



HAL
open science

Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne.

F. Medail

► **To cite this version:**

F. Medail. Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne.. Forêt Méditerranéenne, 2001, XXII (1), pp.05-22. hal-03558440

HAL Id: hal-03558440

<https://hal.science/hal-03558440v1>

Submitted on 4 Feb 2022

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.

Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne

par Frédéric MEDAIL *

Introduction

Parmi les 111 espèces de pins actuellement recensées dans le monde (PRICE ET AL., 1998), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) est l'essence qui présente l'aire naturelle de répartition la plus vaste. Cette espèce eurasiatique se rencontre en effet sur 9000 km environ d'ouest en est, depuis le Portugal jusqu'à la côte occidentale de la mer d'Okhostsk (Russie), et sur 4000 km du nord au sud, depuis la Norvège jusqu'au sud de l'Espagne, en Andalousie (ARBEZ, 1987). Le gradient altitudinal est aussi prononcé puisque le pin sylvestre peut être présent depuis le niveau de la mer jusqu'à l'étage subalpin ou oroméditerranéen, atteignant même 2700 m d'altitude en Asie mineure (VIDAKOVIC, 1991). Ce triple gradient rend compte de l'extrême variabilité morphologique et génétique de ce taxon et de la grande diversité des habitats qu'il occupe.

* Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (IMEP-CNRS), Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, case 461, 13397 Marseille cedex 20, France.
email : f.medail@botmed.u-3mrs.fr

En région méditerranéenne, le pin sylvestre est surtout présent dans la portion occidentale (Portugal, Espagne, France), où il est cantonné en montagne sub-méditerranéenne (Cf. Fig. 1). Plus à l'est, dans les Balkans et en Turquie, il n'occupe qu'une place écologique limitée en bioclimat méditerranéen. Cependant, nombre de ses populations méditerranéennes, souvent relictuelles, présentent de profondes originalités écophysiologiques et génétiques qui confèrent à ces peuplements un intérêt certain dans le cadre de la conservation des ressources sylvigénétiques. Espèce plastique et pionnière, bien adaptée aux perturbations, le pin sylvestre est une essence expansionniste et les pineraies sylvestres progressent nettement en moyenne montagne ouest-méditerranéenne, à l'instar du pin d'Alep à plus basse altitude, du fait de l'effondrement des pratiques agro-sylvo-pastorales. En région méditerranéenne, sa situation en limite d'aire de répartition, fait à ne pas négliger en biologie de la conservation (CHANNELL & LOMOLINO, 2000), et son extension depuis quelques décennies justifient de s'intéresser de plus près à cette essence souvent décriée par les écologues et les forestiers.

Plusieurs ouvrages ont été consacrés à la systématique, à la biogéographie et à l'écologie du genre *Pinus* (GAUSSEN, 1960 ; MIROV, 1967 ; VIDAKOVIC, 1991 ; RICHARDSON, 1998), et même spécifiquement au pin sylvestre d'Eurasie (PRAVDIN, 1969), mais il n'existe pas d'étude d'ensemble consacrée aux pineraies sylvestres de Méditerranée. Le présent travail a donc pour objectifs de synthétiser une partie des informations disponibles concernant :

- l'origine et l'histoire du pin sylvestre en région méditerranéenne,
- la variabilité et l'originalité des peuplements actuels,
- la situation écologique des pineraies méditerranéennes et leur dynamique en examinant les phases critiques du cycle de vie du pin sylvestre,
- la valeur patrimoniale de ces forêts,
- les opérations de gestion à favoriser, en considérant les tendances dynamiques et les changements climatiques globaux actuels.

Néanmoins, en regard des champs thématique et géographique à considérer, ce travail concernera surtout les pineraies sylvestres de Méditerranée occidentale, et plus particulièrement celles de France méridionale.

Aspects paléoécologiques et biogéographiques

L'origine biogéographique et l'histoire du pin sylvestre peuvent être déduites des analyses paléoécologiques (palynologie, pédoanthra-cologie, paléobotanique), phy-logéographiques et historiques, complétées par les données chorologiques et écologiques actuelles. Les enregistrements polliniques concernant les pins sont nombreux en Europe méridionale, mais deux obstacles majeurs doivent être évoqués :

- la non-distinction des pollens de *Pinus* au niveau spécifique,
 - et leur grande faculté à la dispersion sur de longues distances.
- Cependant, en considérant au cas par cas le contexte biogéographique régional, la présence de fréquences polliniques élevées (au moins égales à 50%), et en s'appuyant sur les macrorestes (aiguilles, cônes) et les charbons de bois, il est possible de proposer une première ébauche de l'histoire du pin sylvestre en Méditerranée.

Histoire tertiaire et pléistocène

Le pin sylvestre semble être originaire d'un refuge tertiaire (Eocène) situé en Asie septentrionale (KREMENETSKI *et al.*, 1998). En région méditerranéenne, parmi les nombreux pins fossiles identifiés par Gaston de SAPORTA au XIX^e siècle, seul *Pinus parvula* Sap., décrit des schistes oligocènes d'Aix-en-Provence, est, selon GAUSSEN (1960), voisin sur le plan

maplogique de l'actuel pin sylvestre. Au Pléistocène, par contre, nombreux sont les vestiges de *P. sylvestris sensu stricto*. Ainsi, au Pléistocène moyen ancien, VERNET (1975) indique sur le site de Terra-Amata (Nice) la présence de charbons de bois de pin sylvestre, accompagné de sapin et de hêtre ; l'analyse pollinique d'une séquence de la grotte du Lazaret (Nice) datant du glaciaire du Riss, laisse suggérer un paysage forestier dominé par le pin sylvestre sur la frange littorale (GUYOMARC'H, 1981). Des cônes fossilisés de *P. sylvestris* ont également été découverts dans les travertins pléistocènes de Peyre (vallée du Tarn) par BAZILE *et al.* (1977) et l'occurrence de nombreux charbons de pin sylvestre dans deux sites archéologiques du pont du Gard témoigne de l'existence d'une pineraie steppique à bouleau, entre 40000 et 20000 ans B.P. (VERNET, 1997). En Turquie, les nombreux pollens de *Pinus* suggèrent la présence durant le dernier Glaciaire de pineraies le long de la mer Noire, en situation de refuges et à plus basse altitude qu'actuellement (BOTTEMA, 1986).

Cependant, pour saisir de façon convenable l'histoire biogéographique d'un taxon, il n'est pas nécessaire, dans nos régions, de remonter avant le dernier maximum glaciaire du Würm final (ca. 18000 ans B.P.) qui correspond au maximum d'aridité et de froid, que PONS (1984) a nommé "état zéro", "état minimum qui a en quelque sorte effacé les végétations antérieures". Au sud de l'Espagne, l'ana-

lyse pollinique du site de Padul (Andalousie) (PONS & REILLE, 1988) souligne l'importance des taux de pins et la rapidité de la progression des pineraies dès le Pléniglaciaire final et jusqu'au Dryas ancien (i.e. entre 19800 à 13000 ans B.P.*). Cette dynamique précoce par rapport aux sites du sud de la France, tient sans doute à l'existence de refuges divers et nombreux de *Pinus* sp. mais aussi à la position très méridionale du site. L'ampleur maximale des pineraies sylvestres ne se manifeste qu'au Tardiglaciaire en France méridionale, et les fréquences polliniques augmentent rapidement avec l'amélioration climatique du Bölling (ca. 13500 ans B.P.), pour atteindre des taux maximaux lors de l'optimum forestier de l'Allerød (ca. 12000-10700 ans B.P.). Dans le sud de la France, la succession genévrier-bouleau-pin sylvestre est caractéristique de l'interstade du Bölling-Allerød. En vallée d'Andorre, le pin sylvestre prédomine lors de cet interstade, en compagnie du pin à crochet (VERNET, 1997). Dans le Gard, la présence de pin sylvestre est également attestée puisque des charbons de bois datant de l'Allerød ont été décelés par VERNET (1997) à St-Quentin-la-Poterie. Dans les Alpes du sud, cet interstade est enregistré dans de nombreux diagrammes polliniques à Saint Léger (1308 m, env. de Seyne-les-Alpes), au col des Lauzes (1784 m,

* B.P. = before present
ca. = environ

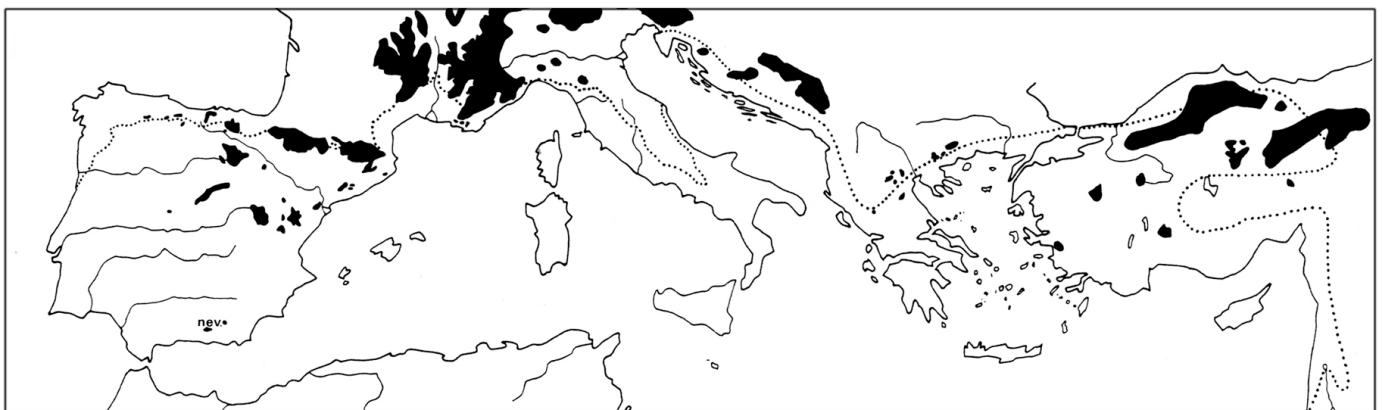


Fig. 1 : Carte de répartition des peuplements naturels de pin sylvestre [*Pinus sylvestris* L. subsp. *sylvestris* et *P. sylvestris* L. subsp. *nevadensis* (Christ) Heywood : nev.] en région méditerranéenne. La limite approximative du bioclimat méditerranéen est indiquée par la ligne en pointillés.

Freissinière), aux lacs de Pelléautier et de Siguret (1066 m, env. d'Embrun) (BEAULIEU, 1977 ; BEAULIEU & REILLE, 1983). Ainsi, dans le bassin durancien l'installation de la pineraie sylvestre date au moins de 12500 ans B.P., mais elle survient plus précocement dans les Alpes maritimes (BEAULIEU, 1977). En Ligurie, les sondages anthracologiques issus des grottes de Toirano (province de Savona) montrent la coexistence du pin sylvestre et du pin mugho vers 12350 ans B.P. (YOKOYAMA *et al.*, 1985) ; lors de cette période du Dryas moyen, une étude pédoanthracologique (ONORATINI *et al.*, 1993) montre qu'un *Pinus* de la section *sylvestris* se rencontrait avec le charme-houblon, un chêne à feuillage caduque et diverses espèces de genévriers en Provence siliceuse (massif de la Colle du Rouet). En Provence, TRIAT-LAVAL (1978, 1979) suggère que de nombreuses essences mésophiles - dont le pin sylvestre - ont pu survivre lors des phases glaciaires, dans des zones refuges de deux types :

- à basse altitude, dans quelques vallées fluviales ou talwegs côtiers, au demeurant peu nombreux puisque le plateau continental est très étroit ;
- à moyenne altitude, vers 400-500 m où l'aridité était moins grande qu'en plaine et les températures plus clémentes qu'en haute altitude.

Ces zones refuges ont joué un rôle majeur dans la dynamique forestière post-glaciaire, comme dans d'autres régions d'Europe méridionale (HEWITT, 1999). Il semble donc probable que ces pinèdes du Tardiglaciaire soient composées d'une race méridionale propre (TRIAT-LAVAL, 1979) ayant persisté dans ces refuges. La présence de populations sub-littorales, sans doute relictées, de pin sylvestre rend compte de ce schéma biogéographique.

Histoire postglaciaire

Peu avant 10000 ans B.P., le réchauffement climatique postglaciaire engendre tout d'abord en Provence une forte extension des pineraies (TRIAT-LAVAL, 1979), qui occupent une grande place par rapport à la chênaie caducifoliée à *Ulmus*, *Acer*,

Corylus (ANDRIEU-PONEL *et al.*, 2000). En moyenne Durance (bassin de Saïgon), d'épais remblaiements alluviaux datés de la première partie de l'Holocène contiennent de nombreux troncs subfossiles de pin sylvestre, étudiés récemment par MIRAMONT (1998, 2000) ; ces arbres enracinés en formations denses témoignent de la présence locale, au moins dès le Boréal (9000-8000 ans B.P.), de pineraies sylvestres enfouies lors d'épisodes orageux de forte intensité survenus avec la fin de la déglaciation. Depuis la Catalogne jusqu'au Gard, existait une forêt présteppe à pin sylvestre, genévrier et amandier sauvage durant la période semi-aride froide du Préboréal-Boréal (9500-8000 ans B.P.) (VERNET, 1997). En Provence centrale, dans la grotte de Fontbrégoua (Var), une analyse anthracologique montre la présence encore dominante du pin sylvestre jusqu'au Dryas récent (10700-10300 B.P.) selon THIÉBAULT (1997). Puis, l'amélioration thermique se poursuivant, se manifestent au Boréal un développement des essences caducifoliées (ex. : ANDRIEU-PONEL *et al.*, 2000) et une nette diminution de l'importance du pin sylvestre en basse Provence au profit du pin d'Alep. Dans les Alpes du sud, l'emprise de ce pin reste soit stable (Saint Léger, col des Lauzes), soit diminue pendant le Préboréal (Pelléautier) ou le Boréal (Dévoluy) (BEAULIEU, 1977). En Turquie, les pineraies progressent vers l'intérieur du plateau anatolien dès le début de l'Holocène, à partir des refuges de la Mer Noire, le pin sylvestre atteignant la plaine de Konya vers 8000 B.P. sans franchir la chaîne du Taurus (BOTTEMA, 1986). Lors du postglaciaire, les vitesses de recolonisation du pin sylvestre ont dû être très rapides, de l'ordre de 500 à 1500 m/an selon HEWITT (1999), car les zones récemment déglacées et les substrats squelettiques n'ont pas été un obstacle à la progression de cette espèce pionnière par excellence.

En Europe du sud, les perturbations anthropiques sont responsables d'une nouvelle augmentation des pins à basse altitude, aux alentours de 6000 ans B.P. en Grèce (WILLIS *et al.*, 1998). Avec les impacts humains du

Subboréal (âges du Bronze et du Fer) et du Subatlantique (période gallo-romaine, puis Moyen-Age), les surfaces boisées se caractérisent par un déclin des caducifoliés (chêne pubescent, hêtre, noisetier...) et du sapin au profit du pin sylvestre, à moyenne altitude. Dans les montagnes des Balkans, l'augmentation synchrone et rapide des fréquences polliniques de pins (dont *P. sylvestris*) décelée il y a 2000 ans, s'explique aussi par l'emprise croissante des activités humaines durant l'époque romaine (WILLIS *et al.*, 1998). Remarquons également que l'exploitation pour la résine de cette essence par les gallo-romains est bien documentée sur les Causses (LOIR, 1940).

Apports des analyses phylogéographiques

Les marqueurs génétiques constituent des outils précieux pour distinguer les diverses unités évolutives d'une espèce à large répartition comme *P. sylvestris*, puisque sa distribution actuelle dépend fortement des multiples populations-refuges génétiquement différenciées. Les marqueurs isozymiques, monoterpéniques et polyphénoliques ont permis de mettre en exergue la différenciation des populations méridionales, notamment espagnoles, par rapport à celles situées au nord des Alpes (ex. LEBRETON *et al.*, 1990). Deux récentes études portant sur la variation de l'ADN mitochondrial chez 38 (SINCLAIR *et al.*, 1999) et 23 (SORANZO *et al.*, 2000) populations d'Europe occidentale, permettent de mieux cerner les voies de migration postglaciaire de l'espèce. SINCLAIR *et al.* (1999) montrent l'existence de trois mitotypes majeurs, tous présents en Espagne. Il apparaît que le pin sylvestre européen se divise au moins en trois lignées évolutives différentes (Espagne, centre-nord de l'Europe et Scandinavie). La forte différenciation génétique inter-populations et l'originalité des populations espagnoles se dégagent de ces analyses phylogéographiques (SINCLAIR *et al.*, 1999 ; SORANZO *et al.*, 2000). Deux variants géographiques existent en Espagne, un localisé au sud et à l'ouest de la péninsule ibérique, l'autre

dans les Pyrénées et au centre de l'Espagne (SORANZO *et al.*, 2000). La plus grande diversité allélique des populations ibériques s'accorde au modèle d'expansion-contraction d'aire proposé par HEWITT (1996). Il est probable que ces populations méridionales dérivent de peuplements localisés dans des zones refuges épargnées par les glaciations pléistocène, mais ces populations méditerranéennes n'auraient pas joué de rôle lors de la recolonisation postglaciaire de l'espèce vers le nord de l'Europe. Ces conclusions rejoignent en parti la proposition de GUINIER (in GAUSSEN, 1960) et MIROV (1967) qui considèrent une unité méridionale et une septentrionale chez le pin sylvestre. Il reste à approfondir cette analyse phylogéographique, en considérant les populations du sud de la France, des Alpes ligures et de Méditerranée orientale.



Photo 1 : *Pinus sylvestris* L. dans le Queyras.

Photo F.M.

Variabilité infraspécifique en Méditerranée et phénomènes d'hybridation

Les changements climatiques du Pléistocène à l'origine de la fragmentation et de l'isolement des populations de pin sylvestre puis d'éventuels brassages génétiques lors des phases de recolonisation, sont responsables de la grande diversité infraspécifique de ce pin puisqu'il existe au moins 150 variantes (sous-espèces, variétés, races) décrites (GAUSSEN *et al.*, 1993). On trouvera une clé des principales variétés dans la monographie de GAUSSEN (1960).

Cette variabilité se retrouve au niveau génétique (SINCLAIR *et al.*, 1999) et chimiotaxonomique car le pin sylvestre comporte un polymorphisme polyphénolique marqué (LEBRETON *et al.*, 1990). En plus de la sous-espèce type, quatre autres sous-espèces présentes en Europe septentrionale et en Asie sont classiquement retenues (PRAVDIN, 1969 ; PRICE *et al.*, 1998). A la lueur de l'étude génétique de

Sinclair *et al.* (1999), il convient de mettre aussi en exergue le taxon relictuel d'Andalousie, localisé notamment sur la Sierra Nevada et sur la Sierra de Baza ; la grande diversité et l'originalité des mitotypes échantillonnés suggèrent en effet un isolement très ancien et ces populations endémiques andalouses doivent se référer à la sous-espèce *nevadensis* (Christ) Heywood. En région méditerranéenne, huit taxons distincts sont généralement considérés, dont quatre présents en Espagne (GAUSSEN, 1960 ; VIDA KOVIC, 1991 ; GAUSSEN *et al.*, 1993) (Cf. Tab. I). Un autre taxon, en situation sans doute relictuelle aux ubacs des chaînons de basse Provence, mériterait aussi d'être distingué au moins sur la base de critères dendrologiques (SERRE-BACHET, 1982) et écologiques : cette race méditerranéenne présente une activité cambiale bloquée lors de la sécheresse estivale et une

réaction négative face aux précipitations automnales.

Pinus sylvestris fait parti de la section *Pinus*, subsection *Pinus*, qui comporte également *P. mugo* Turra, *P. nigra* Arnold, *P. pinaster* Aiton et *P. uncinata* Miller ex Mirbel (PRICE *et al.*, 1998), potentiellement sympatriques en région sub-méditerranéenne. Ainsi, quelques hybrides naturels ont été signalés (VIDAKOVIC, 1991), entre *P. sylvestris* et : *P. mugo* (*P. x bougeti* Flous) dans les Alpes maritimes, les Pyrénées et les Balkans, *P. nigra* (*P. x permixta* Beck), et *P. uncinata* (*P. x rhaetica* Bruegger) ; ainsi, des individus intermédiaires entre le pin sylvestre et le pin à crochets ont été signalés par LEJOLY (1976b), entre 1700 et 1900 m, dans la région de Peyresq (Alpes-de-Haute-Provence), au mont Ventoux (THINON, 1978) et dans le Sistema Ibérico (RIVAS-MARTINEZ *et al.*, 1987a).

Situation géographique et écologique des pineraies sylvestres de Méditerranée

Le pin sylvestre occupe surtout les bioclimats humide et sub-humide froid (BARBERO *et al.*, 1998), essentiellement à l'étage montagnard-méditerranéen, tandis qu'il est bien moins fréquent au supraméditerranéen et à l'oroméditerranéen. La zone altitudinale optimale occupée se situe entre 800 m et 1500 m, mais l'espèce peut être présente jusqu'à 2100 m dans les montagnes méditerranéennes (Sierras

d'Andalousie, Alpes maritimes et Pyrénées orientales), et même 2300 m sur la Sierra de Guadarrama du Système Central ibérique (RIVAS-MARTINEZ *et al.*, 1987b). En Andalousie, le pin sylvestre détermine la limite supérieure actuelle des arbres (CASTRO *et al.*, 1999).

C'est une essence indifférente à la nature du substrat, mais elle se rencontre préférentiellement sur les

marnes, calcaires plus ou moins marneux et dolomies, sans doute pour des questions de compétition. Des peuplements acidophiles sub-méditerranéens existent toutefois sur grès d'Annot (LEJOLY, 1976a), sur schistes cristallins en Haute-Roya (SALANON in GISBERT, 1981), sur schistes, grès et gneiss dans les Cévennes siliceuses (QUÉZEL & BARBERO, 1988), sur mica-schistes, roches métamorphiques et andésites en Anatolie nord-orientale (AKMAN *et al.*, 1979).

Plusieurs types de pineraies sylvestres ont été décrits en région

Classification selon Gaussen (1960) et Gaussen <i>et al.</i> (1993) (hormis *)	Classification selon Staszkiwicz (1970)	Chorologie générale	Caractères morphologiques distinctifs
subsp. <i>nevadensis</i> (Christ) Heywood *	race <i>nevadensis</i> Chris	sud Espagne : Sierra Nevada et Sierra de Baza	canaux résinifères > 10, aiguilles courtes et épaisses, section aplatie, blanchâtres à la face inf., inflorescence femelle rouge-pourpre, cônes presque sessiles, apophyses protubérantes
subsp. <i>sylvestris</i>			
var. <i>iberica</i> Svob	race <i>iberica</i> Svob	nord et centre Espagne : Sierras Guadarrama, Gredoc, Malágon	4-8 canaux résinifères (1 au centre), aiguilles vert-bleuâtre, section semi-circulaire ou +/- aplatie
var. <i>catalaunica</i> Gaussen ■ (incl. var. <i>olivicola</i> Vayr.)	race <i>catalaunica</i> Gaussen	Pyrénées orientales : Capcir, Cerdagne, Vallespir, Sierra de Cadi	5-9 canaux résinifères, aiguilles vert-foncé, section aplatie, cônes petits, apophyses lisses
var. <i>pyrenaica</i> Svob. ■	race <i>pyrenaica</i> Svob	Pyrénées orientales et centrales	3-8 canaux résinifères, apophyses assez protubérantes
var. <i>aquitana</i> Schott. ■	race <i>aquitana</i> Schott, race <i>avernensis</i> Bayer, race <i>caussicola</i> Staszkiwicz	France : Massif Central, Cévennes, Causses	5-8 canaux résinifères, aiguilles courtes et sombres, section semi-circulaire, apophyses souvent saillantes, fût droit
var. <i>illyrica</i> Svob. ■	race <i>illyrica</i> Svob	Ex-Yougoslavie : montagnes centrales des Balkans	race climatique
var. <i>rhodopaea</i> Svob. ■	race <i>rhodopaea</i> Svob	Sud Bulgarie, N.E. Grèce : monts Rhodopes	aiguilles longues, couronne coniques, fût droit jusqu'à 40 m de haut
var. <i>vocontiana</i> Guinier & Gaussen ■	-	Préalpes du Dauphiné, vallée de la Drôme, Alpes occidentales externes	9-13 canaux résinifères, aiguilles courtes et vert-bleuâtre, section aplatie, apophyses +/- crochues, fût souvent tordu

Tab. I : Taxons infrasécifiques de *Pinus sylvestris* L. présents en région méditerranéenne (■ : taxon présent également en région médio-européenne).

Etage de végétation	Formation végétale	Caractérisation écologique	Répartition	Références
Supraméditerranéen	Bois de pin sylvestre et de chêne pubescent (Buxo-Quercetum pubescentis Br.-Bl. 1932 pinetosum sylvestris Vanden Berghen 1963)	200) 400-1200 (1300) m, calcaires +/- dolomitiques, sols marneux, souvent sur pentes et crêtes rocailleuses érodées. Groupements permanents ou de substitution	Alpes sud-occidentales, Languedoc, Cévennes, Pyrénées orientales, Provence (Ste Baume, Etoile, Ste Victoire, Regagnas, Morières), Drôme	MOLINIER (1934, 1958) VANDEN BERGHEN (1963) GAMISANS & GRUBER (1980) BONIN et al. (1983) OZENDA (1981)
	Pineraie sylvestre à sous-bois de genévrier commun	Supraméditerranéen, entre 550-900 m, sur calcaires ou dolomies, exp. N, pente faible	Provence (Ste Baume, Etoile)	MOLINIER (1958)
	Pineraies de substitution des chênaies pubescentes	Adrets, jusqu'à 1200 m	Alpes maritimes et ligures	BARBERO et al. (1973)
	Pineraie rupicole à genévrier rouge (groupement à Pinus sylvestris et Juniperus phoenicea Vanden Berghen 1963).	Anfractuosités des rochers, lithosols dolomitiques, entre 550 et 850 m, conditions très xériques, exp. S, W, SE, recouvrement < 60%. Groupement permanent.	Grands Causses : corniches du Causse de Sauveterre, de Liaucous, crêtes occidentales du Causse Méjean, marges méridionales du Causse Noir, gorges des Causses	VANDEN BERGHEN (1963) QUÉZEL & BARBERO (1988)
Supraméditerranéen et montagnard-méditerranéen	- Pineraie mésophile à Euphorbia dulcis et Hylocomium splendens - Pineraie à buis et pyroles (Buxo-Pinetum sylvestris Lacoste 1967).	Exp. NW-E, pentes fortes, 900-1600 m, sur rendzine à Moder sur mull calcaïque. Influences pré-alpines.	Alpes-de-Haute-Provence, Alpes maritimes, préalpes de Grasse, Haut-Var Lejoly (1976b)	LAVAGNE & MOUTTE (1980) OZENDA (1981)
	Pineraie de substitution de la hêtraie (Buxo-Fagetum pinetosum sylvestris Vanden Berghen 1963)	Exp. N, NW-E, pente moyenne, entre 800-1300 m	Causses, Alpes sud-occidentales (?)	VANDEN BERGHEN (1963)
Montagnard-méditerranéen	Pineraie-parc dolomiticole des Causses à céphalanthères (Cephalanthero-Pinetum sylvestris Vanden Berghen 1963)	Crêtes ruiniformes des rochers dolomitiques ou éboulis, au-dessus de 650 m, exp. N, NW, NE, sols graveleux-arénacés, parfois profonds mais peu évolués.	Grands Causses.	VANDEN BERGHEN (1963)
	Pineraie rupicole à pin sylvestre et pin de Salzman (Roso-Pimpinellifoliae-Pinetum salzmanii pinetosum sylvestris Quézel & Barbero, 1988)	Falaises de calcaire dolomitique du Bathonien dans les zones de gorges, exp. N, entre 700-900 m. Groupement permanent.	Gorges du Tarn (entre le Roc des Hourtous et le cirque des Baumes), de la Jonte et de la Dourbie.	QUÉZEL & BARBERO (1988)
	Pineraie mésoxérique à Ranunculus nemorosus et Brachypodium pinnatum (voisine de l'Ononido-Pinetum ericetosum Bartoli 1966 de Hte Maurienne)	Biotopes divers, exposition indifférente, pente souvent faible, xérendzine brunifiée à mull saturé en calcium.	Alpes-de-Haute Provence (région de Peyresq).	LEJOLY (1976b)
	Pineraie à Goodyera repens (Goodyero-Pinetum sylvestris Bannes-Puygiron 1933).	Sols décalcifiés, entre 900-1300 m.	Valentinois, Diois occidental	BANNES-PUYGIRON (1933)
	Pineraie mésophile à Erica carnea, riche en bryophytes (Erico carnea-Pinetum sylvestris Br.-Bl. 1939).	Pente moyenne à forte (25-45°), entre 1100-1700 m. Calcaire très dolomitisé. Exp. N, NNE.	Alpes maritimes : bassin supérieur de la Roya (notamment vallon de Caramagna, Mt Agnellino)	CHARPIN & SALANON (1972) BARBERO et al. (1973) GISBERG (1981)
Montagnard-méditerranéen à Oro-méditerranéen	Pineraie xérique à Ononis cristata et Brachypodium pinnatum (Ononido cristatae-Pinetum sylvestris Lejoly 1976)	Pentes moyennes à fortes, exp. S. WSE, entre 1500-2000 m, sur xérendzines à Mull-Moder calcaïque à forte charge caillouteuse	Hautes crêtes des montagnes des préalpes du Sud (régions de Peyresq, Beuil, Authion, Haute Roya, Ventoux, Lure)	BARBERO & QUÉZEL (1975) LEJOLY (1976b) OZENDA (1981)

Tab. II : Principaux types décrits de forêts de pin sylvestre en France méditerranéenne. La définition des étages de végétation est celle de QUÉZEL (1976)

méditerranéenne (classe des *Pino-Juniperetea* RIVAS-MARTINEZ 1964), alors que d'autres ne se rencontrent que marginalement en bioclimat méditerranéen. Ce n'est en fait que sur le revers méridional des Pyrénées, dans les Alpes maritimes et les Préalpes du Sud que le pin sylvestre occupe une place appréciable, remplaçant en général, et pour des raisons historiques, les diverses forêts de *Pinus nigra* (QUÉZEL, 1976).

Les peuplements ibériques

En Espagne, le pin sylvestre a une aire générale fragmentée, se rencontrant surtout sur les reliefs des Pyrénées (400000 ha, dont plus de la moitié dans la province de Huesca), de la Cordillera Ibérica (Covaleda, Vinuesa, Serranía de Cuenca, Albarracín...) et de la Cordillera Central (régions de Guadarrama, Somosierra, Gredos) avec quelques isolats au nord-ouest (Palencia et León) et au sud, en Andalousie (CEBALLOS-FERNANDEZ, 1966). Les pineraies sylvestres ibériques les plus remarquables sur le plan biogéographique sont sans conteste les quelques peuplements naturels relictuels de la Sierra Nevada et de la Sierra de Baza, présents à l'étage montagnard-méditerranéen sur régosols calcaires et dolomies avec *Juniperus sabina* L. et *J. communis* L. subsp. *hemisphaerica* (C. Presl) Nyman (LOSA *et al.*, 1986). Au sein du Sistema Central, existent d'autres pineraies reliques, notamment dans la Sierra de Gredos où *Pinus sylvestris* var. *iberica* est souvent en mélange avec *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco (GÉNOVA FUSTER *et al.*, 1992), et dans la Sierra de Guadarrama où le pin sylvestre participe à plusieurs groupements endémiques de matorrals arborés situés entre 1600 et 2100 m (RIVAS-MARTINEZ *et al.*, 1987b). En Catalogne, divers types de forêts de *Pinus sylvestris* var. *catalaunica* ont été décrits (VIGO, 1979 ; FOLCH i GUILLEN, 1986 ; CARRERAS *et al.*, 1995), principalement sur les reliefs pyrénéens, mais ces forêts sont en général d'affinité médio-européenne et se rapprochent plutôt des pinèdes internes des Alpes (*Deschampsio-*

Pinion Br.-Bl.). Toutefois, les pineraies à *Teucrium pyrenaicum* des revers sud-orientaux des Pyrénées, sont sans conteste méditerranéennes (CARRERAS *et al.*, 1995). Présente depuis les Pyrénées, la pinède montagnarde-méditerranéenne de crêtes à genévriers sabine et commun a une répartition plus vaste puisqu'elle atteint les sierras du Système Central et l'Andalousie.

Les peuplements du sud de la France et d'Italie

Les forêts de pin sylvestre de France méditerranéenne s'étendent sur environ 295 000 ha (source IFN) depuis les Pyrénées-Orientales jusqu'aux Alpes-Maritimes, mais leur distribution est très fragmentée, essentiellement pour des raisons bioclimatiques et historiques. Plusieurs types de pineraies ont été décrits par les phytosociologues (Cf. Tab. II), mais une étude typologique de l'ensemble des situations forestières rencontrées permettrait de mieux cerner les tendances dynamiques et les degrés de similitude entre groupements.

Sur le revers méridional du Massif Central, deux groupements permanents du montagnard-méditerranéen, présents sur les escarpements et falaises dolomitiques des gorges des Causses ont été signalés : une pineraie à genévrier rouge (VANDEN BERGHEN, 1963) et une pineraie mixte à pin de Salzmann (QUÉZEL & BARBERO, 1988). Par contre, les forêts de pin sylvestre à céphalanthères des Grands Causses, étudiées par VANDEN BERGHEN (1963), sont souvent d'origine secondaire et présentent des affinités méditerranéennes bien plus réduites.

En Basse Provence, les boisements très isolés et sans doute généralement relictuels, se situent en limite extrême par rapport aux exigences écologiques de l'espèce. Leur situation en ubac, dès 200 m d'altitude, permet le maintien de ces pineraies au sein d'un environnement supraméditerranéen sub-humide, voire localement humide ; de plus, ces peuplements seraient constitués d'une race particulière, d'obédience méditerranéenne (TRIAT-LAVAL, 1979 ; SERRE-BACHET, 1982). Les plus vastes populations se

situent sur les flancs nord des massifs de la Sainte-Baume et de l'Etoile, mais l'espèce se rencontre aussi à Sainte-Victoire, aux monts Olympe et Regagnas, dans les massifs du Garlaban et de Siou-Blanc, et au mont Caume, toujours sur substrats calcaires ou calcaréo-dolomitiques (MOLINIER, 1934, 1958 ; BONIN *et al.*, 1983). Ces pineraies s'inscrivent dans la dynamique des chênaies pubescentes, aux étages mésoméditerranéen supérieur et surtout supraméditerranéen, et elles se rencontrent selon diverses variantes jusqu'en Drôme méditerranéenne (GAMISANS & GRUBER, 1980). Les Préalpes sud-occidentales (vallée moyenne du Verdon, haute vallée du Var, Préalpes de Digne...) abritent, entre 900 et 1900 m, plusieurs types de peuplements sur substrat calcaire ou siliceux (grès d'Annot surtout), intégrés à la série supérieure ou à la série mésophile du pin sylvestre (OZENDA, 1966, 1981). Ces pineraies mésophiles à buis des zones préalpine et intermédiaire peuvent être associées à des sous-bois de noisetier, et, vers 1900 m, au mélèze ; ce sont le plus souvent des pineraies de substitution au sein desquelles le hêtre et le sapin sont en voie de colonisation rapide. Dans des ambiances plus sèches, aux adrets, le pin sylvestre peut se rencontrer en mélange avec le pin à crochets, et ainsi atteindre l'oroméditerranéen. Cette situation extrême se rencontre sur les crêtes des montagnes subméditerranéennes comme au mont Ventoux, et ceci rappelle sans conteste les pineraies clairsemées à genévriers des hautes montagnes ibériques (BARBERO & QUÉZEL, 1975). Dans les Alpes maritimes, les pineraies intra-alpines mésophiles sans buis comportent localement *Erica carnea*, en situation relictuelle dans le bassin supérieur de la Roya (CHARPIN & SALANON, 1972 ; GISBERG, 1981).

En Italie, la place des pineraies sylvestres mésogéennes est très marginale. Seules les forêts mixtes de pin sylvestre et de pin à crochets du montagnard-méditerranéen des Alpes maritimes et ligures (haute vallée du Tanaro, vallées Maira et Stura) montrent des affinités méditerranéennes

marquées (BARBERO, 1979). Signalons aussi que BARBERO (1979) considère que les pineraies intra-alpines (*Deschampsio-Pinion* Br.-Bl. 1961) des Alpes franco-italiennes doivent être intégrées au domaine méditerranéen, ce qui paraît logique en regard des critères floristiques et bioclimatiques.

Les peuplements de Méditerranée orientale

Dans les Balkans, les pineraies bien individualisées sont surtout présentes à l'étage montagnard, comme dans les Rhodopes où les forêts de pin sylvestre étudiées par GAMISANS & HÉBRARD (1980) sont incluses dans le *Vaccinio-Pinetum sylvestris* Penev 1960, nettement médio-européen. Ce pin n'apparaît donc que très marginalement en bioclimat méditerranéen dans la péninsule balkanique.

En Turquie, le pin sylvestre se rencontre aussi surtout en région euro-sibérienne, sur les revers méridionaux des chaînes pontiques de l'Anatolie septentrionale, où les peuplements importants se situent au-dessus de 1300-1400 m (QUÉZEL *et al.*, 1980) et sur les plateaux steppiques anatoliens nord-orientaux. Ce pin est toutefois présent en populations éparses sous un bioclimat méditerranéen subhumide à humide et froid, à l'étage supraméditerranéen de type pré-pontique, entre 800 et 1300 m (QUÉZEL *et al.*, 1980). Il végète alors parmi les forêts caducifoliées assez sèches à *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Fagus orientalis* et divers *Quercus*, mais aussi en peuplements mixtes avec d'autres conifères (*Abies bornmuelleriana*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* et *Cedrus libani*). Dans les monts d'Ilgaz (nord-ouest de l'Anatolie), parmi divers types de pineraies, au moins deux formations s'intègrent à l'étage supra-méditerranéen (900-1400 m) : la forêt mixte à *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* subsp. *iberica*, et celle à *P. sylvestris* et *P. nigra* subsp. *pallasiana* (AKMAN *et al.*, 1983). Sur les chaînes internes pontiques du nord-est (monts d'Isik, Sundiken Dag, Turman Dag, Kizilçahaman), existent des forêts de pin sylvestre de fort belle venue puisque les arbres atteignent souvent

20-25 m de hauteur (AKMAN *et al.*, 1979) ; ces peuplements, dont l'intégration au biome méditerranéen est discutable, se développent sans doute dans l'étage montagnard-méditerranéen, en général entre 1400 et 2000 m et au dessus du pin noir de Pallas, sous un bioclimat très froid de type semi-continental et sur substrats non calcaires (micaschistes, andésites). En versant nord, ces pineraies à pyroles sont en mélange avec *Abies bornmuelleriana*.

Phases critiques du cycle de vie

Les phases critiques du cycle vital d'un végétal sont liées aux processus reproductifs et démographiques intrinsèques à l'espèce, à ses capacités de dispersion, au taux de prédation des graines et à ses potentialités de régénération. Elles sont essentielles à considérer dans la dynamique d'expansion d'une espèce colonisatrice comme le pin sylvestre.

Pollinisation et production annuelle de graines

Pinus sylvestris est un arbre anémogame dont le pollen très anémophile avec ses ballonnets aérifères est produit en quantité énorme : Sarvas (1962) estime la production annuelle entre 50 et 190 x 10⁶ grains par hectare, respectivement sur des sites peu productifs et fertiles. De ce fait, on pourrait s'attendre à une intense pollinisation par voisinage, ce qui est loin d'être le cas : un individu de pin sylvestre ne recevra pas plus de 10% de pollens d'un proche voisin. Néanmoins, la taille effective d'une population de pin sylvestre s'étend au moins à plusieurs dizaines de kilomètres, car il faut tenir compte de la dispersion, même réduite, à longue distance et de la multitude de pollens en jeu (LEDIG, 1998). Ceci engendre un flux génique important entre les populations, hormis chez les peuplements isolés, et la diversité génétique intra-populationnelle est généralement très forte.

Il existe en moyenne entre 23 et 28 graines par cône, soit une production annuelle estimée à 65000 graines chez

un pin sylvestre adulte, en forêt de Fontainebleau (GUITTET & LABERCHE, 1974). Cette production dépend de l'âge de l'arbre (première reproduction efficace vers 15-20 ans selon Lepart, in DUGUÉPÉROUX, 1999), des conditions stationnelles et de la race considérée. Toutefois, les résultats indiqués par Castro *et al.* (1999), relatifs aux populations andalouses reliques de *P. sylvestris* subsp. *nevadensis* ne sont pas sensiblement différents (entre 14 et 26 graines / cône).

Modalités de dispersion

Au sud de l'Espagne, la maturation des graines dure 22 mois ; leur dispersion commence début février et s'étale sur environ trois mois (CASTRO *et al.*, 1999). Les graines ailées de pin sylvestre sont dispersées par le vent (anémochorie de type planeur-léger), et leur vitesse de chute est négativement corrélée à la longueur des ailes. Cependant, la majorité des diaspores ne sont disséminées qu'à une distance réduite (moins de 20 m), puisque 93% des graines se rencontrent à moins de 18 mètres du tronc (GUITTET & LABERCHE, 1974) ; la plupart tombent d'ailleurs directement sous la canopée des pieds-mères (CASTRO *et al.*, 1999). Les dispersions à plus longue distance (300 à 400 m, voire quelques kilomètres) sont bien plus aléatoires (DUGUÉPÉROUX, 1999 ; LEPART *et al.*, 2001), mais de tels événements extrêmes jouent un rôle majeur, et longtemps négligé, dans la progression des ligneux (CLARK *et al.*, 1998). La pluie de graines de peuplements andalous isolés et en situation limite sur le plan bioclimatique est nettement réduite par rapport à celles de pineraies d'Europe centrale (respectivement 10 graines vs 100 par m²) (CASTRO *et al.*, 1999).

Prédation des graines

Les phénomènes de prédation des graines en situations de pré- et de post-dispersions ont un rôle important dans le recrutement de nouveaux individus de pin sylvestre (GUITTET & LABERCHE, 1974 ; CASTRO *et al.*, 1999 ; NYSTRAND & GRANSTRÖM, 2000). Au sol, les prédateurs généralistes (carabiques, rongeurs, oiseaux et

limaces) consomment activement les graines et aussi les plantules, mais les niveaux de prédation ne sont pas contrôlés par les mêmes assemblages faunistiques (NYSTRAND & GRANSTRÖM, 2000). GUITTET & LABERCHE (1974) indiquent que la prédation des cônes sur l'arbre comporte trois volets :

- cônes piqués par divers insectes,
- cônes dilacérés par des oiseaux,
- cônes à bractées sectionnées par les écureuils.

En Andalousie, les oiseaux constituent les principaux prédateurs des graines mûres non encore dispersées (CASTRO *et al.*, 1999) : le bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra* L.) consomme plus de 80% des graines viables, et cette intense prédation est encore augmentée par l'action des mésanges (*Parus ater* L. et *P. cristatus* L.) et du tartin des aulnes (*Carduelis spinus* L.). Après dispersion des graines restantes, 61% à 96% de celles-ci sont encore prédatées et cette consommation post-dispersion est causée par divers oiseaux et rongeurs, indépendamment du type de microhabitat (CASTRO *et al.*, 1999). Finalement, à partir des 60 à 67 % de graines intactes contenues initialement dans les cônes ne subsistent qu'entre 0,2 à 0,6 % de graines aptes à germer sur le sol, après les différents épisodes de prédation (CASTRO *et al.*, 1999). Ce total est plus réduit que ceux indiqués par GUITTET & LABERCHE (1974) dans le bassin parisien (1% de graines aptes), et surtout en Scandinavie par NYSTRAND & GRANSTRÖM (2000) où la prédation n'engendre généralement qu'une mortalité des graines inférieure à 20%.

Capacités de germination et installation des plantules en situations normale et post-incendie

En conditions normales, les taux de germination des graines de pin sylvestre s'avèrent très élevés (jusqu'à 96%). Le processus de germination, très rapide, débute trois jours après mise en culture et s'achève vers le trentième jour (REYES & CASAL, 1995). Les graines ne sont pas dormantes et

germent rapidement après les pluies, ce qui empêche la constitution d'une banque de semences permanente, capable de contrecarrer les années de recrutement déficitaire ou de prédation excessive. L'implantation des semis peut être fortement réduite par la présence d'un tapis d'herbacées compétitrices et couvrantes comme les brachypodes et la fougère-aigle ; de plus, cette fougère relâche des composés phytotoxiques, présents dans la litière et l'humus, qui inhibent la germination du pin sylvestre (DOLLING, 1996).

L'influence de la durée et de l'intensité des incendies sur les modalités de germination du pin sylvestre de Méditerranée n'a été étudiée que récemment en Espagne (REYES & CASAL, 1995 ; HABROUK *et al.*, 1999 ; NUÑEZ & CALVO, 2000). La germination est sérieusement affectée par de longues expositions (5 mn) à des températures supérieures à 90°C, mais un traitement d'une minute à 110°C (NUÑEZ & CALVO, 2000) ou 150°C (REYES & CASAL, 1995) ne diminue pas le taux de germination par rapport au témoin. La germination du pin sylvestre n'est donc pas stimulée par la chaleur, et l'espèce s'avère plus sensible aux hautes températures que le pin d'Alep (NUÑEZ & CALVO, 2000).

De plus, contrairement à ce dernier, le pin sylvestre n'est pas une espèce sérotineuse et ses cônes s'ouvrent rapidement dès qu'ils sont soumis à des températures de 120° C pendant 5 mn ou de 200° C durant 2 mn (HABROUK *et al.*, 1999). Néanmoins, pour une même exposition à 120° C, les graines protégées dans les cônes ont des taux de germination bien supérieurs à ceux des graines nues qui ne germent quasiment pas ; les trois-quarts des graines protégées soumises à 200° C pendant 2 mn peuvent encore germer. Ce rôle protecteur des cônes est annihilé en conditions naturelles car les graines mûres sont dispersées au printemps de la troisième année après fécondation, soit juste avant l'intense saison des incendies de forêts.

L'installation durable des plantules se heurte à divers facteurs limitants (GUITTET & LABERCHE, 1974) : sécheresse estivale, prédation par broutage et conditions microclimatiques défavorables. Ainsi, ces auteurs indiquent que seulement 16% des plantules atteignent l'âge de quatre années et demi. Mais la couronne des pins adultes a une influence positive en atténuant le rayonnement et le dessèchement au sol.

Dynamique des peuplements : cas des pineraies du sud-est de la France

A l'instar du pin d'Alep à basse altitude, le pin sylvestre est considéré comme une essence généraliste, intégrée au modèle expansionniste en région méditerranéenne, selon BARBERO & QUÉZEL (1989, 1990).

Effectivement, en une centaine d'années, les surfaces occupées par le pin sylvestre en région Provence-Alpes-Côte d'Azur ont été multipliées par 8, atteignant actuellement 250000 ha environ (Cf. Tab. III), tandis

Années	Alpes-de-Haute-Provence	Hautes-Alpes	Alpes-Maritimes	Bouches-du-Rhône	Var	Vaucluse	TOTAL
1878	9000	8100	12900	-	-	-	30000
1904-1908	27521	18374	26537	-	-	-	72432
1973-1978	93693	44092	64530	134	19311	7637	229397
1984-1988	102271	55447	59068	174	24344	8500	249630
1999	-	60192	-	-	23900	7114	-

Tab. III : Evolution des surfaces occupées (en ha) par les boisements de *Pinus sylvestris* L. en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (d'après BARBERO & QUÉZEL, 1990, complété par les données du recensement de l'Inventaire Forestier National en cours de réalisation).

que 2950 ha de boisements dominés par *Pinus sylvestris* ont colonisé le Causse nu du Méjean, entre 1948 et 1989 (DUGUÉPÉROUX, 1999). A partir des peuplements préexistants, les progressions se font sur des largeurs de plusieurs kilomètres grâce à des individus isolés, dispersés à longue distance et donnant naissance à de petits bosquets devenant coalescents (LEPART *et al.*, 2001). BARBERO & QUÉZEL (1990) ont détaillé les raisons socio-anthropologiques de cette expansion spectaculaire en Provence et les diverses phases de recolonisation :

- une première phase de colonisation des versants de moyenne altitude, abandonnés car peu productifs, exacerbée par les reboisements liés à la Restauration des Terrains de Montagnes,
- une deuxième phase d'expansion touchant les fonds de vallées isolées de moyenne montagne, explicable par l'exode rural,
- une dernière phase, actuelle, de colonisation des terrains de parcours d'altitude, surtout en région préalpine, du fait de la diminution du pastoralisme ovin depuis quelques décennies.

Actuellement, cette progression est légèrement contrebalancée par quelques incendies d'ampleur spatiale croissante, touchant surtout les pineraies xériques sur marnes et calcaires marneux, et par une diminution spatiale des territoires potentiellement colonisables.

Toutefois, à la lueur des caractéristiques démographiques et des réponses post-incendies du pin sylvestre, il faut tempérer quelque peu ce qualificatif d'espèce expansionniste et généraliste, même si la fenêtre de régénération est de prime abord importante. En effet, GUITTET & LABERCHE (1974) ont souligné la colonisation lente du pin sylvestre dans une pelouse xérophile, en raison de taux importants de prédateurs à divers stades juvéniles et de conditions microclimatiques souvent défavorables. La régénération post-incendie du pin sylvestre est aussi en général très réduite, voire nulle, car l'espèce présente plusieurs handicaps (HABROUK *et al.*, 1999) :

- la dispersion de la plupart des

- graines survient à faibles distances,
- les graines situées à la surface du sol sont presque totalement détruites par la chaleur,
- la banque de semences du sol, peu importante, a une existence éphémère,
- tandis que la banque aérienne de graines contenues dans les cônes est le plus souvent déjà disséminée lors des feux estivaux, et
- les cônes jouent un rôle protecteur modeste lors des grands feux. Ainsi, la régénération de l'espèce après d'importants incendies ne peut se produire qu'à travers les rares arbres épargnés, et plus sûrement en lisières des zones brûlées, grâce aux porte-graines des zones non incendiées.

La signification dynamique des pineraies du sud-est de la France a été diversement interprétée ; MOLINIER (1934) considérait que bon nombre de forêts de pin sylvestre étaient des formations de substitution ("*Faux-Pinetum*"), et il soulignait la similitude de cortège floristique entre la pineraie présente sur sol assez profond et la chênaie pubescente méridionale. Cependant, OZENDA (1981) avance curieusement que les pineraies constituent la plupart du temps des peuplements permanents climaciques. A la lueur des études paléoécologiques et de la dynamique actuelle des strates inférieures des pineraies, où les essences caducifoliées et laurifoliées (*Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*) sont en pleine expansion, il est clair qu'une majorité des peuplements représente des phases pionnières, héritées de perturbations ou d'usages anciens. Le plus souvent, ces bois de pin sylvestre forment donc des stades transitoires post-perturbations qui évolueront, selon les conditions bioclimatiques et écologiques, vers :

- des boisements mixtes de caducifoliés et de laurifoliés au supraméditerranéen,
- des hêtraies, hêtraies-sapinières, sapinières ou pessières, à plus hautes altitudes.

Mais sur des sols très pauvres (marnes, dolomies) et rocaillieux, en situations de crêtes, de fortes pentes ou de falaises, l'espèce peut constituer des groupements permanents, le plus

souvent très originaux où dominent les éléments mésogéens. Les pineraies isolées sont plus lentement colonisées par les espèces forestières qui ne s'installent souvent qu'au bout de 50 ans, hormis la guildes des anémochores à graines très légères (*Pyrolaceae*, *Orchidaceae*) en forte expansion dans tous les types de peuplements (DUGUÉPÉROUX, 1999).

Valeurs patrimoniales et menaces

Richesse spécifique et intérêt patrimonial

Pour établir la valeur patrimoniale de communautés végétales, il faut considérer leur aire générale de répartition, les paramètres historiques, l'originalité écologique, la richesse et la diversité (spécifique et fonctionnelle), la présence d'espèces rares ou endémiques, et aussi leurs rôles écologiques (IZCO, 1998).

Les boisements de pin sylvestre sont généralement dépréciés en raison d'une biodiversité considérée comme réduite. Pourtant, sur des placettes de 20m², DUGUÉPÉROUX (1999) a montré que la diminution de la richesse spécifique totale dans les pineraies causse-nardes ($x = 21,26 \pm 6,06$ espèces ; $n = 68$ quadrats) par rapport aux pelouses ($x = 25,93 \pm 6,23$ espèces ; $n = 57$ quadrats) n'est pas statistiquement significative. Une étude comparative de la richesse floristique de pineraies des Pyrénées orientales montre l'importance réduite des paramètres dendrométriques comme facteurs prédictifs de cette richesse (PAUSAS, 1994). Au contraire, la teneur en nutriments des sols, l'intensité des radiations solaires et l'humidité au sol constituent les paramètres majeurs déterminant les différences de richesse totale ; cette dernière est la plus élevée pour les peuplements sur calcaires, en exposition nord et situés à basse altitude (PAUSAS & CARRERAS, 1995). Il s'avère pourtant difficile de comparer la richesse floristique des diverses pineraies méditerranéennes car soit la surface des relevés phytosociologiques n'est pas indiquée, soit la

maille d'échantillonnage varie d'un auteur à l'autre, interdisant de ce fait les comparaisons superficie-richesse spécifique. L'examen de quelques communautés d'Espagne et de France montre cependant que cette richesse peut varier de façon significative (Cf. Tab. IV).

Le faible nombre d'espèces à valeur patrimoniale (espèces endémiques, rares, et/ou protégées) dans les pineraies est aussi souvent évoqué par les gestionnaires. S'il est vrai que les pinèdes de substitution et certains peuplements mésophiles possèdent un intérêt patrimonial modeste, plusieurs groupements permanents, notamment ceux des crêtes des montagnes ibériques, en mosaïque avec divers matorrals et pelouses xériques, ont une originalité biologique majeure. En France (Cf. Tab. V), la pineraie acidophile des préalpes d'Annot, caractérisée par la centaurée couchée de Jordan, endémique très localisée, mérite d'être mise en exergue (LEJOLY, 1976a), au même titre que les pineraies mésophiles des préalpes de Grasse qui possèdent un cortège floristique assez riche en espèces rares (*Orchis spitzelii*, *Corallorrhiza trifida*, *Paeonia officinalis* subsp. *huthii*). Mais la maturation des pinèdes modifie les conditions microclimatiques qui deviennent défavorables aux végétaux méditerranéens, et plusieurs espèces

rare des pelouses et pineraies ouvertes sont localement menacées comme les endémiques caussenards *Aster alpinus* subsp. *cebennensis*, *Festuca auquieri*, *Teucrium rouyanum*, *Ophrys aymonii* et *Euphorbia duvalii* (DUGUÉPÉROUX, 1999). La richesse en végétaux rares du groupement rupicole dolomitique des gorges du Tarn, où le pin sylvestre côtoie *Cypripedium calceolus*, *Gentiana clusii* subsp. *costei*, *Pinguicula longifolia* subsp. *caussenensis* (QUÉZEL & BARBERO, 1988) s'explique ainsi, en partie, par le passage d'un incendie, il y a une trentaine d'années (P. QUÉZEL, comm. pers.).

Sur le plan faunistique, les pineraies n'abritent qu'une avifaune et une mammalofaune d'intérêt patrimonial relativement modeste. Cependant, une étude dans le Diois (LEBRETON & CHOISY, 1991) montre que les formations de pin sylvestre, plus hétérogènes, possèdent 12% d'oiseaux en plus que des boisements plantés de pin noir d'Autriche, en conditions écologiques similaires. L'entomofaune des forêts de pin sylvestre comporte peu d'éléments caractéristiques, et les coléoptères présents sont surtout des polyphages ubiquistes (P. PONEL, comm. pers.) Le pin sylvestre constitue toutefois la plante-hôte du remarquable papillon Isabelle (*Graëllsia isabellae* Graëlls) endémique de certaines forêts d'Espagne (subsp. *para-*

disea Marten des Pyrénées orientales et de Catalogne ; subsp. *roncalensis* Bustillo des Pyrénées centrales et occidentales) et des Alpes du Sud (subsp. *galliaegloria* Ch. Oberthür).

Menaces

Les menaces sur les forêts méditerranéennes de pin sylvestre tiennent à plusieurs causes : pollutions génétiques, incendies, déboisements et anthropisation, et pressions parasitaires.

Le pin sylvestre a été fréquemment utilisé comme essence de reboisement, et en Espagne, par exemple, plus de 175000 ha ont été plantés avec ce résineux (CEBALLOS-FERNANDEZ, 1966). Ces reboisements massifs engendrent très vraisemblablement des pollutions génétiques (introgressions) importantes entre les souches locales et les individus de provenances multiples, souvent inconnues et non contrôlées. Les problèmes les plus préoccupants se posent quand il y a reboisements au sein de populations hautement relictuelles et isolées. C'est le cas en particulier de la sous-espèce *nevadensis* qui ne comporte plus que quelques populations naturelles, à la merci des 20000 ha reboisés en Andalousie depuis les années 1920 avec diverses variétés de pin sylvestre (LOSA *et al.*, 1986). D'autres problèmes d'hybridation peuvent se poser quand il y a des

Type de pineraie sylvestre	Caractéristiques écologiques et répartition	Richesse sur 100 m ²	Références
Bois de pin sylvestre et de chêne pubescent (<i>Buxo-Quercetum pubescentis</i> Br.-Bl. 1932 <i>pinetosum sylvestris</i> Vanden Berghen 1963)	Supraméditerranéen, sur calcaires plus ou moins dolomitiques, exp. N-NNE, 400-1200 m	40,5 esp. +/- 9,5 nbr relevés = 6	Bonin <i>et al.</i> (1983) Médail (ined.)
Pineraie catalane calcaricole (<i>Primulo columnae-Pinetum sylvestris</i> Molero & Vigo)	Montagnard-Méditerranéen, sur calcaires ou calschistes ; Catalogne : Sierra de Cadi	27,5 esp. +/- 5,9 nbr relevés = 12	Carreras <i>et al.</i> (1995)
Pineraie provençale à sous-bois de genévrier commun	Supraméditerranéen, sur calcaires plus ou moins dolomitiques, exp. N, 550-900 m	25, 6 esp. +/- 6 nbr relevés = 7	Molinier (1958)
Pineraie à <i>P. sylvestris</i> var. <i>iberica</i> du secteur Guadarramico (<i>Junipero nanae-Cytisetum oromediterranei pinetosum sylvestris</i> Rivas-Martinez 1964)	Montagnard-Méditerranéen, exp. Sud et Est, entre 1700-1980 m, étages sub-humide à humide ; Sistema Central : Sierra de Guadarrama	11, 1 esp. +/- 5,6 nbr relevés = 8	Rivas-Martinez <i>et al.</i> (1987b)

Tab. IV : Richesse floristique (phanérogames et ptéridophytes) sur 100 m² de quelques pineraies sylvestres de Méditerranée

mélanges entre *Pinus sylvestris* et *P. mugo*, *P. nigra* ou *P. uncinata*. THINON (1978) signale par exemple que les forestiers ont introduit, avec succès, au Ventoux l'hybride entre le pin sylvestre et le pin à crochets et celui-ci peut concurrencer efficacement les individus indigènes de ces deux pins.

Les incendies semblent affecter de plus en plus les pineraies sylvestres méditerranéennes, et de nombreux boisements de Haute-Provence, des Alpes maritimes et des Cévennes ont été détruits par le feu ces dernières années. La densification des sous-bois,

l'homogénéisation et la connectivité spatiale accrue des peuplements favorisent la progression des incendies ; mais peut-être faut-il déjà aussi y voir une des conséquences du réchauffement climatique en cours...

Les pineraies relictuelles peuvent être menacées par des opérations sylvicoles qui fragmentent les peuplements. Dans le Sistema Ibérico, RIVAS-MARTINEZ *et al.* (1987a) signalent les sévères impacts anthropiques touchant la pineraie à genévrier nain et myrtille ; cette formation très riche en végétaux endémiques orophiles, mais dotée de capacités de résilience

réduites, est fragmentée par la création de multiples routes forestières et de pistes de ski, et désorganisée par l'utilisation abusive du feu pour favoriser les pâtures.

Certains animaux ou parasites végétaux peuvent causer des problèmes phytosanitaires localement sévères, comme dans les Alpes du Sud où 8400 ha de pineraies sont dépérissantes et 15100 ha affaiblis par le gui (SARDIN, 1997). Les attaques de scolytes comme l'acumin (*Ips acuminatus*) et le sténographe (*Ips sexdentatus*) engendrent aussi des dépérissements notables en Provence (LIEUTIER *et al.*, 1988).

Taxons	Nom vernaculaire	Protection	Situation écologique
Androsace chaixii Gren. & Godron	Androsace de Chaix	-	Pineraies claires, pré-bois, lisières et clairières
Aquilegia bertolonii Schott	Ancolie de Bertoloni	Nationale et Directive Habitats	Pelouses rocailleuses, en clairières
Centaurea balbisiana Soldano subsp. aemilii (Briq.) Kerguélen	Centaurée couchée d'Emilie	Régionale PACA	Pineraie calcicole rocailleuse du supra-méditerranéen
Centaurea balbisiana Soldano subsp. verguinii (Briq. & Cavillier) Kerguélen	Centaurée couchée de Verguin	Régionale PACA	Pineraie claire silicicole (grès d'Annot) rocailleuse du supra- et montagnard-méditerranéen
Centaurea balbisiana Soldano subsp. jordaniana (Gren. & Godron) Kerguélen	Centaurée couchée de Jordan	Régionale PACA	Pineraie claire rocailleuse, entre 800 et 1200 m
Dictamnus albus L.	Fraxinelle	Régionale PACA	Taillis et lisières des pineraies supra-méditerranéennes
Epipogium aphyllum Swartz	Epipogon sans feuille	Nationale	Sous-bois moussus et humides
Erica carnea L. subsp. carnea	Bruyère blanc rosé	Régionale PACA	Pineraies claires d'ubac, entre 950 et 2300 m
Gentiana ligustica R. de Vilmorin & Chopinet	Gentiane ligure	Nationale et Directive Habitats	Pré-bois, lisières et clairières
Gentiana lutea L.	Gentiane jaune	Directive Habitats	Pineraies claires, clairières
Geranium bohemicum L.	Géranium de Bohême	Régionale PACA	Pineraies incendiées ou déboisées récemment
Listera cordata (L.) R.Br.	Listère en forme coeur	Régionale PACA	Pineraies humides et moussues d'ubac
Orchis spitzelii Sauter ex Koch	Orchis de Spitzel	Nationale	Pineraies mésophiles, lisières
Paeonia officinalis L. subsp. huthii Soldano	Pivoine officinale	Nationale	Pineraies claires et pré-bois du supra- et montagnard-méditerranéen
Potentilla alba L.	Potentille blanche	Régionale PACA	Pineraies claires du supra- et montagnard-méditerranéen
Pulsatilla halleri (All.) Willd.	Pulsatille de Haller	Nationale	Sous-bois clairs, entre 1000 et 2500 m
Seleginella helvetica (L.) Spring	Sélaginelle de Suisse	Régionale PACA	Rochers humides des sous-bois de moyenne montagne
Veratrum nigrum L.	Verâtre noir	Nationale	Sous-bois rocailleux, entre 1000 et 1800 m
Viola jordanii Hanry	Violette de Jordan	Régionale PACA	Bois clairs, taillis, pré-bois

Tab. V : Végétaux vasculaires d'intérêt patrimonial présents dans les forêts de pin sylvestre de Provence et des Alpes maritimes (d'après Salanon & Kulesza, 1998, complété).

Quelles gestions des pineraies sylvestres dans un environnement changeant ?

Gérer la diversité des pineraies méditerranéennes dans l'espace et dans le temps nécessite de distinguer grossièrement trois cas de figures :

- dans le cas de pineraies de substitution ou en forte expansion, il faut soit favoriser le développement des chênes, hêtres et des autres essences caducifoliées de sous-bois soit, au contraire, maintenir les milieux les plus ouverts possibles grâce à une gestion sylvopastorale adaptée ou à des coupes de semenciers ;

- dans le cas des pineraies relictuelles de la péninsule ibérique et de basse Provence, il faut mettre en place une conduite sylvicole assurant la régénération du pin sylvestre : soit par une gestion tournante en créant des fenêtres de régénération par le biais de trouées - ce qui permettrait de mimer la dynamique sylvicole naturelle - soit en réalisant de petites coupes d'ensemencement en plein ;

- quant aux groupements rupicoles permanents, à dynamique très lente, aucune intervention sylvicole ne doit être conduite.

Les peuplements indigènes méridionaux méritent une délimitation spatiale précise et une prise en compte de leurs possibles originalités génétiques afin de maintenir ce pool génique. Par rapport aux pins noirs, *Pinus sylvestris* a été moins utilisé dans les reboisements, mais si l'on veut planter ce dernier, il convient de bien identifier les provenances et d'empêcher les pollutions génétiques avec les éventuels individus autochtones. Une " distance de sécurité " d'au moins une dizaine de kilomètres entre zones reboisées et populations indigènes doit annihiler la majorité des flux polliniques et de graines entre les individus de pins.

Prévoir l'emprise future des accrues de pin sylvestre n'est pas tâche facile car les données biologiques sur les processus de dissémination de l'espèce sont encore peu connus en région méditerranéenne (LEPART *et al.*, 2001). Des scénarios tangibles ne pourront être obtenus qu'en confrontant observations et expérimentations in situ, combinées à des modélisations intégrant :

- les paramètres biologiques-clés,
- les caractéristiques physiographiques,
- les types de communautés potentiellement colonisables,
- les modes d'usage des terres et les transformations socio-économiques,
- voire l'identité infraspécifique, car les différentes variétés ne se comporteront sans doute pas de la même façon.

Face aux changements climatiques prévus, il paraît assez malaisé de cerner l'évolution des pineraies méditerranéennes. Dès à présent, l'élévation des températures semble être en partie responsable de l'intensité accrue des incendies et de l'ampleur croissante des surfaces brûlées en région méditerranéenne (PINOL *et al.*, 1998). Il est probable que des conditions climatiques plus chaudes et plus sèches engendreront des feux plus fréquents et violents dans les pineraies

sylvestres, d'autant que cela ira de pair avec la diminution de l'hétérogénéité paysagère et l'augmentation de biomasse. La hausse du taux de CO₂ devrait généralement conduire, comme chez d'autres ligneux, à une hausse de la productivité du pin. En conditions expérimentales, l'irrigation et le doublement du CO₂ (700 ppm) engendrent effectivement un effet positif sur la hauteur et le diamètre des tiges, et un gain en croissance de l'ordre de 60% pour des plantules de pin sylvestre, tandis que l'ozone entraîne une diminution de biomasse de 15% (BROADMEADOW & JACKSON, 2000). Cependant, dans l'hypothèse d'un réchauffement de 2-3°C sans modification des précipitations, les réserves hydriques diminueraient par réduction de l'évapotranspiration, ce qui affecterait principalement les populations méditerranéennes les plus méridionales en freinant la croissance et en allongeant la dormance estivale. La modélisation réalisée par KELLER *et al.* (1997) montre clairement que, parmi les diverses pineraies sylvestres étudiées, seule la population très méridionale du massif de l'Etoile, en situation limite sur le plan écologique, serait significativement affectée : un doublement du taux de CO₂ réduirait dans ce cas de moitié la croissance radiale du pin. En contrepartie, le CO₂ a une action positive en réduisant la conductivité stomatique, ce qui accroît les potentialités de l'arbre à survivre en condi-

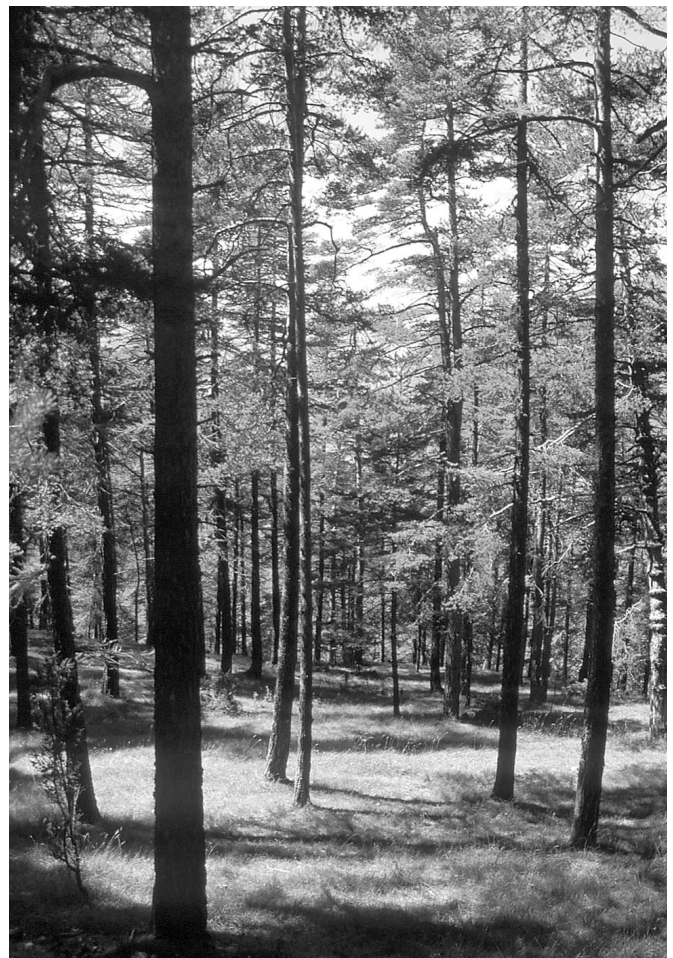


Photo 2 : *Pinus sylvestris* et *Larix decidua*. Vallée de Susa - Madonna di Cotelivier - Italie

Photo F.M.

tions de sécheresse accrues (BROADMEADOW & JACKSON, 2000). Les modélisations ou expérimentations ex situ fournissent néanmoins des résultats encore trop simplistes pour fournir des indications dynamiques tangibles à l'échelle des communautés. L'idéal serait de mettre en place un réseau de placettes témoins dans les divers types de pineraies, en suivant particulièrement les peuplements marginaux de basse Provence, c'est-à-dire ceux sur lesquels les changements climatiques doivent avoir le plus d'impact.

Conclusion

Essence le plus souvent décriée par les gestionnaires et les protecteurs de la nature, le pin sylvestre de Méditerranée mérite une perception moins négative, car il a naturellement sa place dans la dynamique des systèmes écologiques. En effet, il joue un rôle important en favorisant l'implantation des essences caducifoliées et des sclérophylles, et en fixant efficacement les sols dans les forêts de protection des montagnes sub-méditerranéennes. Néanmoins, son expansion sur les territoires en déprise mérite d'être contrôlée, car il est l'acteur principal

de l'homogénéisation des paysages de moyenne montagne méditerranéenne, et de la diminution spatiale des pelouses. Le développement du sylvo-pastoralisme constitue vraisemblablement le meilleur outil pour gérer les mosaïques paysagères, indispensables à la conservation de la biodiversité méditerranéenne.

Cette synthèse met en exergue l'originalité écologique et fonctionnelle (taux de prédation accrus, dispersion réduite des graines) de ces pineraies méditerranéennes, soumises à des conditions de stress importantes et souvent situées aux limites des exigences stationnelles requises par l'espèce. La diversité génétique élevée et l'expression d'allèles rares propres à certaines populations méditerranéennes confèrent à ces peuplements un intérêt certain dans le cadre de la conservation des ressources sylvigénétiques. Mais, hormis pour les peuplements ibériques, il existe un manque criant d'études critiques d'ensemble portant sur la biologie des populations, l'écologie des communautés et même la typologie des pineraies sylvestres, maillon pourtant indispensable dans la mise en place d'une gestion cohérente et durable de ces forêts.

Remerciements

Grâce à ses précieuses indications et sa relecture du manuscrit, le Professeur Pierre Quézel a contribué à l'amélioration de ce travail. Merci également aux Drs Valérie Andrieu-Ponel, Michel Thinon, et Michel Gruber qui nous ont communiqué divers travaux et éclairci plusieurs questions relatives, respectivement, à la signification palynologique et pédoanthracologique du pin sylvestre en Provence, et à la situation écologique des pineraies pyrénéennes.

F.M.



Photo 3 : Colonisation par Pinus sylvestris - Dollines de Margès (Var)

Photo F.M.

Bibliographie

- AKMAN Y., BARBERO M. & QUEZEL P. 1979. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne. *Phytocoenologia*, 5 : 277-346.
- AKMAN Y., YURDAKULOL E. & DEMIRÖRS M. 1983. The vegetation of the Ilgaz mountains. *Ecol. Medit.*, 9 : 135-165.
- ANDRIEU-PONEL V., PONEL P., JULL A.J.T., BEAULIEU DE J.L., BRUNETON H. & LEVEAU P. 2000. Towards the reconstruction of the Holocene vegetation history of Lower Provence: two new pollen profiles from Marais des Baux. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 9 : 71-84.
- ARBEZ M. 1987. Les ressources génétiques forestières en France. Tome 1 : les conifères. INRA & BRG, Paris : 169 p.
- BANNES-PUYGIRON DE G. 1933. Le Valentin méridional, esquisse phytosociologique. Communication SIGMA, n°19, Montpellier : 200 p.
- BARBERO M. 1979. Les remontées méditerranéennes sur le versant italien des Alpes. *Ecol. Medit.*, 4 : 109-132.
- BARBERO M. & QUEZEL P. 1975. Végétation culminale du mont Ventoux ; sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecol. Medit.*, 1 : 3-33.
- BARBERO M. & QUEZEL P. 1989. Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bull. Ecol.*, 20 : 7-14.
- BARBERO M. & QUEZEL P. 1990. La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bull. Soc. linn. Provence*, 41 : 77-88.
- BARBERO M., BONO P.G., OZENDA P. & MONDINO G.P. 1973. Carte écologique des Alpes au 1/100000°. Nice-Menton (R 21) et Viève-Cuneo (R 20). *Doc. Cart. écol.*, 12 : 49-76 + 2 cartes h.-t.
- BARBERO M., LOISEL R., QUEZEL P., RICHARDSON D.M. & ROMANE F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In : Richardson D.M. (ed.). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 153-170.
- BAZILE E., BAZILE F. & VERNET J.L. 1977. Une flore associée à Picea abies dans les tufs calcaires pléistocènes des Grands Causses. *C.R. Acad. Sci Paris, série D*, 284 : 2211-2214.
- BEAULIEU DE J.L. 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse de Doctorat es Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 358 p. + annexes.
- BEAULIEU DE J.L. & REILLE M. 1983. Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pélleautier et Siguret (Hautes-Alpes, France). I. Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques. *Ecol. Medit.*, 9 : 19-36.
- BONIN G., GAMISANS J. & GRUBER M. 1983. Etude des successions dynamiques de la végétation du massif de la Sainte-Baume (Provence). *Ecol. Medit.*, 9 : 129-171.
- BOTTEMA S. 1986. Late Quaternary and modern distribution of forest and some tree taxa in Turkey. *Proceed. Royal Soc. Edinburgh*, 89B : 103-111.
- BROADMEADOW M.S.J. & JACKSON S.B. 2000. Growth responses of *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior* and *Pinus sylvestris* to elevated carbon dioxide, ozone and water supply. *New Phytol.*, 146 : 437-451.
- CARRERAS J., CARRILLO E., FONT X., NINOT J.M., SORIANO I. & VIGO J. 1995. La vegetación de las sierras prepirenaicas situadas entre los ríos Segre y Llobregat. I. Comunidades forestales (bosques, mantos marginames y orlas herbáceas). *Ecol. Medit.*, 21 : 21-73.
- CASTRO J., GOMEZ J.M., GARCIA D., ZAMORA R. & HODAR J.A. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecol.*, 145 : 115-123.
- CEBALLOS-FERNANDEZ D.L. 1966. Mapa forestal de España. Ministerio de Agricultura, Madrid : 50 p. + 20 cartes h.-t.
- CHANNELL R. & LOMOLINO M.V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, 403 : 84-86.
- CHARPIN A. & SALANON R. 1972. L'aire de répartition de la bruyère des neiges (*Erica herbacea* L. = *E. carnea* L.) dans la partie française de l'arc alpin. *Candollea*, 27 : 229-247.
- CLARK J.S., FASTIE C., HURTT G., JACKSON S.T., JOHNSON C., KING G.A., LEWIS M., LYNCH J., PACALA S., PRENTICE C., SCUPP E.W., WEBB III T. & WYCKOFF P. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration. Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, 48 : 13-24.
- DOLLING A.H.U. 1996. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedling establishment. *Forest Ecol. Manag.*, 88 : 227-235.
- DUGUEPEROUX F. 1999. Dynamique des pins sur les Causses : conséquences pour la diversité de la flore. Mémoire de D.E.A. "Biosciences de l'environnement et santé", Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 39 p. + annexes.
- FOLCH I GUILLEN R. 1986. La vegetació dels Països Catalans. Institutio Catalana d'Historia Natural, mem. 10. Ketres, Barcelona : 541 p. + 1 carte h.-t.
- GAMISANS J. & GRUBER M. 1980. A propos de certains peuplements forestiers de la Drôme. *Ecol. Medit.*, 5 : 83-112.
- GAMISANS J. & HEBRARD J.P. 1980. A propos de la végétation des forêts en Grèce du nord-est (Macédoine orientale et Thrace occidentale). *Doc. phytosociol.*, nouv. ser., 5 : 243-289 + 3 tabl. h.-t.
- GAUSSEN H. 1960. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Chapitre XI. Généralités, genre *Pinus*. Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse, Faculté des Sciences, Toulouse : 272 p.
- GAUSSEN H., HEYWOOD V.H. & CHATTER A.O. 1993. *Pinus*. In : Tutin T.G. et al. (eds.), *Flora Europaea*, volume 1. 2^{ème} ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 40-44.
- GENOVA FUSTER M.M., GOMEZ MANZANEQUE F. & RAGATO POJARES P. 1992. Sobre los pinares relictos de la Sierra de Gredos (Avila). Actes del Simposi Internacional de Botanica Pius Font i Quer, 1988. Vol. II. Fanerogamia : 439-442.
- GISBERT J.M. 1981. Typologie des milieux terrestres en région méditerranéenne française : le cas des Alpes-Maritimes. Mémoire de D.E.A. "Ecologie méditerranéenne", Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 21 p. + annexes.
- GUITTET J. & LABERCHE J.C. 1974. L'implantation naturelle du pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. II. Démographie des graines et des plantules au voisinage des vieux arbres. *Oecol. Plant.*, 9 : 111-130.
- GUYOMARC'H P. 1981. Evolution de la végétation dans les ensembles rissiens supérieurs et post-rissiens de la grotte du Lazaret, Nice (Alpes-Maritimes). Etude méthodologique. Mémoire n° 11, Laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire, Paris : 151 p.
- HABROUK A., RETANA J. & ESPELTA J.M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecol.*, 145 : 91-99.
- HEWITT G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58 : 247-276.
- HEWITT G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, 68 : 87-112.
- IZCO J. 1998. Types of rarity of plant communities. *J. Veg. Sci.*, 9 : 641-646.
- KELLER T., GUIOT J. & TESSIER L. 1997. Climatic effect of atmospheric CO₂ doubling on radial tree growth in south eastern France. *J. Biogeogr.*, 24 : 857-864.

- KREMENETSKI C.V., KAM-BIU L. & MACDONALD G.M. 1998. The late Quaternary dynamics of pines in northern Asia. In : Richardson D.M. (ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 95-106.
- LAVAGNE A. & MOUTTE P. 1980. Commentaires de la carte phytosociologique de Draguignan au 1/100000^{ème}. Rev. Biol. Ecol. médit., 7 : 265-312 +1 carte h.t.
- LEBRETON P. & CHOISY J.P. 1991. Avifaune et altérations forestières. III. Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions *Quercus/Pinus* en milieu subméditerranéen. Ecologie, 22 : 213-220.
- LEBRETON P., LARACINE-PITTET C., BAYET C. & LAURANSON J. 1990. Variabilité polyphénolique et systématique du pin sylvestre *Pinus sylvestris* L. Ann. Sci. For., 47 : 117-130.
- LEDIG F.T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. In: Richardson D.M. (ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 251-280.
- LEJOLY J. 1976a. Recherches écologiques en Provence et dans les Alpes maritimes. Contribution n° 2. Les pinèdes montagnardes à *Pinus sylvestris* sur grès d'Annot. Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, 109 : 117-131.
- LEJOLY J. 1976b. Recherches écologiques en Provence et dans les Alpes maritimes. Contribution n° 3. Les pinèdes montagnardes calcicoles à *Pinus sylvestris*. Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, 109 : 133-154.
- LEPART J., MARTIN A., MARTY P. & DEBAIN S. 2001. La progression des pins sur les Causses : un phénomène difficilement contrôlable. Forêt médit., 22 : sous presse.
- LIEUTIER F., FAURE T. & GARCIA J. 1988. Les attaques de scolytes et le dépérissement du pin sylvestre dans la région Provence-Côte d'Azur. Rev. For. Fr., 3.
- LOIR E. 1940. L'industrie de la résine dans les Causses à l'époque gallo-romaine. Bailly & Wettstein, Nancy : 172 p.
- LOSA J.M., MOLERO J. & CASARES M. 1986. El paisaje vegetal de Sierra Nevada. La cuenca alta del río Genil, Granada. Servicio de Publicaciones, Universidad de Granada : 288 p.
- MIRAMONT C. 1998. Morphogenèse, activité érosive et détritisme alluvial holocènes dans le bassin de la Moyenne Durance. Thèse de Doctorat en Géographie, Université d'Aix-Marseille I, Aix-en-Provence : 287 p.
- MIRAMONT C. 2000. Evolution temporelle de la dynamique érosive et sédimentaire dans les Alpes du Sud : l'exemple des bassins de "terres noires" et de la Durance. Forêt médit., 21 : 195-201.
- MIROV N.T. 1967. The genus *Pinus*. The Ronald Press, New York : 602 p.
- MOLINIER Re. 1934. Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, 27, mém. 1 : 1-274 + 4 pl. h.-t.
- MOLINIER Re. 1958. Le massif de la Sainte-Baume. Considérations d'ensemble d'après la nouvelle carte au 1/20000^{ème}. Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, 18 : 45-104 + 1 carte, 2 tabl. h.-t.
- NUÑEZ M.R. & CALVO L. 2000. Effects of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. Forest Ecol. Manag., 131 : 183-190.
- NYSTRAND O. & GRANSTRÖM A. 2000. Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedlings in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging. J. Appl. Ecol., 37 : 449-463.
- ONORATINI G., DEFLEUR A., THINON M. & FONTUGNE M. 1993. Industrie, environnement et datation du Bouvérien final du site de Colle Rousse (Le Muy, Var). C. R. Acad. Sci. Paris, 317, Série II : 267-272.
- OZENDA P. 1966. Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. Doc. Carte Vég. Alpes, 4 : 1-198.
- OZENDA P. 1981. Végétation des Alpes sud-occidentales. Notice détaillée des feuilles 60 Gap, 61 Larche, 67 Nice, 75 Antibes. C.N.R.S., Paris : 258 p.
- PAUSAS J.G. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. J. Veg. Sci., 5 : 517-524.
- PAUSAS J.G. & CARRERAS J. 1995. The effect of bedrock type, temperature and moisture on species richness of Pyrenean Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests. Vegetatio, 116 : 85-92.
- PIÑOL J., TERRADAS J. & LLORET F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. Climatic Change, 38 : 345-357.
- PONS A. 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. Webbia, 38 : 427-434.
- PONS A. & REILLE M. 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. Paleogeogr., Paleoclimatol., Palaeoecol., 66 : 243-263.
- PRAVDIN L.F. 1969. Scots pine: variation, intraspecific taxonomy and selection. Academy of Sciences of the USSR. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem : 208 p.
- PRICE R.A., LISTON A. & STRAUSS S.H. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. In : Richardson D.M.(ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 49-68.
- QUEZEL P. 1976. Les forêts du pourtour méditerranéen. In : Forêts et maquis méditerranéens : écologie, conservation et aménagements. Note Techn. M.A.B., 2, UNESCO, Paris : 9-33.
- QUEZEL P. & BARBERO M. 1988. Signification phytocéologique et phytosociologique des peuplements naturels de pin de Salzmann en France. Ecol. Médit., 14 : 41-63.
- QUEZEL P., BARBERO M. & AKMAN Y. 1980. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. Phytocoenologia, 8 : 365-519.
- REYES O. & CASAL M. 1995. Germination behaviour of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires. Ann. Sci. For., 52 : 385-392.
- RICHARDSON D.M. (ed.) 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : xvii + 527 p.
- RIVAS-MARTINEZ S., NAVARRO G., MENDIOLA A. & TARAZONA T. 1987a. Los enebrales rastreros oromediterráneos del sector Ibérico-Soriano. Lazaroa, 7 : 535-547.
- RIVAS-MARTINEZ S., BELMONTE D., CANTO P., FERNANDEZ-GONZALEZ F., DE LA FUENTE V., MORENO J.M., SANCHEZ-MATA D. & SANCHO L.G. 1987b. Piornales, enebrales y pinares oromediterráneos (*Pino-Cytision* oromediterranei) en el Sistema Central. Lazaroa, 7 : 93-124.
- SALANON R. & KULESZA V. 1998. Mémento de la flore protégée des Alpes-Maritimes. Office National des Forêts des Alpes-Maritimes, Nice : XI + 284 p.
- SARDIN T. 1997. La sylviculture des boisements de protection, la problématique de leur renouvellement. Forêt médit., 18 : 232-237.
- SARVAS R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*. Comm. Inst. Forest. Fenniae, 53 : 1-198.
- SERRE-BACHET F. 1982. Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de La Gardiole près de Rians (Var, France). Ecol. Médit., 8 : 167-183.
- SINCLAIR W.T., MORMAN J.D. & ENNOS R.A. 1999. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. Molecular Ecol., 8 : 83-88.
- SORANZO N., ALIA R., PROVANS J. & POWELL W. 2000. Patterns of variation at the mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* population. Molecular Ecol., 9 : 1205-1211.

- THIEBAULT S. 1997. Early-Holocene vegetation and the human impact in central Provence (Var, France) : charcoal analysis of the Baume de Fontbrégoua. *The Holocene*, 7 : 343-349.
- STASZKIEWICZ J. 1970. History from the Tertiary to the Holocene. In : Scots Pine – *Pinus sylvestris* L. Nasze Drzewa Lesna, Monografie Popularnonau Kowe, 1: 7-25.
- THINON M. 1978. Quelques aspects floristiques et pédologiques de l'incidence écologique des reboisements du mont Ventoux. In : P. du Merle (coord.). *Le massif du Ventoux, Vaucluse. Eléments d'une synthèse écologique. La Terre et la Vie*, suppl. 1 : 67-109.
- TRIAT-LAVAL H. 1978. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse de Doctorat es Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 343 p.
- TRIAT-LAVAL H. 1979. Histoire de la forêt provençale depuis 15000 ans d'après l'analyse pollinique. *Forêt médit.*, 1: 19-24.
- VANDEN BERGHEN C. 1963. Etudes sur la végétation des Grands Causses du Massif Central de France. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 1 : 1-285.
- VIDAKOVIC M. 1991. Conifers, morphology and variation. *Graficki Zavod Hrvatske, Zagreb* : 756 p.
- VERNET J.L. 1975. Les charbons de bois des niveaux mindéliens de Terra-Amata (Nice, Alpes-Maritimes). *C.R. Acad. Sci. Paris, série D*, 280 : 1535-1537.
- VERNET J.L. 1997. *L'homme et la forêt méditerranéenne de la Préhistoire à nos jours*. Editions Errance, Paris : 248 p.
- VIGO J. 1979. Les forêts de conifères des Pyrénées catalanes : essai de révision phytocénologique. *Doc. Phytosociol., nouv. ser.*, 4 : 929-941.
- WILLIS K.J., BENNETT K.D. & BIRKS J.B. 1998. The late Quaternary dynamics of pines in Europe. In : Richardson D.M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 107-121.
- YOKOYAMA Y., SHEN G. & NGUYEN H.V. 1985. Dating of stalamic carbonates and bones of the Basura cave at Toirano (Liguria, Italy) by the U-Th and U-Pa methods using alpha and gamma-ray spectrometrics. *Rev. Etudes Ligures*, 51 : 373-377.



Photo 4 : Colonisation par *Pinus sylvestris* - Nord-Est de Banon

Photo F.M.



Photo 5 : Frédéric Médail lors de sa présentation aux Journées sur le pin sylvestre

Photo D.A.

Résumé

Ce travail a pour objectif de synthétiser une partie des informations disponibles concernant les forêts méditerranéennes de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en examinant : (i) l'origine et l'histoire de ce résineux, (ii) la variabilité et l'originalité des peuplements actuels, (iii) la situation écologique des pineraies méditerranéennes et leur dynamique en fonction du cycle de vie de l'espèce, (iv) la valeur patrimoniale de ces forêts, et (v) les opérations de gestion à favoriser. Le triple gradient latitudinal, longitudinal et altitudinal rend compte de l'extrême variabilité morphologique et génétique de ce taxon et de la grande diversité des habitats qu'il occupe. Nombre de ses populations méditerranéennes, souvent relictuelles, présentent de profondes originalités éco-physiologiques et génétiques qui confèrent à ces peuplements un intérêt certain dans le cadre de la conservation des ressources sylvigénétiques. Espèce plastique et pionnière, plutôt bien adaptée aux perturbations, le pin sylvestre est une essence expansionniste et les pineraies sylvestres progressent nettement dans les moyennes montagnes du nord-ouest méditerranéen, en raison de l'effondrement des pratiques agro-pastorales. Toutefois, l'étude synthétique des phases critiques du cycle vital du pin sylvestre montre, qu'en dépit d'une pollinisation anémophile et d'une production annuelle de graines très importante, certaines caractéristiques biologiques limitent en partie son expansion.

Summary

The biogeography, ecology and heritage value of the Scots pine (*P. sylvestris*) in the Mediterranean region

The work undertaken aimed to synthesize some of the information available on Scots pine (*P. sylvestris*) forests around the Mediterranean by examining : (i) the origins and history of this conifer; (ii) the variability and originality of present-day stands; (iii) the ecological situation of Mediterranean pine forests and their dynamics as a function of their life cycle; (iv) the value of these forests as heritage; (v) which management operations to favour. The threefold gradient of latitude, longitude and altitude accounts for the extreme morphological and genetic variability of this taxon and the great diversity of habitats it occupies. Many of the stands around the Mediterranean, often just relicts, show major eco-physiological and genetic originality which invest such stands with a definite interest as a genetic resource for forest tree species. As a species - flexible, a coloniser, on the whole well adapted to disturbances - it is expanding. The Scots pinewoods in the mid-altitude mountains of the north-western areas of the Mediterranean, especially, are spreading as a result of the collapse of agri-pastoral activity. Nevertheless, this synthetical study of the key stages in the life cycle of the Scots pine shows that, despite anemophilous pollination and very big yearly production of seed, certain of its biological characteristics do limit its extension to some degree.

Riassunto

Biogeografia, ecologia e valore patrimoniale delle foreste di pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) in regione mediterranea

Questo lavoro ha per obbiettivo di sintetizzare una parte delle informazioni disponibili per quanto riguarda le foreste mediterranee di pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) esaminando : (i) l'origine e la storia di questo resinoso, (ii) la variabilità e l'originalità dei popolamenti attuali, (iii) la situazione ecologica delle pinete mediterranee e la loro dinamica in funzione del ciclo di vita della specie, (iv) il valore patrimoniale di queste foreste, e (v) le operazioni di gestione a favorire. Il triplice gradiente latitudinale, longitudinale e altitudinale rende conto dell'estrema variabilità morfologica e genetica di questo tasso e della grande diversità degli habitat che occupa. Molte di queste popolazioni mediterranee spesso relictuale, presentano profonde originalità eco-fisiologiche e genetiche che conferino a questi popolamenti un interesse sicuro nel quadro della conservazione delle risorse silvigentiche. Specie plastica e pioniera, piuttosto bene adattata alle perturbazioni, il pino silvestre è un'essenza espansionistica e le pinete silvestre avanzano nettamente nelle montagne medie del nord-ovest mediterraneo, dato il crollo delle pratiche agro-pstorali. Tuttavia, lo studio sintetico delle fasi critiche del ciclo vitale del pino silvestre mostra che malgrado un'impollinazione anemofila e una produzione annuale di semi importantissima, certe caratteristiche biologiche limitano in parte la sua espansione.