



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Mémoire présenté pour obtenir le diplôme :

M2 Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et l'Environnement
Spécialité FGE : Fonctionnement et gestion des écosystèmes

**Contribution à l'évaluation de la diversité et du contrôle génétique de
la croissance et de la fructification chez les pins de types halepensis
(*Pinus brutia*-*Pinus halepensis*)**

Présenté par : Ghougali Fayssal

Soutenance le 6 septembre 2011

Année universitaire 2010-2011

Stage réalisé sous la direction de M. Christian Pichot

Unité d'Ecologie des forêts méditerranéennes, INRA Paca, Avignon (UR690)

Remerciements

Avant de développer ce rapport de stage, il apparaît important de commencer par des remerciements à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à l'élaboration de ce travail, et à ceux qui ont eu la gentillesse de faire de ce stage un moment très profitable.

Premièrement je remercie mon encadrant **Mr Christain Pichot** pour le soutien et l'encouragement qu'il m'a donnée au cours de cette période de stage, et pour toute l'aide et le savoir qu'il m'a transmis au cours de ce travail et le temps qu'il m'a consacré avec patience.

Aussi, je tiens également à exprimer toute ma gratitude à l'équipe de l'unité d'écologie des forêts méditerranéennes, INRA Paca, et surtout à l'équipe génétique et croissance pour leur soutien et leur accueil chaleureux. Aussi à **Deni Vauthier** pour toute l'aide et le suivi pour les manipulations de terrain.

Merci également à l'ensemble des enseignants de l'université de Nancy, qui continuent d'œuvrer pour la bonne formation des étudiants du Master Biologie et écologie pour la Forêt, Agronomie et Génie de l'environnement

Plan du rapport de stage

Avant propos.....	05
1. Introduction.....	06
2. Taxonomie, biologie et écologie du pin brutia et du pin d'Alep.....	07
2.1. Taxonomie et distribution.....	07
2.2. Biologie et écologie.....	07
2.3. Importance et utilisation.....	09
3. diversité génétique.....	10
3.1. Mesure de la variabilité génétique.....	10
3.2. Schémas géographiques de la diversité génétiques du Pin d'Alep et du P.brutia....	10
4. Présentation globale du projet.....	11
4.1. Origine et contexte.....	11
4.2. Essais comparatifs INRA.....	11
4.3. Mesures et observations.....	12
5. Essai de Saint Colombe de la Commanderie.....	13
5.1. Matériel et méthode.....	13
5.1.1. Matériel expérimental.....	13
5.1.2. Dispositif.....	13
5.1.2.1. Situation.....	14
5.1.2.2. Conditions écologiques.....	14
5.2. Méthodes d'analyses.....	14
5.2.1. Effet de terrain.....	14
5.2.2. Modèles statistiques.....	15
5.3. Résultats et discussion.....	15
5.3.1. Accroissement en hauteur.....	15
5.3.2. La fructification.....	16
6. Essai de Condillac.....	18
6.1. Matériel et méthode.....	18
6.1.1. Matériel expérimental.....	18
6.1.2. Dispositif.....	19
6.2. Analyses statistiques.....	20
6.2.1. Analyse des variables quantitatives et qualitatives.....	20
a. Effet de terrain.....	20
b. Modèle (Anova).....	20
c. Modèle génétique.....	20
6.3. Résultats et discussion.....	21
6.3.1. Effet de terrain.....	21
6.3.2. Accroissement en hauteur.....	21
6.3.2.1. En pépinière.....	21
6.3.2.2. En plantation forestiere.....	22
6.3.4. La fructification.....	24
6.3.5. Bilan de la plantation de Condillac.....	24
7. Conclusion et perspectives.....	25
8. Références bibliographiques.....	26

Liste des tableaux :

Tableau 1 : liste des 5 nouvelles plantations comparatives de *Pin brutia*

Tableau 2 : Matériel végétal testé dans la plantation comparative de pin de Ste Colombe. (En caractères gras, hybrides interspécifiques)

Tableau 3: Analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2004 et 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Intra-spé)

Tableau 4: Analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2004 et 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Inter-spé)

Tableau 5: Analyse de la production de cônes en 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Intra-spé)

Tableau 6: Analyse de la production de cônes en 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Inter-spé)

Tableau 7 : provenances et descendances de pin brutia collectées en Turquie pour les essais français et tunisiens

Tableau 8 : Analyse de variance de la hauteur des peuplements/descendances de pin brutia en pépinière

Tableau 9 : analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2006 et 2010 à Condillac

Liste des figures :

Figure 1 : aires de répartition de *Pinus halepensis* (vert) et *P. brutia* (bleu) (d'après Euforgen)

Figure 2 : Accroissement en hauteur entre 2004 et 2010 des descendances de demi- frères intra et inter-spécifiques de *Pinus halepensis* et de *P.brutia* testés à Saint Colombe

Figure 3 : Nombre moyen de cônes des descendances de demi- frères intra et inter-spécifiques de *Pinus halepensis* et de *P.brutia* testées à Saint Colombe

Figure 4 : Origine géographique des populations échantillonnées de *Pinus brutia*. Populations 1,2 et 4 : test de PEG ; populations 1,4 et 5 : test de pépinière et de terrain (2000)

Figure 5: carte des effets de terrains sur la hauteur totale mesurée 2010 à Condillac

Figure 6 : Croissance à un an des provenances descendances de pin brutia en pépinière

Figure 7 : Comparaison de la croissance et l'accroissement en hauteur pour les provenances descendances de pin brutia après 10 ans de plantation

Figure 8 : Distribution de la valeur de l'héritabilité estimée par le MCMCglm pour la hauteur à 10 ans

Avant-propos

Du 31 janvier au 31 juillet 2011, j'ai effectué un stage à l'INRA PACA (Avignon) au sein de l'équipe Biologie des Populations et Évolution de l'unité d'Écologie des forêts méditerranéennes (URFM), département Écologie des Forêts Prairies et Milieux Aquatiques de l'Inra. Cette Unité mène des recherches pluridisciplinaires en écologie pour une gestion durable des écosystèmes forestiers méditerranéens dans le contexte du changement global. La thématique de l'unité intègre trois thèmes de recherche :

- L'étude de la dynamique des forêts, de l'utilisation de l'eau et du bilan de carbone dans les forêts mélangées, hétérogènes en composition et en structure ;
- L'approche démo-génétique de la dynamique des populations à différentes échelles spatiales ;
- Une approche de l'écologie du feu basée sur la connaissance des mécanismes physiques du comportement et des impacts du feu.

Ce stage s'inscrit globalement dans le cadre des travaux de recherche sur l'évaluation et la valorisation des ressources génétiques forestières méditerranéennes par l'étude de la diversité génétique adaptative. Cet axe de recherche initié dans les années 1970 avec un objectif d'identification de variétés adaptées au reboisement, présente aujourd'hui un très fort intérêt dans le contexte du changement climatique.

L'URFM est impliquée dans plusieurs séries de plantations comparatives au niveau international installées dans le cadre de projets euro-méditerranéens ou FAO et dont l'objectif est de comparer la variabilité adaptative entre provenances et parfois descendances pour les principales espèces forestières.

Elle a notamment coordonné deux projets européens, MPCet FORADAPT, qui ont mené à l'installation de nouveaux essais comparatifs et à la création d'une base de données accessible par internet. L'URFM participe activement aux réseaux de l'IUFRO, du programme EUFORGEN de l'IPGRI (European Forest Genetic Ressources Programme) et de la FAO (Silva Mediterranea). Plus récemment l'URFM s'est fortement engagée dans le projet « inventaire et synthèse des plantations comparatives de conifères en Méditerranée » et gère la base de données 'ForSilvaMed' (<http://www.avignon.inra.fr/ForSilvaMed>).

Le travail qui m'a été confié contribue au bilan des plantations comparatives de provenances et descendances des pins de type halepensis (*Pinus halepensis* Mill (pin d'Alep) et *P. brutia* Ten) installées par l'INRA depuis 30 ans.

Il fournit les premiers résultats sur les essais français de descendances de pin d'Alep et brutia. Les caractères étudiés permettent d'évaluer l'adaptation de ces espèces : survie, croissance, fructification. Il contribue à alimenter la synthèse internationale et à maintenir des collaborations précieuses avec les différents scientifiques des instituts de recherche du bassin méditerranéen.

La présentation de l'étude expérimentale est précédée d'une introduction bibliographique sur les 2 espèces et sur la notion de diversité de génétique.

1. Introduction

La région méditerranéenne est connue par son climat spécifique qui contribue dans la plupart des cas à des contraintes d'adaptation. La pluviométrie estivale est très faibles et nulle dans certains cas, les températures sont élevées et provoquent un stress hydrique conduisant les plantes à se mettre en stratégie de tolérance ou d'évitement par opposition, l'hiver est plus ou moins froid suivant les régions. Ce type de climat, et ses conséquences écologiques, domine la région méditerranéennes depuis plus de 2,8 millions d'années (**Blondel & Aronson 1999**).

Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill) et le pin brutia (*P. brutia* Ten) constituent les deux espèces les plus importantes dans le bassin méditerranéen par rapport à leurs intérêts et leurs rôles écologiques et économiques. Ils couvrent environ 7 millions d'hectares. Ce sont deux espèces très bien adaptées aux facteurs abiotiques de la zone méditerranéenne, qui exercent une forte influence sur la composition et la structure des écosystèmes.

La diversité génétique joue un rôle primordial dans l'évolution des essences forestières. Elle a permis aux arbres et aux forêts de s'adapter, depuis des millénaires, aux changements et aux conditions défavorables, accumulant un stock unique et irremplaçable de ressources génétiques.

La diversité génétique présente une grande ampleur, aussi bien d'une région à l'autre, qu'à l'intérieur d'une même région, ou bien à l'intérieur d'une même forêt ou d'un même peuplement. La grande variabilité génétique et / ou la plasticité phénotypique des pins méditerranéens expliquent leur forte capacité de colonisation et le rôle central qu'ils jouent dans la dynamique de la végétation dans la région méditerranéenne (**Barbero et al. 1998**).

Le pin brutia (*Pinus brutia* Ten. subsp ou *P. brutia. brutia*) est naturellement distribué principalement dans la région méditerranéenne et égéenne de la Turquie, et c'est une espèce de grande importance économique. L'espèce fournit des ressources en bois et en agrément. Elle est utilisée largement dans les programmes de boisement et de reboisement.

Le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) domine les écosystèmes forestiers dans les zones semi-arides du bassin méditerranéen. En plus de son aire de répartition naturelle, cette espèce a été largement utilisée dans les projets de boisement au cours du XXème siècle (**Maestre et al, 2002**)

Le *P.brutia* peut être utilisé dans un objectif de production. En France, sa zone de prédilection se situe dans l'étage méso-méditerranéen supérieur et supra-méditerranéen inférieur. Il est conseillé d'utiliser des provenances turques du Taurus (région de Mersin Adana Pos) qui combinent bonne rectitude du fût et résistance au froid.

Les plantations comparatives de provenances de pin d'Alep et de pin brutia installées par l'INRA dans le cadre de 2 campagnes (2 plantations en 1977-78 et 5 en 1995-96) ont fait l'objet de précédentes analyses. Dans mon stage de master 2, j'ai analysé les 2 plantations comparatives de descendance issues d'une part de pollinisation libre chez le pin brutia et d'autre part de croisements inter et intra spécifiques au sein des deux espèces.

2. Taxonomie, biologie et écologie du pin brutia et du pin d'Alep

2.1. Taxonomie et distribution

Pinus halepensis Mill. et *Pinus brutia* Ten. sont deux taxons très proches, précédemment inclus dans une section distincte ou dans la sous section *halepensis* (Price et al. 1998, López et al. 2002). Cependant, la classification récente de *Pinus* sous-genre (*Dyploxylon* ou pins «dure») a tendance à regrouper ces deux espèces avec *P. heldreichii*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *P. canariensis* et *P. roxburghii* dans la sous section de *Pinaster*, également appelée le groupe des pins méditerranéens (Gernandt et al. 2005 et 2008).

Pinus halepensis et *P. brutia* forment un groupe d'espèces apparentées qui peuvent se croiser (*brutia* en tant que femelle), mais occupent des aires géographiques et bioclimatiques déferentes (Figure 1).

P. halepensis Mill. occupe la zone la plus méridionale des pins méditerranéens (à l'exception de *P. Canariensis*) et il est très répandu dans la partie occidentale du bassin méditerranéen (allant de 45° à 31° N), y compris en Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Libye), au sud de la France, en Italie, Espagne, Grèce et Malte. Il est également présent dans les zones côtières de la Croatie et de l'Albanie. On trouve des populations naturelles et artificielles en Turquie, en Jordanie, Israël, Liban et Syrie (d'où le nom de pin d'Alep). La couverture forestière totale est estimée à environ 3,5 millions d'hectares.

L'aire naturelle de *Pinus brutia* Ten. est la Méditerranée orientale (allant de 44° à 35° N): Grèce, Chypre, Syrie, Liban. Il est particulièrement abondant dans la Turquie, ce qui justifie son nom commun anglais (Turkish red pine). Quelques petites populations peuvent être trouvées en Irak et en Iran. D'autres groupes taxonomiques sont présents en Ukraine (Crimée, *P. stanekewiczii* Sukaczew), autour de la mer Noire (Géorgie, Fédération de Russie, l'Ukraine, *P. pithyusa* Stevenson) et dans le Caucase (Azerbaïdjan, Géorgie, Iran, Turquie, *P. Eldarica* Medw.). La couverture forestière totale est estimée à plus de 4 millions d'hectares, dont 3,8 millions d'hectares en Turquie.

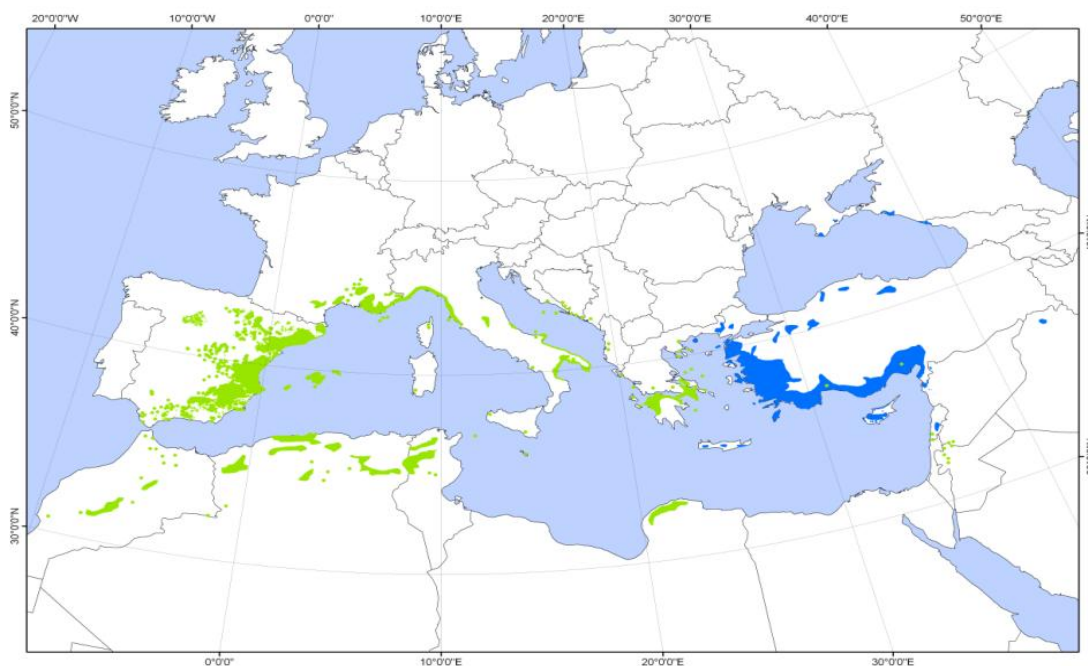


Figure 1 : aires de répartition de *Pinus halepensis* (vert) et *P. brutia* (bleu) (d'après Euforgen)

2.2. Biologie et écologie

Les forêts de Pin d'Alep et Pin brutia peuvent pousser sur tous les supports et presque tous les bioclimats de la région méditerranéenne. Ils peuvent être trouvés à des altitudes de 0 à 600 m dans le nord et de 0 à

1400 m dans le sud de la Méditerranée (thermo-et méso-méditerranéen). Localement, ils peuvent atteindre des altitudes plus élevées, par exemple, 2600 m pour *P. halepensis* dans le Haut Atlas du Maroc et de 1650 m pour *P. brutia* dans les monts Taurus en Turquie. À la limite supérieure de leur distribution, ils constituent souvent une étape de colonisation pré-forestière ou font partie d'une forêt de Pins et de chênes (**Fady et al, 2003**).

Pinus halepensis est une espèce thermophile, tolérante à la sécheresse, en fait il est probablement l'un des pins les plus tolérants aux températures et sècheresses élevées (**Magini 1955, Scarascia-Mugnozza 1986**).

Le développement optimal des forêts de *P. halepensis* a lieu à des précipitations annuelles de 350-700 mm, la moyenne des températures minimales est entre -2 et +10 ° C (bioclimats semi-arides et sub-humides). L'optimale de développement des forêts de *P. brutia* exige plus de pluies, mais accepte une large gamme de températures (moyennes absolues des températures minimales entre -5 et +10 ° C, sub-humides et bioclimats humides).

Le pin d'Alep est l'une des premières espèces utilisées pour le reboisement dans des conditions sèches. Le programme le plus emblématique est sans doute la «ceinture verte» dans le sud de l'Algérie, où 100.000 hectares ont été plantés de pins d'Alep il y a plus de 20 ans. Cependant, l'utilisation extensive du pin d'Alep pour le reboisement dans les sols fortement dégradés en Méditerranée occidentale a été l'objet de vives critiques par les écologistes et les environnementalistes pour diverses raisons; l'espèce a été mise en cause pour l'augmentation du risque d'incendie, la réduction de la biodiversité et la diminution des ressources en eau (**Bellot et al. 2004, Maestre et al. 2003**).

Le pin brutia est moins tolérant aux milieux secs, étant surpassé par la plupart des provenances de *P. halepensis* dans les sites secs, mais d'autre part, il est moins sensible au gel, donc mieux adapté aux zones continentales et aux altitudes élevées. *Pinus brutia* présente généralement une meilleure forme et il s'est également avéré être plus résistant à l'insecte *Notatus pissodes* (**Ducci et Guidi, 1998**).

Le Pin d'Alep est l'une des espèces de pins ayant une reproduction très précoce, il commence à produire des cônes femelles dès la troisième année (**Tapias et al. 2001, Tapias et al. 2004**). Par ailleurs, la fécondité très élevée des femelles assure le maintien précoce d'une banque de semences aérienne importante (jusqu'à un million de graines par ha; **Ne'eman et al 2004, Tapias et al 2001**).

Le Pin brutia est moins précoce et sérotineux, mais il est encore capable de maintenir une banque de semences aérienne variable. Les deux espèces commencent leur vie reproductive en tant que femelles, alors que les strobiles mâles apparaissent dans les branches inférieures ou secondaires lorsque la couronne atteint un certain niveau de complexité. (**Ne'eman et al. 2004, Shmida et al. 2000**).

Les cônes de *P. brutia* sont sessiles ou sub-sessiles, tandis que les cônes de *P. halepensis* ont un pétiole de 2-3 cm de long. Les graines de pin brutia ont une longueur comprise entre 6 et 9,5 mm, avec 15-20 mm d'aile, tandis que les graines de pin d'Alep sont de 5-6 mm de long avec une aile de 20 mm. Les graines de pin d'Alep sont les plus légères parmi les pins méditerranéens : entre 45.000 et 65.000 graines / kg, contre environ 20.000 graines / kg chez le pin brutia. Les aiguilles secondaires du pin brutia sont vert foncé, plus sombres, plus (10-16 cm) et plus épaisses (1,5 mm) que celles du pin d'Alep, et avec une masse significativement plus élevée de feuilles par unité de surface (**Fady et al. 2003, Pardos et al. 2009**). Les aiguilles primaires, très semblables chez les deux espèces, sont conservées plus longtemps

chez le pin d'Alep que chez le pin brutia. La formation plus précoce des aiguilles secondaires et des premiers bourgeons de pin brutia est l'un des traits les plus clairs différenciant les deux espèces dans les premiers stades de développement (Climent et al. 2010).

L'aspect et l'épaisseur de l'écorce est une autre différence essentielle entre les deux espèces. L'écorce du pin d'Alep est extrêmement mince ; gris argent à un jeune âge et qui devient gris cendre à des âges plus avancés, en revanche celle de *Pinus brutia* montre une couleur rougeâtre aux premiers âges.

2.3. Importance et utilisation

Le pin d'Alep et le pin brutia représentent la source unique ou principale de bois et de couverture forestière dans de nombreux pays méditerranéens. Économiquement, *P. brutia* est l'une des espèces de conifères les plus importantes de Turquie; *P. halepensis* est l'espèce forestière la plus importante d'Afrique du Nord, et a une grande importance écologique dans le sud de la France et l'Italie, surtout à l'interface ville-forêt. La productivité moyenne est d'environ 1-2 m³ ha⁻¹ an⁻¹ pour le pin d'Alep, et 2-3 m³ ha⁻¹ an⁻¹ pour le pin brutia. Le rendement maximal peut atteindre 12-15 m³ pour les deux espèces. Le bois de ces pins méditerranéens est utilisé à des fins multiples : construction, industrie, menuiserie, bois et pâte à papier. Les graines sont également utilisées pour la pâtisserie particulièrement en Tunisie.

3. Diversité génétique

Selon la F.A.O (1993), la diversité génétique désigne la variation des gènes et des génotypes entre espèces (diversité interspécifique) et au sein de chaque espèce (diversité intra spécifique). Elle correspond à la totalité de l'information génétique contenue dans les gènes. La diversité génétique joue un rôle essentiel dans la capacité des populations à faire face à des environnements changeants comme le changement climatique. Les populations individuelles peuvent être la source d'adaptations spécifiques tels que résistance aux maladies ou aux insectes, la tolérance à certaines conditions de sol. En effet, plus une population est variable génétiquement, plus elle est susceptible d'évoluer rapidement en s'adaptant aux nouvelles contraintes environnementales.

3.1. Mesure de la variabilité génétique

Dans notre travail la variabilité a été mesurée par l'analyse des phénotypes. Il s'agit souvent, dans ce cas, d'estimer la variabilité d'un caractère quantitatif en faisant un certain nombre d'hypothèses sur son déterminisme génétique.

Le phénotype (p) d'un individu peut s'exprimer, de façon théorique, par la somme d'une composante génétique (G) et d'une composante environnementale (E) :

$$P = G + E$$

La composante génétique comprend elle-même plusieurs effets (additifs, effets de dominance et d'épistatiques).

L'héritabilité au sens strict (h^2) exprime la proportion de variance phénotypique V_P expliquée par la variance génétique V_A : $h^2 = V_A / V_P$

3.2. Schémas géographiques de la diversité génétiques du pin d'Alep et du pin brutia

La variabilité génétique de *Pinus halepensis* a une structure géographique qui reflète les voies de migration depuis les refuges glaciaires (Gomez et al. 2005). Des résultats récents ont confirmé une forte perte de diversité génétique des populations grecques vers la partie occidentale de l'aire actuelle de l'espèce, ainsi que les signatures moléculaires des goulots d'étranglement intenses (Grivet et al. 2009). Les analyses génétiques sur *P. brutia* indiquent une haute différenciation entre les populations, mais sans structure géographique claire (Bucci et al. 1998).

Chez *P. brutia*, malgré son aire de répartition plus réduite, des différences entre les populations sur des gradients d'altitude ont été démontré expérimentalement pour les caractères adaptatifs(ex.: résistance différente au taux de froid et de développement (Isik 1986, Kaya et Isik 1997, Pichot et Vauthier 2007). En général les provenances d'altitude moyenne sont les plus performantes, tandis que les provenances de la périphérie de l'aire de répartition de l'espèce ou des populations isolées croissent généralement plus lentement. Toutefois, les caractéristiques géographiques de la diversité dans cette espèce sont aussi la conséquence de l'influence humaine et les incendies récurrents (Gülcü et Çelik 2009).

En général, une divergence adaptative entre les espèces et une différenciation entre les provenances a été prouvée par les différents réseaux d'essais et les recherches écophysiologiques à plus petite échelle (Grunwald et Schiller, 1988). Les résultats obtenus dans différents pays confirment que *Pinus halepensis* et *Pinus brutia* ont des optimums écologiques déferents (Bariteau 1992, Ducci et Guidi 1998, Boulli et al., 2001 Boulli et al., 2003).

4. Présentation globale du projet

4.1. Origine et contexte

Depuis la fin des années 1960 plusieurs séries de dispositifs, pour différentes espèces, ont été installées par différents organismes, de façon plus ou moins concertée au niveau international dans le cadre de projets euro-méditerranéens ou de la FAO. Ces expérimentations permettent de comparer plusieurs unités génétiques dans des milieux variés. Un projet « inventaire et synthèse des plantations comparatives de conifères en Méditerranée » a été initié au cours de la 18ème session du Comité Méditerranéen des Forêts-Silva Mediterranea à Rome (2 au 5 avril 2002). Les pays membres de Silva Mediterranea se sont engagés à faire le bilan des échanges de graines et des essais comparatifs de conifères.

En 2004 une action de coordination internationale a été lancée par l'INRA d'Avignon et financée par le Ministère français chargé de l'agriculture (Direction générale de la forêt et des affaires rurales) et la FAO (Food And Agriculture Organisation). Elle vise à terme à effectuer un bilan des réseaux expérimentaux mis en place et constituer une base de donnée internationale sur les plantations comparatives de conifères en méditerranée.

Les espèces visées à travers ces programmes sont principalement : les pins (Alep, brutia, pignon), les cèdres, les sapins, les cyprès.

4.2. Essais comparatifs de l'INRA

Des essais de plantations comparatives des Pins de la section Halepensis (Alep, brutia et eldarica) ont été installés par l'Inra d'Avignon depuis plusieurs années dans le sud de la France.

Les objectifs de ces tests étaient l'appréciation de la variabilité génétique et l'étude des paramètres génétiques des principales espèces forestières d'intérêt en France en vue de créer des variétés améliorées pour le reboisement.

1-Un essai comparatif de provenances du complexe *halepensis-brutia* a été planté sur deux sites dans le sud-est de la France, en 1976 (plantation de Ceyreste) et 1978 (plantation de Vitrolles) dans le cadre de l'expérimentation internationale de la FAO (FAO/SCM/CRFM/4bis), avec 12 provenances de *P. halepensis*, 12 provenances de *P. brutia* et 3 provenances de *P. eldarica*.

2-Afin d'évaluer la variabilité génétique des provenances de pin brutia dans des conditions moins sèches (sols plus profond ou hautes altitudes) que celle des deux anciens tests, une série de 5 nouvelles plantations a été établie entre 1995 et 1997 dans le cadre du partenariat du projet européen Mediterranean Pines and Cedar (MPC) et celui de FORADAPT (INCO)(tableau 1), où 18 provenances de pin brutia originaires de Turquie ont été plantées ainsi que 4 provenances de pin d'Alep utilisées comme témoin. 7 provenances supplémentaires de pin brutia utilisées par les services forestiers français ont été également incluses dans les plantations du Bousquet d'Orb et de Naucadery.

Tableau 1 : liste des 5 nouvelles plantations comparatives de Pin brutia

Sites	Année de plantation	Altitude (m)	Surface (ha)	sol	Nombre de provenances
Bousquet d'Orb	F 1995	580	2	Calcaire	28
Naucadery (laure)	S 1996	150	1.5	Calcaire	27
Forêt de Toulourenc	F 1996	600	2	Calcaire	22
Foret de Bedoin	S 1997	600	2	Calcaire	25
Laquina	S 1997	600	1.8	Schiste	22

3-Un essai de descendances inter et intra spécifiques issues de croisements contrôlés (brutia-Alep) (2000)

4-Un essai comparatif de descendances maternelles de pin brutia (2000)

L'analyse de ces 2 derniers essais fait l'objet du présent travail. Le matériel testé et les objectifs des essais étant différents, je les présenterai séparément selon le plan suivant : la description de l'essai, une partie statistique et enfin les résultats et la discussion.

L'analyse de ces 2 derniers essais fait l'objet du présent travail. Le matériel testé et les objectifs des essais étant différents, je les présenterai séparément selon le plan suivant : la description de l'essai, une partie statistique et enfin les résultats et la discussion.

4.3. Mesures et observations

Des mesures individuelles ont été réalisées sur l'ensemble des deux sites avec :

- Des mesures de la hauteur totale et de la circonférence 2004, 2007 et 2010.
- La mesure de la production de cônes (2010). il s'agit de la première évaluation de la fructification sur les deux sites
- des mesures sur la hauteur totale et la circonférence en pépinière en 1999 pour le site de Condillac.

La hauteur représente la hauteur totale des arbres, elle a été prise à l'aide d'une perche télescopique d'une précision centimétrique. Le diamètre est mesuré à 1.30m de hauteur, à l'aide d'un ruban forestier.

Lorsque l'arbre présente deux tiges, le diamètre de la tige la plus grande a été mesuré.

Rappelons que le diamètre a été mesuré seulement pour la plantation de Condillac, et non pour celle de Sainte Colombe à cause de la trop petite taille des plants.

La survie a été observée au moment de la prise de la hauteur.

On établit au préalable un code servant à qualifier l'état de l'arbre : -9 = arbre mort, -5 = arbre non mesurable et 0.2 arbre non planté.

Les cônes ont été mesurés rétrospectivement pour chacune des années en comptant le nombre de cônes présent sur l'arbre, sur la pousse de chaque année.

Les mesures de croissance (hauteur et circonférence) en 2010 ainsi que le nombre de cônes ont été acquis au cours du stage.

5. Plantation de Sainte colombe de la Commanderie

Cet essai a pour ambition d'étudier et de comparer à l'intérieur de deux espèces de pins méditerranéens (*Pinus halepensis* et *Pinus brutia*) un certain nombre de descendance (demi-frères) issues d'un plan de croisement : hybrides interspécifiques, hybrides intra-spécifiques inter-provenances et descendance intra-spécifiques intra-provenances

5.1. Matériel et méthode

5.1.1. Matériel expérimental

Le matériel expérimental dans cet essai est issu de quatre origines :

2 provenances de pin d'Alep (Gémenos (G)-France et Cehegin (C)- Espagne).

2 provenances de pin brutia (Marmaris (M) et Baspinar (B)- Turquie).

Dans chacune de ces 4 provenances, 5 arbres ont été utilisés comme mère et 10 arbres comme père (les 10 pollens en mélange constituent un lot) ce qui donne au total 80 croisements potentiels (2 espèces x 2 provenances x 5 mères x 4 lots de pollen).

Les codes des croisements effectués en 1997 à Avignon comportent 3 caractères. Les 2 premiers désignent la mère et le troisième le père.

M4M= Marmaris- Mère 4 x lot de pollen Marmaris, G4C= Gémenos- Mère 4 x lot de pollen Cehegin.

Sont également testées 14 descendance témoins issues de pollinisations libres des mères utilisées pour les croisements. Ce sont les génotypes dont les codes sont à deux caractères (B1, B3, B4, C1, C2, C3, C4, G2, G3, G4, M1, M2, M3, et M5). B1=Baspinar- Mère 1, M3=Marmaris- Mère 3).

Tableau 2 : Matériel végétal testé dans la plantation comparative de pin de Ste Colombe. (En caractères gras, hybrides interspécifiques)

	mère : <i>P.brutia</i>								
	Baspinar (Turquie)				Marmaris (Turquie)				
Père	B1	B2	B3	B4	M1	M2	M3	M4	M5
Pollinisation libre	50	x	50	20	50	50	50	x	75
<i>P.halepensis</i> – Cehegin	X	x	x	x	3	30	4	x	2
<i>P.halepensis</i> – Gémenos	X	x	x	x	2	4	x	x	X
<i>P.brutia</i> – Baspinar	45	x	40	3	x	x	x	x	41
<i>P.brutia</i> – Marmaris	36	54	x	x	32	x	x	4	X
	mère : <i>P. halepensis</i>								
	Cehegin (Espagne)					Gémenos (France)			
Père	C1	C2	C3	C4	C5	G1	G2	G3	G4
Pollinisation libre	50	50	49	40	x	x	50	51	0
<i>P.halepensis</i> – Cehegin	247	130	x	30	44	84	18	x	57
<i>P.halepensis</i> – Gémenos	124	x	102	12	x	x	x	87	38

5.1.2. Dispositif

La plantation se présente sous la forme d'un dispositif en blocs incomplets, c'est-à-dire que tous les génotypes testés ne sont pas présents dans chaque bloc.

Les 1960 plants de l'essai ont été répartis en 56 blocs de 35 plants. Les parcelles unitaires sont de un plant mais, en raison des effectifs très inégaux par famille, chaque bloc peut contenir plusieurs plants d'un même génotype répartis au hasard. Les blocs sont donc également non équilibrés.

Les blocs ont été classés en quatre catégories en fonction de leur composition (blocs 1 à 20, blocs 21 à 40, blocs 41 à 48 et blocs de 48 à 56). On a privilégié les blocs de la première catégorie, aux génotypes plus nombreux, en les répartissant dans les zones les moins chargés en cailloux et au sol plus profond. A l'inverse, les deux dernières catégories, peu diversifiées, ont été utilisées comme bordure.

5.1.2.1. Situation

L'essai a été installé en 2000 en forêt communale de Saint Colombe de la Commanderie (66) à proximité de la ville de Thuir et à une vingtaine de kilomètres de Perpignan. Cette forêt gérée par l'Office National des forêts est surtout composée de jeunes plantations de pins (en particulier pin d'Alep, pin pignon), d'un peu de cèdre et surtout de garrigue. Elle est située sur une zone de transition entre la plaine du Roussillon (terrains alluviaux) et les Aspres (terrains surtout granitique). Ces premiers contreforts des Aspres sont entièrement composés de roches calcaires et occupés majoritairement par la garrigue. La parcelle utilisée pour l'essai est d'ailleurs contiguë à une importante carrière qui exploite ce calcaire.

5.1.2.2. Conditions écologiques

Les données climatiques disponibles, les plus proches de la forêt de Sainte Colombe, sont celles de Perpignan (20 km), ville située dans la plaine. Quelques petites différences, surtout sur la pluviométrie, existent très certainement avec le site de la plantation. Le climat de cette partie du Roussillon se caractérise par un temps relativement sec et un fort ensoleillement en hiver. La pluviométrie est environ 640 mm mais les pluies torrentielles ne sont pas rares. La température minimale moyenne est de 10.8°C et la température maximale moyenne de 19.6°C. On compte jusqu'à 127 jours de vent violent par an. L'altitude est comprise entre 210 et 230 m.

Le sol calcaire, malgré son importante charge en cailloux, est assez fissuré et de texture assez légère.

La roche réagit très nettement à HCL dès la surface et le PH est basique.

La végétation, à proximité de la parcelle expérimentale, se présente surtout sous la forme d'une garrigue composée presque exclusivement de chênes kermès. On trouve également sur la parcelle les espèces suivantes : l'olivier, l'asperge sauvage, le thym, la morelle, le fenouil, le genêt scorpion, l'euphorbe, le chénopode, la ravenelle etc.

Les plants, âgés de un an, ont été produits par la pépinière administrative des Milles à Aix en Provence. Les semis ont été effectués en mai 2000 dans des conteneurs WM d'une contenance de 400 cm³.

5.2. Méthodes d'analyse

5.2.1 Effet terrain

Dans l'objectif d'analyser les effets génétiques (provenance, descendance) en tenant compte des effets du terrain, une analyse spatiale (Papadakis) a été faite pour chaque caractère mesuré (hauteur, diamètre, accroissement en hauteur et en diamètre). Ces effets de terrain sont soustraits par la suite aux données brutes.

Contrairement à l'analyse en « blocs » qui modélise l'hétérogénéité du milieu sous forme de «marches d'escaliers», la méthode développée par Papadakis en 1937 conduit à l'estimation en continu de l'effet du terrain sous la forme d'une surface de réponse. Elle utilise en covariable les valeurs des proches voisins de l'arbre étudié pour déterminer les effets de terrain.

La position et le nombre des proches voisins par rapport à l'individu pivot peuvent être définis par la construction des surfaces géographiques dites «mailles» centrées sur ce même individu et qui permettent la délimitation des proches voisins pris en compte dans l'analyse. La compétition entre plants s'exprime quant à elle par une corrélation négative entre proches voisins.

L'approche papadakis produit généralement des bons résultats en modélisant de façon plus précise que l'analyse en blocs les effets de terrains. Comme nous avons pu le vérifier sur nos deux essais, la variance résiduelle est plus faible que celle calculer intra-bloc.

5.2.2. Modèles statistiques

Dans le but de distinguer les différents effets des différents niveaux génétiques (espèces, provenance, Père et mère) et aussi les effets de l'hybridation, deux modèles statistiques ont été utilisés.

Etant donné le faible nombre de niveaux dans chacun des facteurs étudiés, tous les facteurs sont considérés à effet fixe.

a. Modèle de descendance intra-spécifique :

Hauteur, accr. = espèce + prov. Mère + mère + pollinisation + prov. Père + Erreur

Le facteur pollinisation évalue l'effet « pollinisation libre » versus « pollinisation contrôlée »

b. Modèle de descendance interspécifique :

hauteur, accr. = hybridation + mère + hybridation * mère + prov. Père + erreur

Le facteur hybridation évalue l'effet «intra-spécifique» versus «interspécifique».

Le matériel végétal analysé avec ce modèle provient de mères d'une seule provenance de pin brutia « Marmaris ».

Pour le nombre de cônes nous avons utilisé deux modèles similaires mais linéaires généralisés avec pour fonction de lien la distribution du quasipoisson en raison de la sur dispersion des données.

5.3. Résultats et discussion

5.3.1. Accroissement en hauteur

Le résultat de l'analyse statistique pour la hauteur et l'accroissement en hauteur basée sur le premier modèle (effet espèce – provenance - père et mère) montre un effet très significatif des facteurs espèce, provenance et mère avec un degré moins fort pour les mères. En revanche ni le type pollinisation (libre ou contrôlée) ni d'effet d'hybridation inter par rapport au intra-provenance n'affecte la croissance. (Tableau 3).

La comparaison des accroissements en hauteur entre 2004 – 2010 (Figure 2) et entre 2007-2010 montre un effet mère (intra provenances) uniquement du à la croissance très faible d'une seule mère (M2).

Tableau 3: Analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2004 et 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Intra-spé)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Espèce (Mère)	1	630504	630504	32.34017	0.02955723*
provenance	2	38991	19496	6.874471	0.00832091**
Mère	14	39710	2836	2.0993	0.009768 **
Pollinisation	2	6506	3253	2.4075	0.090399
Provenance Père	2	691	345	0.774403	0.774403
Résiduels	1446	1953714	1351		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

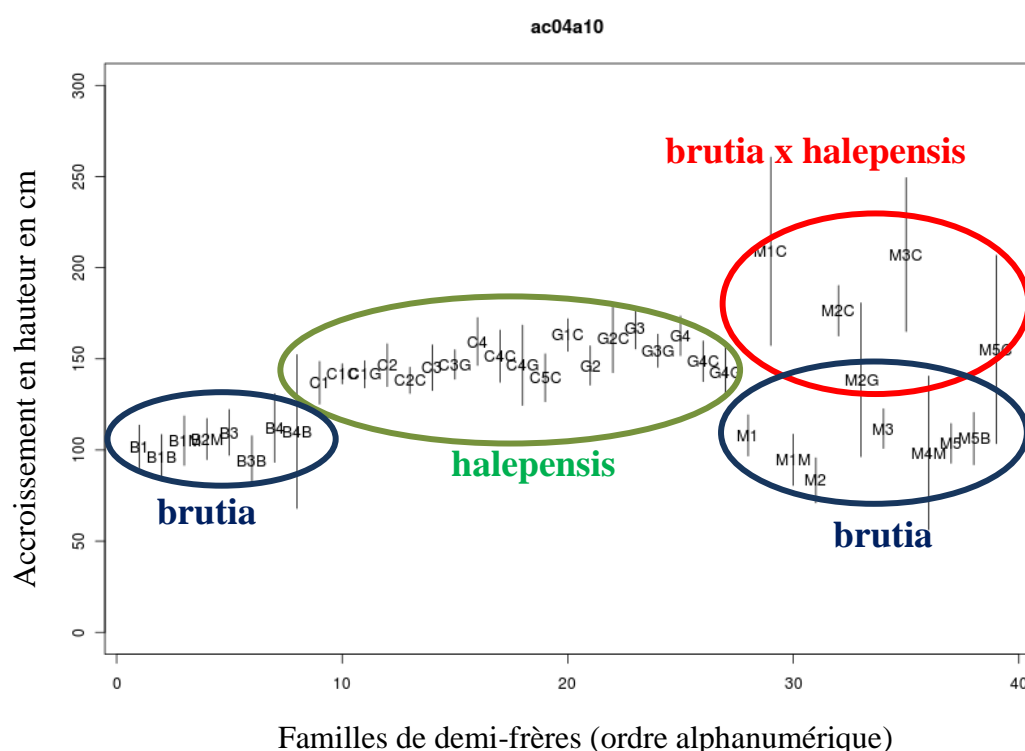


Figure 2 : Accroissement en hauteur entre 2004 et 2010 des descendances de demi- frères intra et inter-spécifiques de *Pinus halepensis* et de *P.brutia* testés à Saint Colombe

Le résultat de l'analyse statistique basée sur le second modèle (effet de l'hybridation inter-spécifique) montre une différence hautement significative causée par l'hybridation sur l'accroissement en hauteur et ce résultat est le même pour les mesures 2007 et 2010 (tableau 4). Les pins issus du croisement *brutia x halepensis* sont plus vigoureux que ceux issus des croisements *brutia* purs.

On observe aussi une différence entre les mères. En revanche l'absence d'interaction significative entre les mères et l'effet hybridation montre que celui-ci est semblable pour toutes les mères. , On n'observe pas non plus d'effet de l'origine de pollen.

Tableau 4: Analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2004 et 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Inter-spé)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
hybridation	1	180286	180286	115.1859	<2e-16 ***
Mere	4	19723	4931	3.1502	0.01498*
Hybridation x Mere	3	3293	1098	0.7014	0.5520
Provenance (Père)	3	6949	2316	1.4799	0.22050
Résiduels	249	389729	1565		

Signif. Codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

5.3.2. La fructification

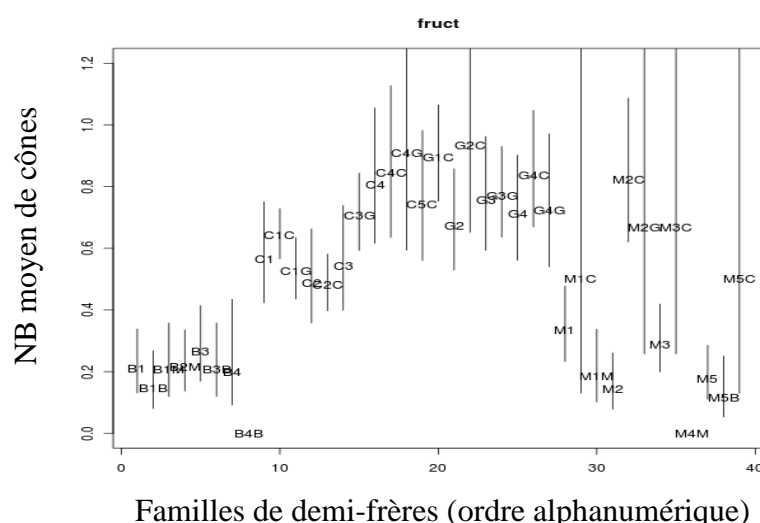


Figure 3 : Nombre moyen de cônes des descendances de demi-frères intra et inter-spécifiques de *Pinus halepensis* et de *P.brutia* testées à Saint Colombe

L'analyse statistique pour la production des cônes basée sur le premier modèle montre des différences hautement significatives entre espèces, provenances et mères. En revanche l'effet du type de pollinisation (libre ou contrôlé) n'est que faiblement significatif. Aucun effet hybridation inter vs intra-provenance (au sein des espèces) n'apparaît (tableau 5).

Tableau 5: Analyse de la production de cônes en 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Intra-spé)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL		1468	2030.6		
Espèce (Mere)	1	277.716	1467	1752.9	< 2.2e-16 ***
provenance	2	31.319	1465	1721.5	1.908e-07 ***
Mere	14	45.093	1451	1676.5	4.819e-05 ***
Pollinisation	2	6.524	1449	1669.9	0.03984 *
Provenance Pere	2	2.717	1447	1667.2	0.26127

L'analyse concernant le deuxième modèle pour les différents paramètres d'estimation de la production des cônes montre un effet très important de l'hybridation (Tableau 6).

Tableau 6 : Analyse de la production de cônes en 2010, basée sur le modèle statistique (descendances Inter-spé)

	Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL		54.284	
hybridation	1	44.537	4.4e-16 ***
Mere	4	43.677	0.2850
Hybridation x Mere	3	43.099	0.3373
Provenance (Père)	3	42.610	0.4134

L'analyse de la plantation de Saint colombe en 2010 confortent les résultats trouvés par **Pichot et Vauthier (2007)** lors de la précédente analyse et uniquement pour la croissance. En générale la plantation de Saint Colombe de la Commanderie présente une très bonne adaptation des quatre provenances de *Pinus halepensis* et *Pinus brutia*. Dans les conditions écologiques de ce site, les pins d'Alep sont beaucoup plus vigoureux et fructifères que les pins brutia. Les hybrides entre provenances ne se différencient pas des hybrides intra provenance. Chez le pin d'Alep, les hybrides inter-provenances sont néanmoins les plus performants. Enfin les hybrides issus des croisements brutia x Alep présentent les croissances les plus fortes et le un nombre de cônes. Proche de celui des pins d'Alep.

6. Plantation de Condillac

Cet essai est installé dans le but d'évaluer la variabilité génétique au sein de provenances de *Pinus brutia*, et d'estimer le contrôle génétique de caractères adaptatifs dans les conditions de l'arrière pays méditerranéen français.

6.1. Matériel et méthode

6.1.1. Matériel expérimental

Au printemps 1998, des graines ont été collectées dans 5 peuplements naturels de pin brutia en Turquie (tableau 7, figure 4), puis transférées dans la banque de semence d'Avignon dans la perspective d'installer des tests de descendances en Tunisie et en France (variabilité de germination dans les conditions de stress hydrique (PEG) en France ; Test en pépinière puis en situation forestière en France et Tunisie.

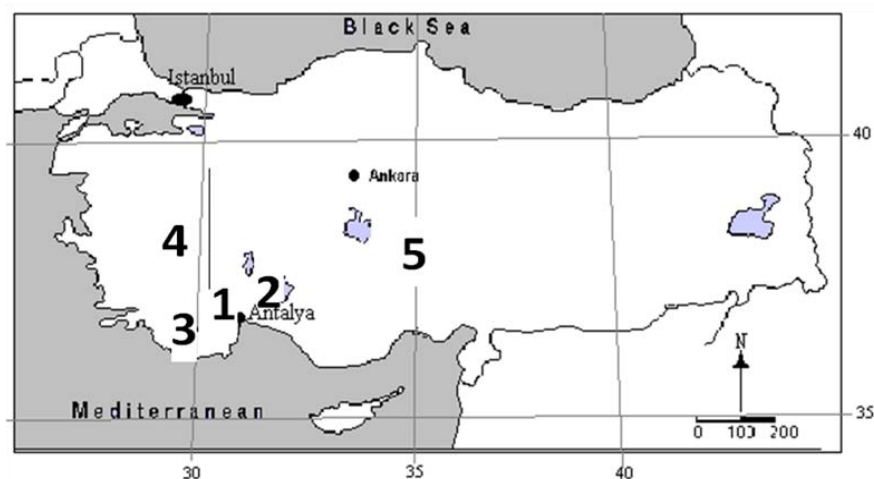


Figure 4 : Origine géographique des populations échantillonnées de *Pinus brutia*. Populations 1,2 et 4 : test de PEG ; populations 1,4 et 5 : test de pépinière et de terrain (2000)

Tableau 7 : provenances et descendance de pin brutia collectées en Turquie pour les essais français et tunisiens

Peuplements	Altitude (m)	latitude	longitude	Précipitations (mm)	Nombre de familles (hs)		
					Essai terrain (Tunisie)	Essai terrain (France)	Test de PEG (France)
1-Manavget Yaylalan	500	36, 57,38	31, 30,60	1050	30	30	20
2-Calkaya	50	36, 55,30	30, 50,40	1060	30		20
3-Fethiye Yapraktepe	800	36, 44,34	29, 28,36	993	26		
4-Burdur Golhisar	1100	37, 40,30	29, 32,40	634		28	20
5-Cehennemdere	1270	37, 08,32	34, 31,88	703		30	

6.1.2. Dispositif

Au printemps 1999, les graines de 88 familles de demi-frères issues de 3 provenances (tableau 7 : " essais de terrain (France) ") ont été semées en conteneurs " WM "(400 cm³ de volume) à la pépinière administrative de « les Milles », près d'Aix en Provence. Chaque famille était représentée par deux caisses de 35 conteneurs (7x5) (photo 1).

Les 15 arbres situés au centre de chaque caisse ont été mesurés (30 mesures pour chaque famille). Les données ont été analysées malgré l'absence de dispositif expérimental.



Photo 1 : Elevage des semis de *Pinus brutia* en pépinière

En mars 2000, les semis de *P. brutia* élevés en pépinière (voir ci-dessus) ont été plantés dans un test de (provenance/descendance) près de Montélimar. L'essai a été installé en forêt privée à Condillac Drôme(26). la plantation est située sur la commune de Mirmande (26), à une altitude entre 350-400m, pente de 30%, la pluviométrie varie entre 900 et 980mm, un sol calcaire marneux et avec 3712 plants expérimentaux.

Les 88 familles de *P. brutia* et une provenance de *P. halepensis* utilisée comme témoin (contrôle) ont été distribuées sur 58 blocs incomplets de 64 individus (8 lignes de 8 arbres par ligne) provenant de 32 familles choisies au hasard (2 arbres par famille). Chaque bloc était

composé de 2 sous-blocs de 32 individus (un arbre par famille). Les 2 sous-blocs ont été alternativement plantés sur des lignes paires et impaires (4 lignes x 8 individus par sous-bloc) afin de toujours conserver un seul individu par famille lorsque la plantation sera systématiquement éclaircie par la suppression d'une ligne sur 2.

6.2. Analyses statistiques

6.2.1. Analyse des variables quantitatives et qualitatives (ht, diam, Acc, production de cônes)

a. Effet de terrain

Les effets du terrain ont été analysés par la méthode Papadakis qui prend en compte les performances des proches voisins (voir 5.2.1)

b. Modèles d'analyse de variance

L'effet des différents niveaux génétiques (provenances, descendances) sur la croissance en hauteur et en diamètre a été évalué à partir du modèle statistique suivant :

$$(HT, ACC, D)_{ijk} = \mu_i + b_j + P_k + D_{jk} + e_{ijk}$$

Où (HT, ACC, D)_{ijk} représentent respectivement les valeurs individuelles de la hauteur totale, accroissement en hauteur et le diamètre, et $b_j + P_k + D_{jk}$ sont respectivement les effet des facteurs blocs, peuplements et descendances à l'intérieur des peuplements ; e_{ijk} est la valeur résiduelle.

La production des cônes a été analysée à son tour avec le même modèle statistique linéaire mais généralisé avec pour fonction de lien la fonction quasipoisson.

Le facteur « descendance » est un effet aléatoire. Sa variance a été calculée dans une première approche à partir de l'espérance des carrés moyens.

Une deuxième approche a permis de calculer directement cette variance avec l'utilisation d'un modèle mixte (fonction LMER, du paquet lme4 de R). La précision d'estimation de la variance n'est pas fournie par ce paquet aussi pour aller plus loin et pouvoir regarder la distribution des variances, de l'héritabilité et des corrélations entre caractères nous avons utilisé dans un troisième approche un modèle mixte (généralisé) basée sur l'estimation bayésienne (package MCMCglmm de R, Monte Carlo Markov Chain) . L'approche bayésienne peut être présentée comme une généralisation de l'approche classique : les paramètres ne sont plus des valeurs fixes inconnues mais des variables aléatoires dont il faut spécifier la distribution. La distribution donnée au moment de la modélisation est dite *a priori*. L'intégration de l'information apportée par la donnée se fait par le calcul de la distribution dite *a posteriori* et qui n'est autre que la distribution conditionnelle.

La modélisation bayésienne fournit les probabilités associées aux différentes valeurs que peut prendre une variable aléatoire. Le plus souvent, elles sont représentées graphiquement.

c. Modèle génétique

Dans notre travail l'héritabilité individuelle a été estimée d'après **Falconer (1972)** par :

$$h^2 = \delta^2_A / \delta^2_G + \delta^2_e \text{ avec } \delta^2_{hs} = 1/4 \delta^2_A$$

δ^2_{hs} étant la variance inter familles de demi-frères (Half-Sibs)

6.3. Résultats et discussion

6.3.1. Effet de terrain

Les forts effets de terrain produisent des écarts de hauteur (à 10 ans) qui vont jusqu'à 3m (voir carte ci-dessous) pour une hauteur moyenne de 4,8 m. La plus forte corrélation entre résidus voisins observée pour la hauteur (60% par rapport à 47% pour la circonférence) est imputable la grande compétition entre individus qui produit une corrélation négative.

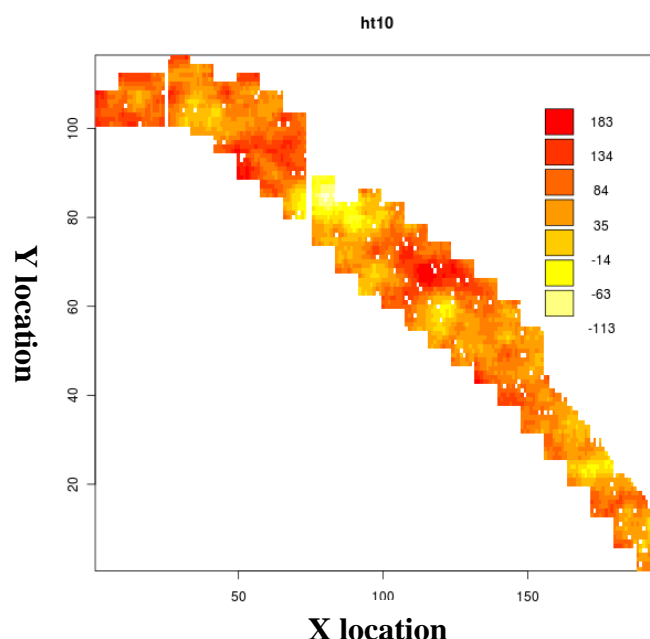


Figure 5 : carte des effets de terrains sur la hauteur totale mesurée 2010 à Condillac

Un rectangle représente un individu (blanc pour les morts), plus les rectangles vont vers le jaune plus la hauteur est faible.

La mortalité passe de 1.83% à 2.23% entre 2007 et 2010 et qui présente un taux de réussite très important pour cette plantation.

6.3.2. Accroissement en hauteur

6.3.2.1. En pépinière

Des différences significatives ont été observées pour la croissance en hauteur en pépinière (tableau 8, figure 6), tant au niveau des provenances (de 14,5 cm pour Gölhisar à 19 cm pour YAylalan) qu'au niveau des familles (de 10 cm pour GO34 à 24 cm pour YA10). Une partie de cette différence est peut être due à l'effet maternel (réserves nutritives de la graine) parce que les plants étaient très jeunes mais aussi à des effets caïse. Ainsi, les résultats doivent être confirmés à des stades avancés, dans la plantation sur le terrain.

Tableau 8 : Analyse de variance de la hauteur des peuplements/descendances de pin brutia en pépinière

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Pr	2	876227	438113	28.40831	3.563e-10 ***
Pr : desc	85	1310895	15422	17.60	<2e-16 ***
Résiduels	2383	2088171	876		

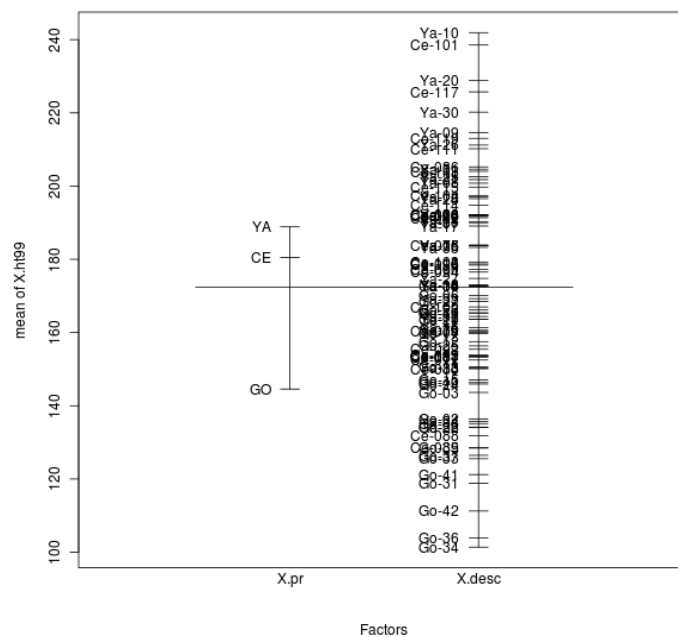


Figure 6 : Croissance à un an des provenances descendances de pin brutia en pépinière

6.3.2.2. En plantation forestière

Une très bonne croissance (hauteur moyenne de 4,8 m à 10 ans et accroissement de 2,5 m entre 2006 et 2010), et une mortalité très limitée sont observées sur l'ensemble du dispositif. Les performances des différentes descendances sont présentées en figure 7.

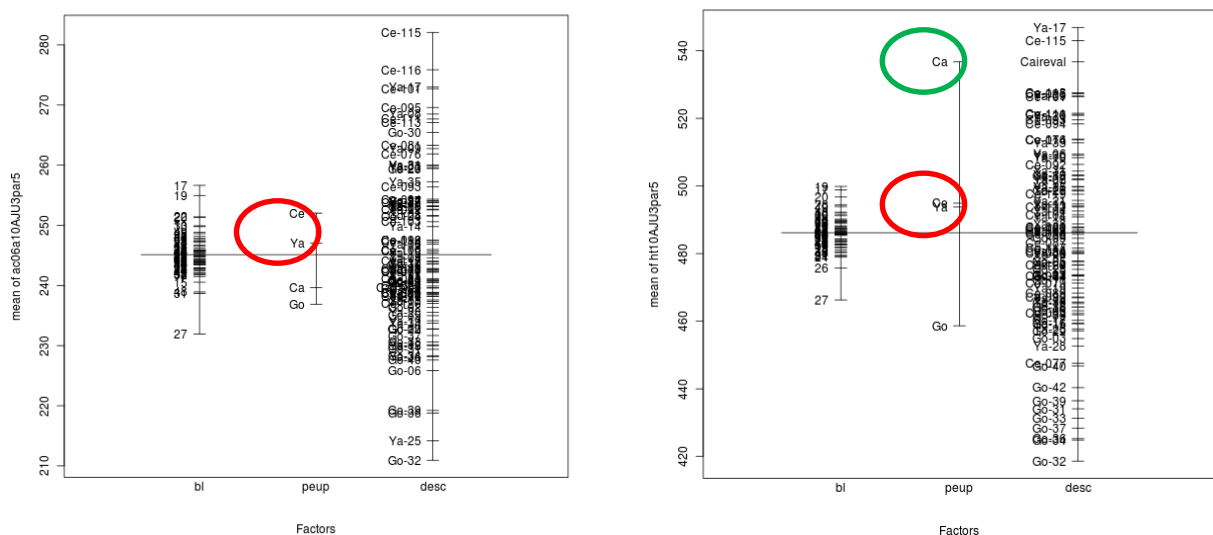


Figure 7 : Comparaison de la croissance et l'accroissement en hauteur pour les provenances descendances de pin brutia après 10 ans de plantation

Le résultat de l'accroissement en hauteur entre 2006 et 2010 présente une montée de croissance très intéressante pour les deux provenances de pin brutia (Yaylalan et

Cehenmdere) par rapport au pin d'Alep qui présentait les hauteurs les plus fortes en 2006. Ainsi ces deux provenances sont plus performantes que celle de Gölhisar.

Le résultat de l'analyse de variance pour notre modèle montre des différences hautement significatives entre peuplements et descendance par contre aucun effet bloc n'est observé lorsque les données ont été ajustées par l'analyse spatiale. Des résultats semblables sont obtenus pour la hauteur, le diamètre et pour l'accroissement (tableau 9).

Tableau 9 : analyse de variance de l'accroissement en hauteur entre 2006 et 2010 à Condillac

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Bl	56	55716	995	0.5085	0.9991
Peup	2	128490	64245	11.11505	5.1504e-05***
Peup:desc	85	491273	5780	2.9539	<2e-16 ***
Résiduels	3403	6155573	1957		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

L'estimation de l'héritabilité individuelle confirme un contrôle génétique plutôt élevé des caractères de croissance (de l'ordre 0.34) résultat en accord avec celui de **Celik & Sultan Süleyman (2009)** pour la croissance du pin brutia. Les estimations de l'héritabilité par l'utilisation des modèles LMER et MCMCglmm donne des valeurs semblables. L'approche bayésienne fournit également des intervalles de confiances pour ces valeurs (0.20 à 0.53 au seuil de 5%, figure 8).

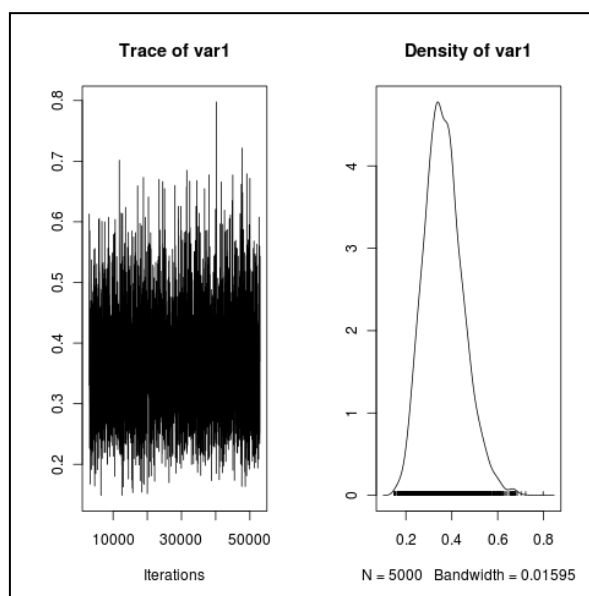


Figure 8 : distribution de la valeur de l'héritabilité estimée par le MCMCglm pour la hauteur à 10 ans

Selon les partenaires turques qui ont fourni les lots de semences, Gölhisar est un peuplement dégradé ce qui pourrait expliquer sa faible croissance, mais ce n'est probablement pas la seule raison, car Yaylalan est également un peuplement très dégradé et fragmenté.

Une hypothèse plus probable concerne son origine géographique: elle provient des hautes altitudes de la ressource turque de pins rouges. Cette population ne serait pas adaptée aux conditions françaises de moyenne altitude et probablement elle présente une courte période de croissance. En revanche la population de Cehenmdere provient elle aussi de haute altitude,

mais dans la région orientale (Taurus) où les provenances de *Pinus brutia* seraient mieux bien adaptées aux conditions de l'arrière pays méditerranéen français.

En général, le pin d'Alep (témoin) tend à montrer une plus grande différenciation entre les provenances de pins Brutia, mais cela varie considérablement entre les études en raison des provenances, l'échantillonnage et l'environnement du test.

Toutefois, d'autres rapports postulent les différences de croissances pour les trois provenances de pin brutia par rapport aux origines géographiques dans cette espèce comme une conséquence de l'influence humaine et les incendies récurrents (**Gülcü et Çelik 2009**).

6.3.4. La fructification

L'estimation de l'héritabilité individuelle pour la fructification à son tour confirme un contrôle génétique plutôt élevé (elle est de l'ordre 0.31)

Des corrélations entre la hauteur et le nombre de cônes pour les niveaux descendances et résiduel ont été estimées par le modèle MCMCglmm.

Le trop faible nombre de peuplements (3), ne permet pas d'estimer de manière fiable une corrélation. Il apparaît néanmoins une relation négative entre croissance et production de cônes (-99%), c'est-à-dire les peuplements les plus vigoureux en hauteur sont les moins productifs en cônes. En revanche aux niveaux descendances et résiduel cette corrélation serait faiblement positive (0,23) mais non significative.

6.3.5. Bilan de la plantation de Condillac

La synthèse de la plantation comparative de Condillac représente d'une part le premier résultat français des descendances de pin brutia et complète l'information disponible au niveau provenance, et d'autre part est à notre connaissance le seul résultat au niveau international sur le contrôle génétique de la production de cônes. Elle complète aussi les résultats sur l'estimation de la diversité au sein des provenances et du contrôle génétique de caractères d'intérêt sylvicole (épaisseur de l'écorce, branchaison, forme et tige, biomasse et qualité) publiée assez récemment (**Isik et al., 1999; Gülcü et Çelik, 2009**).

La connaissance de la variabilité génétique adaptative entre et au sein des espèces est très importante pour optimiser le reboisement. Les réseaux d'essais précédents et les deux nouveaux sites analysés donnent des preuves d'une part de la divergence adaptative entre les deux espèces de pin brutia et pin d'Alep et d'autre part de la différenciation entre les provenances et les descendances au sein des espèces pour les différents caractères.

Il existe plusieurs ouvrages publiés concernant la croissance, la mortalité et la résistance au gel (**Calamassi et al. 1984**), la tolérance à la sécheresse (**Grunwald et Schiller 1988**), les graines et la morphologie du cône (**Boulli et al 2001 et 2003**), ou tous les résultats obtenus confirment que *Pinus halepensis* et *Pinus brutia* ont différents optimum écologique.

Dans notre travail l'estimation des variances des familles et des résidus par trois approches confirment le contrôle génétique assez élevé pour la croissance et la fructification. En effet le tiers de la variabilité observée serait sous contrôle génétique additif ce qui offre de bonnes perspectives de sélection naturelle ou contrôlée

Conclusion et perspectives

Les observations effectuées en 2007 et en 2010 sur la plantation comparative de pins de la section halepensis de Sainte Colombe de la Commanderie permet de confirmer la bonne adaptation globale des deux espèces *P.halepensis* et *P.brutia* aux conditions climatiques de la zone thermo-méditerranéenne française (basse altitude), sur sol calcaire assez superficiel. Toutefois, l'évolution observée depuis 2004 et 2010 est toujours en nette faveur des pins d'Alep pour lesquels l'accroissement moyen est très supérieur à celui du pin brutia.

Chez le pin brutia, les hybrides entre provenances ne se différencient pas des hybrides intra provenance. Chez le pin d'Alep, les hybrides entre les deux provenances sembleraient légèrement plus performants (croissance, fructification). Les hybrides interspécifiques (*P.brutia* x *P.halepensis*) offrent une très bonne vigueur, supérieure à celle des 2 espèces. Leur fructification est équivalente à celle du pin d'Alep.

La très bonne adaptation globale des 2 espèces (pin d'Alep en simple témoin) est également observée sur la plantation comparative de Condillac avec une mortalité particulièrement basse. Sur ce site aux conditions écologiques plus favorables une très bonne croissance des descendances de pin brutia est observée avec un accroissement moyen de 70 cm par an pour les meilleures familles. La provenance témoin de pin d'Alep a montré une croissance juvénile supérieure au pin brutia mais les accroissements des dernières années permettent d'envisager un rattrapage et dépassement rapide par celui-ci.

Ces résultats mériteraient d'être complétés par l'analyse, sur les mêmes dispositifs, d'autres caractères d'intérêt notamment l'architecture et la qualité du bois.

Pour le site de Condillac, l'estimation de l'héritabilité de la croissance et de la fructification montre un contrôle génétique assez important et proche des valeurs déjà estimées pour différents traits (Gülcü et Çelik 2009, Isik et al. 2002, Kaya et Isik 1997).

Au sein du pin brutia, une sélection du matériel végétal effectuée d'une part au niveau des peuplements et d'autre part au niveau des descendances permettrait d'avoir des ressources génétiques bien adaptées pour des programmes de reboisement dans l'arrière pays méditerranéen français et dans le contexte du changement climatique, . Ces plantations s'effectueraient en accompagnement ou substitution non pas du pin d'Alep mais d'essences comme le pin sylvestre qui montrent déjà de forts dépérissements. Toutefois il sera nécessaire d'agir d'une manière très prudente afin d'éviter les éventuels problèmes de pollution génétique et de diversité trop réduite pour assurer un potentiel évolutif suffisant.

Références bibliographiques

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

Bariteau M. (1992). Geographic variation and stress adaptation of *Pinus halepensis*- *Pinus brutia* complex in Mediterranean conditions. Preliminary results of a provenance test in France. *Annales des Sciences Forestières*, 49: 261-76.

Bellot J., Maestre F., Chirino E., Hernández N., de Urbina J. (2004). Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, 25: 7-15.

Boulli A., Baazis M., M'Hirit O. (2001). Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters. *Euphytica*, 119: 309-316.

Boulli A., Pichot C., Baaziz M., M'Hirit O. (2003). Variabilité morphologique des graines de cinq populations marocaines de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill). *Naturalia Maroccana*, 1: 161-163.

Blondel J., Aronson J. (1999). Biology and wildlife of the Mediterranean region. *Oxford University Press*, New York.

Bucci G., Anzidei M., Madaghiele A., Vendramin G.G. (1998). Detection of haplotypic variation and natural hybridization in halepensis-complex pine species using chloroplast simple sequence repeat (SSR) markers. *Molecular Ecology*, 7:1633-1643.

Calamassi R., Falusi M. and Tocci A. (1984). Effets de la température de germination et de la stratification sur la germination des semences de *Pinus halepensis* Mill. *Silvae Genetica*, 33: 133-139.

Climent J., San-Martín R., Chambel M.R., Mutke S. (2010). Ontogenetic differentiation between Mediterranean and Eurasian pines (sect. *Pinus*) at the seedling stage. *Trees - Structure and Function*. DOI 10.1007/s00468-010-0496-8.

Ducci F., Guidi G. (1998). I pini della sez. *halepensis*, selezione e possibilità di impiego di specie e provenienze per l'Italia. (The Pines of the Aleppo Pine section: selection and use of species and provenances in Italy). *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura*, 29: 58- 67.

Fady B., Semerci H., Vendramin G. (2003). EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and Brutia pine (*Pinus brutia*). *International Plant Genetic Resources Institute, Rome (Italy)*.

Falconer D. S. (1972). Introduction to quantitative genetics. *The Ronald Press. New York (USA)*, 365p.

FAO 1993. *Conservation of genetic resources in tropical forest management*. *FAO Forestry, Paper 107*. Rome, Italy

Gernandt D.S., Lopez G.G., Garcia S.O., Liston A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54: 29-42.

Gernandt D.S., Magallon S., Lopez G.G., Flores O.Z., Willyard A., Liston A. (2008). Use of simultaneous analyses to guide fossil-based calibrations of Pinaceae phylogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 169: 1086-1099.

Gómez A., Vendramin G.G., González-Martínez S.C., Alía R. (2005). Genetic diversity and differentiation of two Mediterranean pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Ait.) along a latitudinal cline using chloroplast microsatellite markers. *Biodiversity Research*, 11: 257-263.

Grivet D., Sebastiani F., González Martínez S., Vendramin G. (2009). Patterns of polymorphism resulting from long range colonization in the Mediterranean conifer Aleppo pine. *New Phytologist*, 184: 1016-1028.

Grunwald C., Schiller G. (1988). Needle xylem water potential and water saturation deficit in provenances of *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. *Forêt Méditerranéenne*, 10: 407-414.

Gülcü S., Çelik S. (2009). Genetic variation in *Pinus brutia* Ten. seed stands and seed orchards for growth, stem form and crown characteristics. *African Journal of Biotechnology*, 8: 4387-4394.

Isik K. (1986). Altitudinal variation in *Pinus brutia* Ten.: Seed and seedling characteristics. *Silvae Genetica*, 35: 58-67.

Isik F., Isik K., Yildirim T., Li B. (2002). Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia*. *Tree Physiology*, 22: 51-58.

Kaya Z., Isik F. (1997). The pattern of genetic variation in shoot growth of *Pinus brutia* Ten. populations sampled from the Toros mountains in Turkey. *Silvae Genetica*, 46: 73-81.

López G.G., Kamiya K., Harada K. (2002). Phylogenetic relationships of Diploxylon pines (Subgenus *Pinus*) based on plastid sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, 163: 737-747.

Magini E. (1955). Pinete di Pino d'Aleppo. (Pinewoods of Aleppo Pines) In: Atti del Congresso Nazionale di Selvicoltura, Firenze (Italy), March 14-18, 1954. 1: 49-69.

Maestre F., Cortina J., Bautista S., Bellot J. (2003). Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, 176: 147-160.

Ne'eman G., Goubitz S., Nathan R. (2004). Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire - a critical review. *Plant Ecology*, 171: 69-79.

Pardos M., Calama R., Climent J. (2009). Difference in cuticular transpiration and sclerophylly in juvenile and adult pine needles relates to the species-specific rates of development. *Trees – Structure and Function*, 23: 501-508.

Pichot C., Vauthier D. (2007). *Pinus halepensis – Pinus brutia*: French comparative provenance tests. FAO-Silva Mediterranea and IUFRO WG 20213 Expert Joint Meeting: Promotion and Use of Results from the International Trials of Mediterranean Conifers, Arezzo and Rome (Italy). June 21-23, 2007.

Price R.A., Liston A., Strauss S.H. (1998). Phylogeny and systematic of *Pinus*. In: Richardson D.M. (Ed.) Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. Coambrige (UK): 49-68.

Scarascia-Mugnozza G. (1986). Recherches sur l'ecophysiologie de *Pinus halepensis* Mill. (Research on the ecophysiology of *Pinus halepensis* Mill.). *Options Méditerranéennes*, 1: 89-97.

Shmida A., Lev-Yadun S., Goubitz S., Ne'eman G. (2000). Sex allocation and gender segregation in *Pinus halepensis*, *P. brutia* and *P. pinea*. In: Ne'eman G., Trabaud L. (Eds.) Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *P. brutia* forest ecosystems in the Mediterranean Basin. Backhuys Publishers, Leiden (The Netherlands): 91-104.

Tapias R., Gil L., Fuentes-Utrilla P., Pardos J.A. (2001) Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*, 89: 629-638.

Tapias R., Climent J., Pardos J.A., Gil L. (2004). Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171: 53-68.