 610) ou sur le polymorphisme enzymatique : isoenzymes* des bourgeons (Prus-Glowacki *et al.*, 1998) et alloenzymes* des graines (Lewandowski *et al.*, 2000 ; figure 7, p. 610).

Enfin, tout dernièrement, Dzialuk *et al.* (2017) confirment, à l'issue d'une analyse très complète de la structure phylogéographique des Pins de montagne fondée sur des marqueurs chloroplastiques*, la pertinence de statuts taxonomiques distincts pour Pin à crochets, Pin mugo et Pin des marais, avec toutefois une plus grande proximité génétique de *Pinus uliginosa* avec *P. mugus* qu'avec *P. uncinata*.

(11) Il existe aujourd'hui un consensus pour admettre la synonymie de *Pinus pumilio* Haenke 1788 avec *P. mugus* Scop. 1772.

(12) Ces variations morphologiques résultent le plus souvent de la plasticité phénotypique, c'est-à-dire de la réaction des génotypes* à des conditions variables de milieu.

(13) Nombre de biosystématiciens, outre l'analyse discriminante, utilisent l'UPGMA (*unweighted pair group method using the arithmetic average* = méthode non pondérée des regroupements en paires sur la base de la moyenne arithmétique), algorithme permettant de construire un dendrogramme à partir d'une matrice de distances. La distance génétique de Nei, ici calculée, exprime la proportion d'éléments génétiques (des génotypes par exemple) qui diffèrent d'un échantillon à l'autre.

FIGURE 6

**PROCHE DE *PINUS UNCINATA*, LE PIN DES MARAIS (*PINUS ULIGINOSA*)
SE DISTINGUE SUR LA BASE DE CARACTÈRES ANATOMIQUES DES AIGUILLES**

(Source : Boraty ska et Boraty ski, 2007)

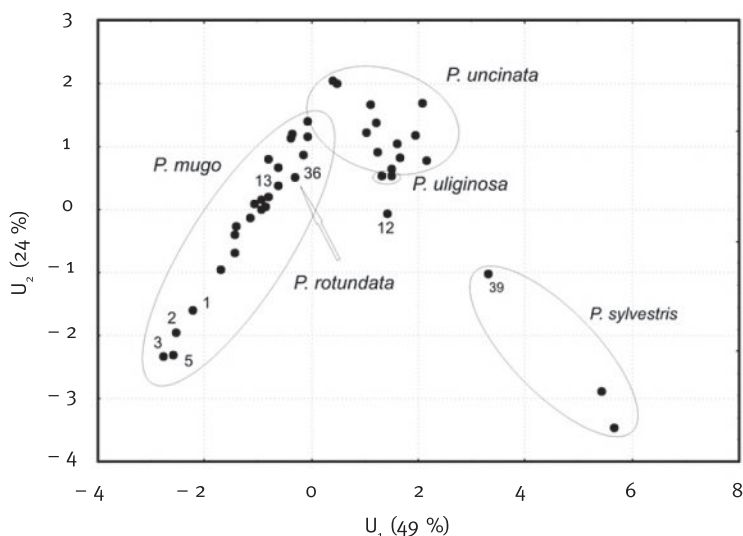
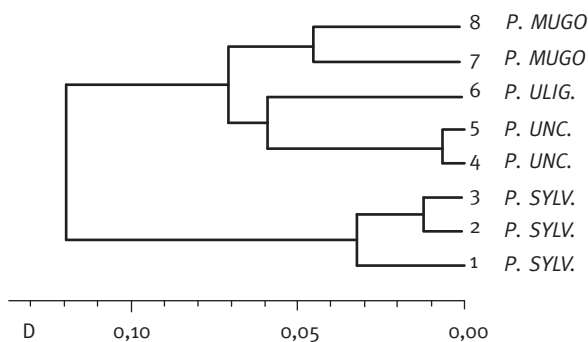


FIGURE 7

**DISCRIMINATION DES PINS SAUVAGES EUROPÉENS
D'APRÈS LE POLYMORPHISME ENZYMATIQUE DES GRAINES :
PINUS ULIGINOSA S'INTERCALE ENTRE *P. MUGHUS* ET *P. UNCINATA*,
TOUT EN RESTANT PROCHE DE CE DERNIER**

(Source : Lewandowski, Boraty ski, Mejnartowicz, 2000)

Provenances des Pins sauvages : Ukraine (7, 8), Pologne (3, 6), Espagne (1, 4, 5), Italie (2)



De l'occurrence des ports intermédiaires

- *Pinus* × *pseudopumilio* des monts de Bohême

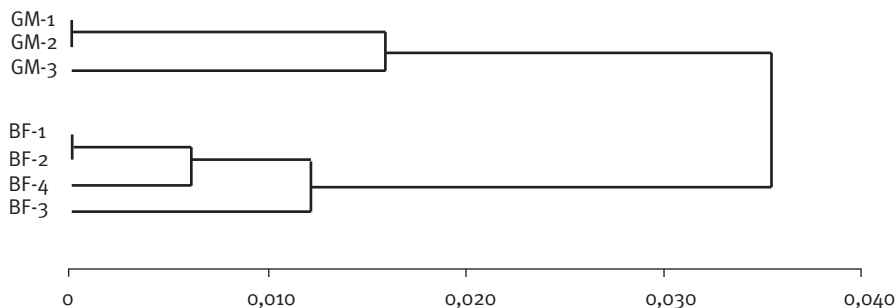
On a vu qu'aux tourbières des monts de Bohême (Šumava) le Pin de montagne, multicaule, adopte un port frutescent érigé (cf. § "Le type hybride des monts de Bohême", p. 600). La comparaison par des chercheurs tchèques, Mánek et Ešnerová (2004), de provenances monts des

Géants de Pin mugo et de provenances Šumava de Pin des tourbières au moyen de marqueurs isoenzymatiques des bourgeons dormants, permet de clairement discriminer les deux taxons (figure 8, ci-dessous).

FIGURE 8

**AVEC UN PORT FRUTESCENT ÉRIGÉ, *PINUS* × *PSEUDOPUMILIO*
SE RÉVÈLE GÉNÉTIQUEMENT PEU DISTANT DE *PINUS MUGHUS***

(Source : Mánek et Ešnerová, 2004)



GM : Monts des Géants (monts Krkonoše, partie nord de la République tchèque) *Pinus mugus*

BF : Forêt de Bohême (monts Šumava, partie sud-ouest de la République tchèque) *Pinus x pseudopumilio*

À noter cependant que les populations analysées se trouvent géographiquement éloignées, ces provenances peuplant deux côtés opposés du quadrilatère orographique de Bohême (monts des Géants pour *Pinus mugus*, Forêt de Bohême pour *Pinus x pseudopumilio*), si bien que la divergence génétique observée, modérée mais nette, résulte peut-être avant tout de cette dispersion de l'échantillonnage. Il eût été davantage pertinent sans doute de comparer le *Pseudopumilio*, d'une part avec le Mugo de proximité couronnant la Forêt bavaroise — par exemple la provenance du mont Lusen —, et d'autre part avec le Pin des marais, également proche — comme celui de l'ervené blato.

• *L'énigmatique Pinus ancestralis du Watzmann*

Depuis longtemps les chercheurs se posent la question du port si particulier qu'adopte le Pin de montagne au Wimbachtal, soit arborescent, soit frutescent et plus ou moins couché (cf. § "Des caractéristiques relevant du Pin à crochets et du Mugo", p. 597). Alors que Podhorsky y voit en 1939 (in Holubíková, 1980) le Pin à crochets en limite orientale de son aire, des auteurs de Teisendorf (Allemagne) et de Florence (Italie) ont prétendu il y a peu qu'il s'agirait essentiellement de Pin mugo quel qu'en soit le port (Konnert *et al.*, 1999).

Étonnante découverte quand on sait que le trait premier de *Pinus mugus* est d'être buisson, mais arbre jamais ! À y regarder de près, la discussion amorcée dans l'article cité prend parfois une tournure surprenante. D'abord les auteurs affirment que, pour expliquer la diversité du port observée *in situ* chez le Pin de montagne, l'occurrence du Pin à crochets au Wimbachgries peut être totalement exclue. Cette affirmation trouve-t-elle son origine dans l'habitus du cône considéré comme typique du Mugo ? Si oui elle paraît peu fondée, ainsi que nous le montrons plus haut (cf. § "Du crochet et de la singularité du Pin des marais", p. 609), étant donné la forte variabilité habituelle de la saillie de l'écusson. Suite de l'argumentation : l'hybridation avec le Pin des marais, arborescent et présent dans les tourbières alentour, pourrait expliquer l'occurrence

de formes érigées chez ce Pin assimilé au Pin rampant, d'autant que *Pinus mugo* s. str. tend à adopter un port érigé, écrivent les auteurs, s'il n'est pas soumis aux conditions drastiques de la vie en montagne⁽¹⁴⁾... Affirmation pour le moins insolite, et de là à ce que le Mugo atteigne 12 à 14 mètres, égalant ainsi la hauteur des plus gros arbres observés *in situ* (diamètre 30 cm, cf. § "Des caractéristiques relevant du Pin à crochets et du Mugo", p. 597), il existe une marge !

Quoi qu'il en soit, *on ne peut suivre Konnert et al. (1999) quand ils rattachent le Pin de Wimbachgries au Mugo* au prétexte que, dans la tranche altitudinale prospectée, les formes érigées et couchées présentent des profils génétiques comparables, ainsi que des cônes semblables à ceux du Pin couché. D'autres auteurs en effet observent ailleurs une absence de divergence génétique entre *Pinus uncinata* et *Pinus mugus* sur la base de marqueurs moléculaires neutres* (Monteleone et al., 2006) sans forcément remettre en cause la distinction des deux taxons. Enfin nombre de chercheurs étudiant la structure génétique du complexe des Pins de montagne attestent une différenciation plus accusée entre régions géographiques qu'entre taxons morphologiquement identifiés (Heuertz et al., 2010).

Autrement dit, *avec les systèmes de marquage moléculaire couramment utilisés aujourd'hui, les divergences génétiques majeures au sein d'un groupe de taxons affines s'observent avant tout, de par l'histoire de la colonisation postglaciaire des sites considérés, entre les provenances les plus éloignées géographiquement.*

Les résultats du génotypage obtenus au Wimbachtal ne constituent pas selon nous un argument suffisamment robuste pour rejeter une taxonomie de bon sens, qui en particulier recueille l'agrément des forestiers, en prenant le risque de réunir au sein d'une même espèce polymorphe (*Pinus mugo*) un arbre comme *Pinus uncinata* et un buisson comme *Pinus mugus* !

Avec le Pin de montagne du Watzmann, assurément on a affaire à un type jusqu'à présent non correctement diagnostiqué. Businský, dans sa révision du genre *Pinus* (2008), en fait une variété nouvelle qu'il nomme *ancestralis*, monocormique et de taille modeste (hauteur atteignant parfois 15 mètres), aux cônes subsymétriques. L'épithète choisie se fonde sur l'hypothèse largement partagée par les dendrologues selon laquelle la symétrie du cône représente un caractère primitif qui, joint au port singulier de l'arbre, permettrait de considérer la variété *ancestralis* comme morphologiquement proche de l'archétype à l'origine du complexe des Pins de montagne.

Du contact chorologique entre *Pinus uncinata* et *Pinus mugus*

Il est dommage que l'équipe germano-italienne conduisant ses investigations à Wimbachtal n'ait pas poursuivi l'échantillonnage dans le subalpin, puisqu'à ce niveau seulement le peuplement de Pin de montagne du Watzmann prend une allure de brousse à physionomie typique des formations supraforestières de *Pinus mugus*. Les analyses des marqueurs biochimiques et moléculaires auraient permis de tester l'éventuelle hétérogénéité génétique entre forme couchée subalpine et formes mixtes altimontaines et montagnardes.

On peut regretter également que Businský ne mentionne la variété *ancestralis* du Wimbachtal que dans les stations montagnardes entre 950 et 1 300 mètres d'altitude sans aborder la question du mélange des ports arborescent et frutescent, ce dernier devenant exclusif à l'étage subalpin. S'agit-il là du résultat d'hybridations introgressives avec *Pinus mugus* ? Seules des études plus poussées, fondées sur des marqueurs génétiques discriminants, permettraient de proposer une explication satisfaisante.

(14) Alors que l'expérience montre que le port frutescent — et la taille réduite — du Mugo persistent après transfert en plaine (Hickel, 1932a). À l'inverse, le port rabougré de *Pinus uncinata* d'une tourbière suisse disparaît chez les descendances utilisées en reboisement de "creux à gel" d'une forêt voisine (Pillichody, 1908, in Gaussen, 1923).

Quant à l'étendue géographique de la variété *ancestralis*, limitée selon son auteur au SE de la Haute Bavière et à la frontière du Tyrol, entre 11° et 13° E, elle semble à première vue restreinte à la zone de superposition chorologique nord-orientale de *Pinus uncinata* avec *Pinus mughus*⁽¹⁵⁾. Peut-être d'ailleurs convient-il d'étendre provisoirement cette limite méridienne légèrement vers l'ouest (10° 50') si l'on considère que la jeune pineraie prospectée en rive droite de l'Ammer pourrait se rattacher à ce type (cf. § "La jeune pineraie torrentielle de l'Ammer", p. 593).

De la nomenclature des Pins de montagne

Au cours de ce long périple à travers montagnes et tourbières d'Europe occidentale et centrale, entre *Pinus uncinata* et *Pinus mughus*, il nous arrive à plusieurs reprises de ne pas identifier clairement le taxon rencontré. Nous utilisons alors, aussi bien dans les Préalpes bavaroises ou tyroliennes que dans les monts de Bohême, l'expression compréhensive « Pin de montagne » en face de tel ou tel type de Pin à caractères intermédiaires entre les deux espèces bien connues qui balisent l'étendue du complexe d'espèces en question. Car pour nous, comme pour nos aînés prestigieux tels Henri Gaussen ou Robert Hickel, *Pin* à crochets et *Pin mugho* demeurent deux véritables espèces — introgressives dans leur aire commune de répartition en Europe centrale — qu'il faut bien se garder, tant sont éloignés leurs caractères morphologiques héréditaires et leur éthologie, d'amalgamer au sein de l'espèce collective *Pinus montana* Miller, et *a fortiori* de *Pinus mugho* Turra comme l'effectue par exemple Christensen (1989).

En effet, Hickel (1932a) et, plus récemment, Sandoz (1987) démontrent clairement la confusion qui entoure le protologue* correspondant à l'un ou l'autre de ces binômes qu'il convient selon eux d'abandonner. La première épithète, *montana*, ne se trouve plus guère usitée aujourd'hui alors que la seconde, *mugo*, considérée comme seule valide par la nomenclature internationale invoquant la règle de priorité, continue de polluer nombre de publications scientifiques malgré son ambiguïté obligeant à préciser *Pinus mugho s. str. (sensu stricto)* lorsqu'on traite du Pin couché, et *Pinus mugho s. l. (sensu lato)* ou *P. mugho* agg.* quand on parle de l'ensemble du complexe.

Selon nous, reprenant notre proposition antérieure (Cantegrel, 1982), la locution radicale *Pinus montana* (aut. non* Miller, *The gardeners dictionary*, 1768) resterait cependant utile en tant qu'identifiant de l'ensemble du complexe d'espèces dont les appellations vernaculaires (français "Pin de montagne", allemand "Berg-Kiefer", anglais "Mountain pine") concordent littéralement avec le binôme latin. Par ailleurs si la communauté scientifique s'accorde sur la validité des basionymes* donnés au Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond in* Lam. & DC. 1805) et au Pin des marais (*Pinus uliginosa* Neumann 1837), il demeure tout aussi impérieux de désigner le Mugo par *Pinus mughus* Scopoli 1772 afin d'éviter les doutes générés par l'indétermination du binôme *Pinus mugho* Turra 1764 (nom. ambig.*) dont l'usage est dénoncé comme abusif par Philibert Guinier dès 1955.

Une fois émises ces réserves, la nomenclature élaborée par Businský en 2008 (cf. encadré, p. 614) correspond largement à la problématique exposée dans la présente étude car elle conserve leur statut spécifique aussi bien au Pin à crochets qu'au Pin mugho. On fait ici abstraction, dans un souci de clarté, de l'ensemble des hybridations introgressives avec *Pinus sylvestris* qui, en fonction des types géographiques impliqués, conduisent à la création de nombreuses épithètes nothospécifiques (*Pinus × rhaetica* en Engadine, *P. × bougeti* aux Pyrénées ou *Pinus × bolosii* à répartition ibéro-pyrénéenne, *P. × digenea* en Bohême, etc.).

(15) Un hybride interspécifique se trouve plus à l'ouest décrit sous le binôme *Pinus × ascendens* Businský 2008 dans les Grisons.

Extrait de la classification des Pins de montagne selon Businský (2008)

- *PINUS UNCINATA* Ramond ex De Candolle

Central and W Europe

a) *Pinus uncinata* subsp. *uncinata*

(Syn. *Pinus rotundata* Link, s. descr. et neotypus)

East Spain, SW to NE France, Schwarzwald Mts., Jura Mts., W, C and N Alps including foothills in Oberbayern

• *Pinus uncinata* subsp. *uncinata* var. *ancestralis* Businský 2008

SE Oberbayern (upper Isar valley, Berchtesgaden) and border of Tirol (Austria)

b) *Pinus uncinata* subsp. *uliginosa* (Neumann) Businský 2006

(Syn. *Pinus hartenbergiensis* Liebich ; *P. rotundata* s. auct. fl. bohem.)

Czech Republic, SW Poland (Klodzko, Dolny Slask), E Germany (Erzgebirge, Fichtelgebirge, Oberpfalz ?), N Austria (borderland of S Bohemia)

- *PINUS MUGO* Turra

The Alps, high mountain ranges of C Europe, Carpathians, Balkan mountains, Abruzzi

Ainsi formalisé, le complexe des Pins de montagne, nommé *Pinus montana* (*status novus*) selon nos préconisations, abandonne l'obscur binôme *Pinus rotundata* et classe le Pin des marais *P. uliginosa* au rang de sous-espèce de *Pinus uncinata*. Probablement cependant doit-on compléter la distinction de plusieurs taxons au sein du Pin mugo vu l'étendue de sa distribution géographique jusqu'aux Carpates, Alpes de Transylvanie, Rhodopes et Abruzzes. Ainsi, par exemple, semblent se singulariser les populations balkaniques de *Pinus mugus*, tant sur la base de marqueurs génétiques (*in* Heuertz *et al.*, 2010) que d'après les caractéristiques des aiguilles (Boratýska *et al.*, 2015).

★★

*

Randonner aux pays des Pins de montagne européens, au-delà de la découverte de paysages fabuleux, suppose pour qui s'intéresse aux conifères de souvent débroussailler un maquis nomenclatural particulièrement touffu. En effet, loin de nommer sans trop d'ambiguïté les taxons rencontrés sur site, la confusion qui règne au sein du complexe d'espèces, hélas toujours dénommé *Pinus mugo*, embrouille depuis deux siècles leur détermination et le dialogue entre dendrologues et forestiers de nos pays voisins.

Il est vrai qu'on ne peut demander à la nomenclature botanique de régler les questions taxonomiques. Néanmoins, dans l'état actuel de la recherche, il convient d'ores et déjà de limiter le nombre d'épithètes spécifiques ou infraspécifiques aux taxons solidement éprouvés. À ce titre, les démarches visant à élucider la nomenclature, comme celle de Roman Businský à propos du

genre *Pinus*, demeurent suffisamment rares pour qu'elles méritent d'être saluées et partagées avec les praticiens. Quelle autorité scientifique viendra parfaire l'œuvre de clarification déjà accomplie ?

L'indétermination actuelle de certains Pins de montagne heureusement n'affecte en rien le plaisir d'évoluer parmi ces conifères sauvages qui depuis l'Antiquité fascinent les hommes confrontés à la rudesse de la vie en altitude ou à celle des marais dont ils ont su partout tirer profit. Dans cet environnement si divers et attachant de la Mitteleuropa, souhaitons que les chercheurs inlassablement continuent de percer le mystère de l'histoire et de l'évolution des Pins de montagne, démarche plus urgente encore depuis l'évidence du changement climatique.

Renaud CANTEGREL

Ingénieur divisionnaire des travaux

des Eaux & Forêts (er)

337 boulevard du Cami Salié

F-64000 PAU

(renaudcantegrel@orange.fr)

Remerciements

Vifs remerciements au P^r Friedrich Lauria, du Muséum d'histoire naturelle de Vienne, pour son analyse critique du manuscrit et le partage de ses connaissances scientifiques et bibliographiques, ainsi qu'à Gérard Largier, directeur du Conservatoire botanique des Pyrénées, pour son appui en matière taxonomique. Sans oublier les relecteurs anonymes pour la pertinence de leurs remarques, et les traducteurs du résumé en langues anglaise et allemande. Une mention particulière à Claude et Gabi, sans qui les arcanes des papiers austro-bavarois resteraient insondables !

Iconographie originale de l'auteur

Les transects altitudinaux (figures 3, 4 et 5) respectent les pictogrammes des essences forestières représentés sur la carte de la végétation de la France à 1/200 000 complétés par Rameau (1987), et les figurés géomorphologiques résultent de la compilation de schémas géologiques et structuraux des sites prospectés.

Crédit photographique

Marie-France Cantegrel (2017), auteur également du dessin (figure 2) des cônes de Pin à crochets (1979, *in* Cantegrel, 1982).

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ G., ANDRÉ M., 2008. Le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond ex DC. var. *rotundata* [Link] Antoine) des tourbières : preuves historiques de son indigénat dans le massif jurassien et dynamique des peuplements suite aux actions anthropozoogènes. *Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, 6, pp. 57-109.

BÉGEOT C., RICHARD H., 1996. L'Origine récente des peuplements de Pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) sur la tourbière de Frasne et exploitation de la tourbe dans le Jura. *Acta botanica Gallica*, vol. 143, n° 1, pp. 47-53.

- BORATY SKA K., BORATY SKI A., 2007. Taxonomic differences among closely related pines *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, *P. rotundata* and *P. uliginosa* as revealed in needle sclerenchyma cells. *Flora*, 202, pp. 555-569.
- BORATY SKA K., JASI SKA A.K., BORATY SKI A., 2015. Taxonomic and geographic differentiation of *Pinus mugo* complex on the needle characteristics. *Systematics and Biodiversity*, pp. 1-15.
- BUSINSKÝ R., 2008. *The genus Pinus L., Pines: contribution to knowledge*. Pr honice, Acta Pruhoonica b, vol. 88, 127 p. [In English with Czech annotated world key to the genus *Pinus* and summary].
- BUSINSKÝ R., KIRSCHNER J., 2006. Nomenclatural Notes on the *Pinus mugo* Complex in Central Europe. *Phyton* (Horn, Austria). *Annales Rei Botanicae*, vol. 46, n° 1, pp. 129-139.
- CANTEGREL R., 1982. *Essai de discrimination de deux populations pyrénéennes de pins à crochets (Pinus uncinata) Anie et Néouvielle. Approche biologique et biochimique. Conséquences pour la sylviculture des pineraies sauvages*. Université de Pau et des Pays de l'Adour. 238 p. + annexes 40 p. (Thèse).
- CANTEGREL R., 1987. Seuils écologiques et organisation biologique des pineraies alticoles de *Pinus uncinata* Ram. : nouvelles perspectives en Néouvielle (Pyrénées occidentales). pp. 193-208. In : *Actes du colloque international de botanique pyrénéenne. La Cabanasse (P-O), 3-5 juillet 1986 / Société botanique de France, groupement scientifique ISARD*.
- CHRISTENSEN K.I., 1989. Bjergfyr (*Pinus mugo*) i central - og sydeuropa – systematic, variation og evolution. *Dansk dendrologisk Årsskrift*, vol. 7, n° 8, pp. 5-21. [In Danish with English summary: *Mountain pine (Pinus mugo) in central and southern Europe – taxonomy, variation and evolution*].
- CRITCHFIELD W.B., LITTLE E.L., 1966. *Geographic distribution of the pines of the world*. Washington D.C. : U.S. Dept. Agricult., Forest Service, Miscellaneous Publication, vol. 991, 98 p.
- DEBAZAC E.F., 1971. Contribution à la connaissance de la répartition et de l'écologie de *Pinus nigra* Arn. dans le sud-est de l'Europe. *Annales des Sciences forestières*, vol. 28, n° 2, pp. 91-139.
- DE CANDOLLE A.P., 1999. *Voyage de Tarbes 1807. Première grande traversée des Pyrénées. Un voyage dans le Midi de la France*. 1^{re} édition. Portet-sur-Garonne : Loubatières éditeur. 328 p.
- DZIALUK A., BORATY SKA K., ROMO A., BORATY SKI A., 2017. Taxonomic and geographic variation of the *Pinus mugo* complex on chloroplast microsatellite markers. *Systematics and Biodiversity*, vol. 15, n° 5, pp. 464-479.
- EICHBERGER C., ARMING C., 2002. *Pinus uncinata* DC. Floristische Beiträge aus Salzburg. *Mitt. Ges. Salzburg. Landesg.*, vol. 142 (IV), p. 425.
- GAUSSEN H., 1923. Le Pin à crochets dans les Pyrénées, 1^{er} art. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, vol. LI, pp. 581-600.
- GUINIER Ph., 1955. Les forestiers et la nomenclature botanique. *Revue forestière française*, n° 7, pp. 517-521.
- GUINIER Ph., POURTET J., 1951. Les variations du *Pinus montana* Miller du Tyrol au Briançonnais (Réflexions de forestiers). *Extrait de la 78^e Session extraordinaire, 1950. Bulletin de la Société botanique de France*, t. 98, pp. 123-127 + pl. XV à XVII (p. 10).
- HEUERTZ M., TEUFEL J., GONZÁLEZ-MARTINEZ S.C., SOTO A., FADY B., ALÍA R., VENDRAMIN G.G., 2010. Geography determines genetic relationships between species of mountain pine (*Pinus mugo* complex) in western Europe. *Journal of Biogeography*, vol. 37, pp. 541-556.
- HICKEL R. 1932a. Le Pin de montagne de Miller. *Bulletin de la Société dendrologique de France*, vol. 82, pp. 21-33.
- HICKEL R., 1932b. *Dendrologie forestière. Encyclopédie économique de sylviculture*. Paris : Lechevalier & Fils. Volume V : 256 p. + 25 pl.
- HOLUBI KOVÁ B., 1980. Autochtonní a introdukovaná *Pinus mugo* Turra v Sudetských pohoří. *Opera Corcontica*, vol. 17, pp. 15-29. [In Czech with German summary: *Autochthone und introduzierte Pinus mugo Turra in Sudetengebirge*].
- JASI SKA A.K., IAKUSHENKO D.M., SOBIERAJSKA K., TRIETAK P.R., ISZKULO G., 2009. *Pinus uliginosa* G.E. Neumann ex Wimm., a new taxon for the Ukrainian flora. *Ukr. Botan. Journ.*, vol. 66, n° 5, pp. 640-646.
- KONNERT M., LUDWIG A., VENDRAMIN G., 1999. Über die "aufrechten Berg-Kiefern" im Wimbachgries – Nationalpark Berchtesgaden. *Verein zum Schutz der Bergwelt e.V.*, vol. 64, pp. 119-128.
- LEWANDOWSKI A., BORATY SKI A., MEJNARTOWICZ L., 2000. Allozyme investigations on the genetic differentiation between closely related pines – *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, and *P. uliginosa* (Pinaceae). *Plant Syst. Evol.*, 221, pp. 15-24.
- LOISEAU P.-A., PRICE M.J., 2017. *Code International de Nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes*. Traduction française du Code de Melbourne (2011), Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Hors-Série n° 17, 181 p.

- MÁNEK J., EŠNEROVÁ J., 2004. Isozyme differentiation of *Pinus mugo* Turra and *Pinus x pseudopumilio* (Willk.) Beck in the Giant Mountains and in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Forest Genetic*, vol. 11, n° 3-4, pp. 295-302.
- MONTELEONE I., FERRAZZINI D., BELLETTI P., 2006. Effectiveness of Neutral RAPD Markers to Detect Genetic Divergence between the Subspecies *uncinata* and *mugo* of *Pinus mugo* Turra. *Silva Fennica*, vol. 40, n° 3, pp. 391-406.
- OZENDA P., 2002. *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Lausanne : Presses polytechniques. 195 p.
- PRUNIER P. et al., 2015. L'Évolution des écosystèmes du secteur Reculet – Crêt-de-la-Neige : Quelles implications pour la gestion à venir de la Réserve ? In : *Archives environnementales et évolution des écosystèmes, Actes des 1^{res} rencontres scientifiques des Réserves naturelles de Rhône-Alpes*, 23 nov. 2013. Cahier RNF, 5, pp. 13-22.
- PRUS-GLOWACKI W., BUJAS E., RATY SKA H., 1998. Taxonomic position of *Pinus uliginosa* Neumann as related to other taxa of *Pinus mugo* complex. *Acta societatis botanicorum Poloniae*, vol. 67, n° 3-4, pp. 269-274.
- REILLE M., 1991. L'Origine de la station de pin à crochets de la tourbière de Pinet (Aude) et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, vol. 138, n° 2, pp. 123-148.
- SANDOZ H., 1987. *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho*. Aix-Marseille III, 650 p. (Thèse).
- SCHRÖTER C., 1895. Les formes suisses du *Pinus sylvestris* L. et du *P. montana* Miller. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, Genève, série 3, volume 34, pp. 389-392.
- TUBEUF K. von, 1912. Die Wuchsformen der Bergkiefer *Pinus montana*. *Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft*, vol. 21, pp. 141-148.

GLOSSAIRE

Alloenzymes : Formes alternatives d'enzymes, codées par différents allèles du même locus génique. Syn. allozymes.

Altimontain : Désigne ici une ceinture biocénotique à l'interface des étages montagnard et subalpin. Repérable à sa physionomie où abondent sorbiers, bouleaux et fruticées, la frange altimontaine se caractérise en versant nord par son optimum photosynthétique dû à sa forte hygrométrie, de type montagnard, et son bon ensoleillement, de type subalpin (Dendaletche, 1974, *in* Cantegrel, 1982).

Anticlinal : Pli dont les strates sédimentaires dessinent une convexité tournée vers le haut. Syn. antiforme. Ant. synclinal. La terminologie jurassienne, reprise en géomorphologie des structures plissées, nomme **mont** une hauteur correspondant à un anticlinal, et **val** une dépression synclinale. Quant aux formes dérivées, on distingue classiquement la **combe**, dépression érodée au sommet de l'anticlinal dont la roche dure affleure au niveau du **crêt**.

Apophyse : Chez le Pin, partie externe de l'écaille du cône fermé terminée par l'ombilic. Syn. écusson.

Basionyme : Nom légitime d'un taxon précédemment publié sur lequel repose une nouvelle combinaison ou un nom à un nouveau rang. (Source : code nomenclatural de Melbourne 2011, *in* Loiseau et Price, 2017).

Chionophile : Qui aime la neige. Syn. niphéophile. Syn. hybride, nivophile.

Complexe d'espèces : Ensemble des espèces, issues d'une souche commune (ici nommée *Pinus montana*, émergeant probablement au Paléogène selon Sandoz, 1987), dont l'évolution adaptative résulte de leur divergence chorologique/écologique induisant un isolement reproductif (partiel), des flux de gènes interspécifiques, et de la pression sélective de l'environnement. Nota : 1) notion issue de la génétique des populations et non de la taxonomie, 2) complexe souvent noté *agg.* ou *aggr.* en abrégé (*aggregate*), 3) désignation incluant les hybrides entre espèces qui composent le complexe, et parfois les hybrides avec les taxons d'une espèce affine (par exemple *Pinus sylvestris* dans le cas de *Pinus montana* *agg.*).

Cône : Fructification des conifères à maturité. Chez le Pin, le cône provient du développement du cônelet après fécondation. Syn. macrostrobile.

Cônelet : Inflorescence femelle du Pin après pollinisation et lignification. Le cônelet est *aristé* si ses écailles sont terminées par un *mucron*, ou *mutique* dans le cas contraire.

Diversité génétique neutre : Ensemble des caractères dont les états possèdent la même valeur adaptative, c'est-à-dire dont le polymorphisme n'est pas influencé par des facteurs adaptatifs (sélection naturelle, altitude...). Si elle ignore les caractères adaptatifs, la structuration spatiale de cette diversité neutre informe en revanche sur les migrations qui affectent l'ensemble du pool génique du taxon en cause.

Écusson : Voir apophyse.

Frutescent : Qualifie le port d'un végétal ligneux naturellement ramifié dès la base et de taille peu élevée (arbrisseau). Syn. buissonneux.

Habitus : Ensemble des particularités relatives à l'aspect extérieur d'un organisme, dans son ensemble ou bien d'un de ses organes.

Introgression : Incorporation de gènes d'une espèce dans le génome d'une autre espèce proche par hybridation interspécifique accompagnée de croisements en retour. Syn. hybridation introgressive.

Isoenzymes : Ensemble des variantes alternatives de la même activité enzymatique. Syn. isozymes.

Landine : Lande basse discontinue d'Éricacées, typique de l'étage subalpin.

Lapiaz : (= lapiez ou lapié). Forme d'érosion d'une surface de roche calcaire ou dolomitique corrodée, notamment par les eaux de ruissellement sous-glaciaire chargées en CO₂.

Marqueur génétique : Séquence d'ADN support d'un caractère héréditaire apte à identifier le génotype de l'individu et à repérer la position des gènes responsables. Parmi les marqueurs les plus fiables on distingue couramment :

- les **marqueurs biochimiques**, composés métaboliques (terpènes, polyphénols, protéines) dont la synthèse et le dosage sont sous contrôle génétique ;
- les **marqueurs moléculaires**, qui illustrent le polymorphisme de l'ADN du noyau cellulaire (marqueurs nucléaires), des chloroplastes (marqueurs chloroplastiques) ou des mitochondries (marqueurs mitochondriaux).

Monocormique : Pourvu d'une seule tige. Syn. unicaule.

Mucron : Courte pointe qui hérissé les écussons du cônelet ou du cône, généralement observée chez les Pins de montagne. Cette observation contredit Debazac qui dans son *Manuel des Conifères* (1964) précise au contraire que les écussons sont prolongés par un ombilic saillant *non mucroné* chez *Pinus uncinata*.

Multicaule : Dont la souche produit de nombreuses tiges. (Si le ligneux en possède plusieurs, on emploie pluricaule). Syn. polycormique.

Néotype : En botanique formelle, un néotype est un spécimen choisi pour servir de type nomenclatural (c'est-à-dire attaché de manière permanente au taxon décrit) lorsque l'original est manquant. Latin *neotypus*.

Nomenclature botanique : Ensemble des règles internationales présidant à la détermination, la désignation et la publication des taxons végétaux. La règle de priorité, norme la plus connue, stipule qu'en cas de dénomination multiple, c'est l'appellation valide la plus ancienne qui doit être retenue.

Par ailleurs, les expressions latines suivantes sont utilisées dans le texte :

— *auct. non* : abréviation signalant un nom botanique mal appliqué avec nom de l'auteur original (auctor = autorité) suivi de la citation bibliographique.

— *ex* : citation d'un taxon non validement publié par un auteur, mais « validé » dans l'ouvrage d'un autre auteur. (Source : dijon.inra.fr/flore-france/abrev.htm)

— *in* : préposition usitée dans la citation d'un taxon d'un auteur valablement publié dans l'ouvrage d'un autre auteur.

— *nom. ambig.* : (*nomen ambiguum*) désignation d'un nom équivoque, source de confusions, à rejeter.

Nothotaxon : Désignation nomenclaturale d'un taxon hybride. On forge ainsi les termes nothoespèce, nothovariété... (latin *nothospecies*, *nothovarietas*...) pour préciser qu'on a affaire respectivement à une espèce ou variété hybride.

Ombilic : Extrémité losangique de l'écaille du cône de Pin provenant de la partie externe (visible) de l'écaille ovulifère du cônelet. Syn. umbo.

Onciné : (= unciné, du latin *uncus*, crochet). Qui se termine par une pointe recourbée en crochet.

Orthotropisme : Croissance droite, verticale, d'un végétal, au moins de l'axe principal. S'oppose à plagiotropisme (croissance oblique, latérale).

Phytocénose : Groupement végétal, déterminé par divers facteurs du milieu, peuplant un site particulier. Une biocénose intègre en sus le peuplement animal et la fonge associés.

Protologue : Ensemble des éléments d'identification associé au nom botanique à sa première publication valide (diagnose, description, illustrations, références, synonymie, données géographiques, citations de spécimens, commentaires...).

Réaction du génotype : Un même individu placé dans des conditions variables de milieux peut susciter plusieurs phénotypes dont l'ensemble constitue la *norme de réaction du génotype* (Mayr, 1974, *in* Cantegrel, 1982).

Rupisylve : Peuplement sylvatique ouvert cantonné aux substrats rocheux (Cantegrel, 1987).

Strobile : Petit cône. Voir cône.

Supraforestier : Caractérise un écosystème ouvert d'altitude (Cantegrel, 1987) se développant au-dessus de la limite supérieure naturelle de la forêt fermée ou *forestline*.

Taxon : Unité systématique identifiée sur des bases génotypiques (on parle de phénon lorsque les critères de détermination sont uniquement phénotypiques). Pluriel : taxons ou taxa.

ANNEXE 1

Relevés floristiques

TABLEAU A1 Les Pins de montagne dans les tourbières boisées du Jura et des Vosges à la Bohême

Site	Frasne	La Gruère	Le Beillard	Horbacher Moor	Unterlangmoos	
Altitude (m)	835	1 000	610	990	860	
Pays	F	CH	F	D	D	
<i>Pinus uncinata</i>	+	+	+	+	+	
<i>Pinus uliginosa</i>						
<i>Pinus</i> × <i>pseudopumilio</i>						
<i>Pinus sylvestris</i>			(+)			
<i>Pinus</i> × <i>digenea</i>			(+)			
<i>Picea abies</i>	+	+	+	+	+	
<i>Abies alba</i>					+	
<i>Populus tremula</i>	+					
<i>Betula pubescens</i>	+		+			
<i>Betula pendula</i>		+				
<i>Betula nana</i>		(+)				
<i>Salix capraea</i>	+					
<i>Salix aurita</i>			+			
<i>Salix</i> cf. <i>phylicifolia</i>	+					
<i>Frangula alnus</i>			+		+	
<i>Sorbus aucuparia</i>		+				
<i>Sorbus aria</i>		+				
<i>Quercus robur</i>						
<i>Calluna vulgaris</i>	+		+	+		
<i>Deschampsia flexuosa</i>						
<i>Carex</i> spp.	+	+	+		+	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	+		+	+	+	
<i>Eriophorum angustifolium</i>			+			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	+	+	+	+	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+		+	+		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+		+			
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	+		+			
<i>Molinia caerulea</i>			+			
<i>Empetrum nigrum</i>						
<i>Andromeda polifolia</i>	+		+			
<i>Trientalis europaea</i>						

	Schwarzes Moos	ervené blato	Chalupská slat'	Jezerní slat'
	505	470	910	1 065
	A	CZ	CZ	CZ
	(+) ⁽¹⁾	+		
			+	+
	+		+	
	+	+	+	+
	+			
		(+)	(+)	
		+	+	+
				+
				+
	+	+		
		+		+
	+	+		
		+	+	+
	+	+		
			+	+
		+	+	+
				+
	+	+	+	+
		+	+	+
	+	+	+	+
	+	+		+
		+		
			+	
	+	+		+
				+

ANNEXE 1

TABLEAU A1 (SUITE)

Site	Frasne	La Gruère	Le Beillard	Horbacher Moor	Unter-langmoos	
Altitude (m)	835	1 000	610	990	860	
Pays	F	CH	F	D	D	
<i>Rhododendron groenlandicum</i>						
<i>Sphagnum spp.</i>	+		+		+	
<i>Polytrichum formosum</i>						
<i>Drosera spp.</i>			+			
<i>Iris pseudacorus</i>		+				
<i>Selaginella sp.</i>						
<i>Potentilla erecta</i>						
<i>Melampyrum sylvaticum</i>						
<i>Menyanthes trifoliata</i>		+			+	
<i>Juncus sp.</i>		+				
<i>Phragmites communis</i>		+				
<i>Typha latifolia</i>		+				
<i>Equisetum palustre</i>		+				
<i>Equisetum arvense</i>					+	
<i>Nymphaea alba</i>		+				

(1) Pourtant citées dans la « littérature » scientifique, les espèces de ce tableau cochées (+) n'ont pas été observées sur site à l'été 2017. On n'a spécialement rencontré à Schwarzes Moos aucun Pin des marais bien que Businský y note en 2007 l'existence d'une population relictuelle de *Pinus uliginosa* hybridée avec le Pin sylvestre le long de la frontière austro-tchèque.

	Schwarzes Moos	ervené blato	Chalupská slat'	Jezerni slat'
	505	470	910	1 065
	A	CZ	CZ	CZ
	+	+		
	+	+	+	+
	+			
		+		
		+		
				+
				+
	+			
				+

ANNEXE 1

TABLEAU A2

Les phytocénoses forestières et supraforestières des monts Jura
aux Préalpes orientales

Site	Crêt de la Neige		Plansee	Wimbachtal					
Pays	F		AUT	D					
Altitude (m)	1 700		1 000	900 à 1 000	1 000 à 1 100	1 100 à 1 400	1 400 à 1 600	1 600 à 1 800	
Substrat	calcaire karstifié		colluvions calcaires	colluvions calcaires et dolomitiques		déjections torrentielles	versant calcaire	lapiaz	
Exposition	SE	NW	S	bas de versant et talweg			W	W et SE	
<i>Pinus uncinata</i>	+		+	(+)	+	+	+	+	
<i>Pinus mughus</i>								+	
<i>Pinus sylvestris</i>			+						
<i>Picea abies</i>			+	+	+	+	(+)		
<i>Larix decidua</i>					+	+	+	+	
<i>Juniperus communis</i>			+						
<i>J. communis</i> subsp. <i>nana</i>	+								
<i>Populus tremula</i>									
<i>Acer pseudoplatanus</i>			+	+	+				
<i>Betula pendula</i>						+			
<i>Fagus sylvatica</i>				+					
<i>Salix capraea</i>	+								
<i>Salix alba</i>			+						
<i>Salix</i> spp.							+		
<i>S. cf. waldsteiniana</i>									
<i>Sorbus aucuparia</i>	+		+		+	+			
<i>Sorbus aria</i>	+		+		+				
<i>Sorbus chamaemespilus</i>	+						+		
<i>Frangula alnus</i>			+						
<i>Rhamnus pumilus</i>	+								
<i>Arctostaphylos alpinus</i>									
<i>A. uva-ursi</i>	+				+				
<i>Dryas octopetala</i>	+								
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	+								
<i>Amelanchier ovalis</i>			+			+			
<i>Hyppophae rhamnoides</i>			+						
<i>Erica carnea</i>			+						

	Mont Lusen			Dachstein	Schneeberg
	D			AUT	AUT
	1 100 à 1 200	1 250 à 1 300	1 300 à 1 350	2 100 à 2 200	1 800 à 1 850
	versant granitique		chaos granitique	calcaire lapiaz	pierraille calcaire
	SW	SW	NE	S	NE
			+	+	+
	+	+	+		+
					+
		+			
		+			
	+	+			
	+	+			
	+	+			
		+			
					+
	+	+	+		
					+
		+		+	+
				+	+

ANNEXE 1

TABLEAU A2 (SUITE)

Site	Crêt de la Neige		Plansee	Wimbachtal					
Pays	F		AUT	D					
Altitude (m)	1 700		1 000	900 à 1 000	1 000 à 1 100	1 100 à 1 400	1 400 à 1 600	1 600 à 1 800	
<i>Deschampsia flexuosa</i>			+						
<i>Daphne mezereum</i>	+			+					
<i>Vaccinium myrtillus</i>		+	+	+	+	+	+		
<i>Vaccinium uliginosum</i>		+		+				+	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		+	+			+			
<i>Rhododendron hirsutum</i>					+	+	+	+	
<i>R. ferrugineum</i>		+							
<i>Rosa pendulina</i>	+								
<i>Rubus idaeus</i>	+								
<i>Homogyne alpina</i>		+							
<i>Homogyne discolor</i>									
<i>Helianthemum nummularium</i>	+							+	
<i>Helianthemum</i> cf. <i>oelandicum</i> subsp. <i>alpestre</i>									
<i>Sesleria albicans</i>								+	
<i>Petasites albus</i>			+		+	+			
<i>Adenostyles alliariae</i>	+			+					
<i>Hypericum richeri</i>	+								
<i>Astrantia major</i>	+								
<i>Dianthus alpinus</i>									
<i>Silene acaulis</i>									
<i>Pulsatilla alpina</i>	+								
<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>alpestris</i>									
<i>Prenanthes purpurea</i>									
<i>Digitalis purpurea</i>									
<i>Epilobium spicatum</i>									
<i>Melampyrum pratense</i>			+						
<i>Aquilegia vulgaris</i>			+						
<i>Veratrum album</i>	+								
<i>Gentiana lutea</i>	+								

	Mont Lusen			Dachstein	Schneeberg
	D			AUT	AUT
	1 100 à 1 200	1 250 à 1 300	1 300 à 1 350	2 100 à 2 200	1 800 à 1 850
			+		
		+			
		+	+	+	
		+	+	+	
		+	+		+
					+
				+	
	+	+			
		+			
				+	+
				+	+
				+	+
					+
					+
				+	+
					+
	+	+			
	+				+
	+	+			
		+			+
					+
				+	

ANNEXE 1

TABLEAU A2 (SUITE)

Site	Crêt de la Neige	Plansee	Wimbachtal					
Pays	F	AUT	D					
Altitude (m)	1 700	1 000	900 à 1 000	1 000 à 1 100	1 100 à 1 400	1 400 à 1 600	1 600 à 1 800	
<i>Gentiana verna</i>								
<i>Gentiana kochiana</i>								
<i>Scrofularia nodosa</i>								
<i>Aconitum vulparia</i>								
<i>Lotus alpinus</i>								
<i>Nigritella nigra</i>								
<i>Pedicularis</i> cf. <i>verticillata</i>								
<i>Aster alpinus</i>								
<i>Agrostis alpina</i>								
<i>Doronicum</i> cf. <i>grandiflorum</i>								
<i>Luzula sylvatica</i>								
<i>Luzula nivea</i>								
<i>Luzula</i> sp.								
<i>Alchemilla alpina</i>	+							
<i>Alchemilla vulgaris</i>								
<i>Phyteuma</i> sp.								
<i>Buphtalmum abrotanifolium</i>		+						
<i>Leontopodium alpinum</i>								
<i>Hedysarum hedysaroides</i>								
<i>Geranium sylvaticum</i>			+					
<i>Solidago virgaurea</i>								
<i>Athyrium filix-femina</i>								
<i>Biscutella laevigata</i>								
<i>Myosotis alpestris</i>								
<i>Campanula alpina</i>								
<i>Saxifraga</i> cf. <i>burserana</i>								
<i>Armeria montana</i>								
<i>Melica uniflora</i>			+					
<i>Festuca pumila</i>								
<i>Carex firma</i>								
<i>Carex</i> spp.								

	Mont Lusen			Dachstein	Schneeberg
	D			AUT	AUT
	1 100 à 1 200	1 250 à 1 300	1 300 à 1 350	2 100 à 2 200	1 800 à 1 850
				+	
				+	
	+				
				+	
				+	
				+	
				+	+
				+	+
					+
				+	
	+				
					+
					+
				+	
					+
				+	+
					+
					+
					+
	+	+			
		+			
					+
				+	+
				+	+
					+
					+
					+
					+
				+	

ANNEXE 2
TABLEAU A3

Morphologie des Pins de montagne
Caractéristiques dendrologiques des Pins de montagne

Site	Massif	Milieu	Coordonnées			Port du Pin de montagne (hauteur)	
			Latitude N	Longitude E	Altitude a.s.l. (m)		
1. Crêt de la neige	Jura	subalpin karstique	46°17'	5°57'	1 500 - 1 720	arborescent	
2. Frasne	Jura	tourbière	46°50'	6°10'	835	arborescent (12 m)	
3. Le Beillard	Vosges	tourbière	48°05'	6°48'	610	arborescent (14 m)	
4. La Gruère	Franches Montagnes	rive lacustre	47°14'	7°03'	998	arborescent	
5. Horbacher Moor	Forêt-Noire	tourbière	47°44'	8°06'	990	arborescent	
6. Unterlangmoos	Bavière	tourbière	47°42'	10°22'	860 - 865	arborescent (18 m)	
7. Plansee	Alpes d'Ammergau	colluvions bas de pente	47°28'	10°48'	980 - 1 100	arborescent	
8. Ammer	Alpes d'Ammergau	cône de déjections	47°35'	10°55'	1 000	prostré et frutescent érigé	
9. Isar	Karwendel	couloirs, rives de talweg	47°23'	11°20'	1000 - 1200	prostré et érigé	
10. Wimbachtal	Alpes de Berchtesgaden	déjections torrentielles subalp. calcaire & dolomitique	47°32'	12°53'	950 - 1 750	arborescent (12 à 14 m) et frutescent érigé à prostré	
11. Mont Lusen	Forêt bavaroise	subalpin granitique	48°55'	13°30'	1 300 - 1 350	frutescent prostré (2 m)	
12. Jezerni Slat'	Monts de Bohême	tourbière	49°02'	13°35'	1 050	frutescent érigé	
13. Chalupská Slat'	Monts de Bohême	tourbière	49°00'	13°40'	910	frutescent érigé (8 m)	
14. Dachstein	Alpes de Salzbourg	subalpin karstique	47°30'	13°42'	2 100	frutescent prostré (0,3 à 1,5 m)	
15. ervené Blato	Sud Bohême (bassin de T ebo)	tourbière	48°52'	14°52'	470	arborescent (15 m)	
16. Schwarzes Moos	Basse Autriche	tourbière	48°53'	14°59'	505		
17. Schneeberg	Préalpes orientales	subalpin calcaire	47°47'	15°50'	1 800 - 1 900 1 600 - 1 800	prostré (supraforestier : 0,3 à 2 m) à frutescent érigé (s/étage mélézein : 2 à 3 m)	

	Morphologie du cône						Détermination spécifique ou infraspécifique
	Forme	Nb/ verticille	Insertion au rameau	Persistance (ans)	Longueur (cm)	Apophyses	
	asymétrique	1 à 3	<	2	4,2 ± 0,6	crochets mucronés, arrondis	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique					± en crochets	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique	1 ou 2	<	2	3,7 ± 0,5	crochets mucronés	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique					± en crochets	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique		<			± en crochets	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique					peu saillantes	<i>P. uncinata</i>
	asymétrique				3,2 ± 1,2	arrondies peu saillantes	<i>P. uncinata</i>
	peu asymétrique	1 à 3		5		peu saillantes	<i>P. cf. ancestralis</i>
	asymétrique	1 ou 2		2	3,5 ± 1,2	arrondies peu saillantes	<i>P. ancestralis</i>
	subsymétrique	1 ou 2 1 à 4 (6)		1	3,6 ± 0,5	peu saillantes, mucronées	<i>P. ancestralis</i> et <i>P. mughus</i> ?
	symétrique	1 à 3		3	3,4 ± 1,0	peu saillantes	<i>P. mughus</i>
	peu asymétrique	1 à 4		2	3,7 ± 1,2	arrondies peu saillantes mucronées	<i>Pinus</i> × <i>pseudopumilio</i>
	peu asymétrique	1 à 3	(<)	1	3,6 ± 1,1	arrondies peu saillantes mucronées	<i>Pinus</i> × <i>pseudopumilio</i>
	symétrique	1 à 5		2		peu saillantes mucronées	<i>P. mughus</i>
	asymétrique		< et		3,5 ± 1,0	arrondies peu saillantes mucronées	<i>P. uliginosa</i>
Recherche infructueuse du Pin des marais							<i>P. sylvestris</i>
	symétrique	1 à 4		1	3,6 ± 0,8	peu saillantes mucronées	<i>P. mughus</i>

TABLEAU A3 (SUITE)

Caractéristiques dendrologiques des Pins de montagne

Nota :

- 1) Les épithètes latines retenues pour les Pins de montagne proviennent *pro parte* des travaux de Businský (2008).
- 2) On distingue les cônes insérés perpendiculairement au rameau () de ceux inclinés vers le bas (◊).
- 3) Les longueurs moyennes du cône ici présentées ne sont pas statistiquement robustes à cause d'un échantillonnage trop réduit. Elles donnent néanmoins une idée de la dispersion des dimensions du cône au sein d'une même population, et d'une certaine homogénéité entre populations. Seul le Pin à crochets jurassien du crêt de la Neige apparaît pourvu de cônes plus gros que ses homologues orientaux.

LES PINS DE MONTAGNE (*PINUS UNCINATA* RAM., *P. MUGHUS* SCOP., ET CONSORTS) DU JURA AUX PRÉALPES ORIENTALES EN PASSANT PAR LA LORRAINE ET LA BOHÊME (Résumé)

Le complexe des Pins de montagne atteint en Europe centrale un haut degré de diversité morphologique qui se traduit depuis deux siècles par une pléthore d'épithètes spécifiques et infraspécifiques censée nommer tous les types de conifères d'altitude ou de tourbière. L'auteur, à la suite d'une prospection *in situ* effectuée à l'été 2017, esquisse un panorama écologique et dendrologique des principaux taxons rencontrés d'ouest en est, et suggère des pistes d'amélioration de la nomenclature appliquée jusqu'ici à cet agrégat sur la base de travaux récents ou parfois publiés de longue date. Il propose notamment d'abandonner les binômes *Pinus rotundata* (le plus souvent synonyme de *Pinus uncinata*) et *Pinus mugo*, ce dernier désignant au gré des circonstances soit le Pin rampant, soit l'ensemble du complexe. Il préconise de réserver l'appellation *Pinus uliginosa* au véritable Pin des marais, et considère que l'ancien binôme *Pinus montana* serait le plus pertinent au rang supraspécifique pour désigner l'ensemble des Pins de montagne.

MOUNTAIN PINES (*PINUS UNCINATA* RAM., *P. MUGHUS* SCOP., AND ASSOCIATED) FROM THE JURA TO THE EASTERN PREALPS VIA LORRAINE AND BOHEMIA (Abstract)

The *Pinus mugo* complex reaches a high degree of morphologic diversity in central Europe. This morphologic diversity has been described for more than two centuries by an abundance of specific and infraspécific epithets ostensibly aimed at naming all the types of high elevation or peat-bog conifers. After prospecting *in situ* during summer 2017, the author details a preliminary ecological and dendrological overview of main taxa encountered from west to east. He suggests that the nomenclature used to describe this taxonomic aggregate could be improved, based both on recent observations and long standing work. In particular he proposes abandoning the binomials *Pinus rotundata* (often synonymous with *Pinus uncinata*) and *Pinus mugo*, used both to name the shrub (dwarf mountain pine) and the entire complex. He also recommends setting aside the denomination *Pinus uliginosa* for the true bog pine, and considers that the long-standing binomial *Pinus montana* would be most relevant if it is elevated to the supraspecific level to designate the aggregate of mountain pines.

DIE GEBIRGSKIEFERN (*PINUS UNCINATA* RAM., *P. MUGHUS* SCOP., UND VERWANDTE) ZWISCHEN JURA UND DEN ÖSTLICHEN VORALPEN, VON LÖTHRINGEN BIS NACH BÖHMEN (Zusammenfassung)

Der *Pinus mugo*-Artenkomplex weist in Mitteleuropa eine große morphologische Vielfalt auf. Im Laufe der letzten zwei Jahrhunderte hat diese Vielfalt zu einer Fülle an Beinamen einzelner Arten und Unterarten geführt, welche den mannigfaltigen Ausprägungen der Höhenlagen- oder Moorkoniferen Rechnung tragen sollen. Basierend auf Feldforschungen im Sommer des Jahres 2017 zeichnet der Autor ein ökologisches und dendrologisches Panorama der bedeutendsten Taxa entlang eines West-Ost-Gradienten. In Folge jüngster Erkenntnisse sowie basierend auf lange bekannten Untersuchungen hinterfragt der Autor kritisch die bis dato gängige Nomenklatur hinsichtlich dieses Artenkomplexes. Im Einzelnen schlägt der Autor vor, die nicht eindeutigen Artbezeichnungen *Pinus rotundata* (das am häufigsten verwendete Synonym für *Pinus uncinata*) und *Pinus mugo* zu verwerfen. *Pinus mugo* wird sowohl zur Bezeichnung der buschförmigen Ausprägung (Latsche, Legföhre) als auch zur Beschreibung des gesamten Bergkiefernkomplexes verwendet. Schlussendlich spricht sich der Autor dafür aus, die Artbezeichnung *Pinus uliginosa* lediglich der echten Moorkiefer vorzubehalten und das alte Synonym *Pinus montana* am sinnvollsten zur Beschreibung des gesamten Komplexes der Gebirgskiefern auf Über-Art-Ebene einzusetzen.