

LES PINS MEXICAINS DE LA SOUS-SECTION *CEMBROIDES* ENGELM. :
DISTRIBUTION, CYCLE ET PHÉNOLOGIE, POLLEN

M.F. PASSINI

Laboratoire de Botanique tropicale. Université Pierre et Marie Curie
12, rue Cuvier Paris F-75005 PARIS, FRANCE

Résumé : Six espèces de pins de la sous-section *cembroides* sont endémiques au Mexique. Trois d'entre elles, *P. maximartinezii*, *P. nelsonii* et *P. pinceana*, sont bien définies, tandis que *P. culminicola*, *P. johannis* et *P. lagunae* appartiennent au groupe *cembroides*. Certains auteurs les ont considérées comme une seule espèce. La biométrie et la structure du pollen confirme la distinction entre *P. johannis* et *P. culminicola*. Elles révèlent l'existence de diverses populations de *P. cembroides*.

Mots-clés : Pinaceae, groupe *cembroides*, *Pinus johannis*, *P. culminicola*, *P. cembroides*, pollen, phénologie.

Abstract: Mexican pinyon pine includes six species: *P. maximartinezii*, *P. nelsonii*, *P. pinceana*, *P. lagunae*, *P. johannis* and *P. culminicola*. A preliminary study of dispersion and pollen biometry confirms the distinction between *P. culminicola* and *P. johannis*. On the basis of this information, it can be deduced that there are different populations of *P. cembroides* in Mexico.

Keywords: Pinaceae, *cembroides* group, *Pinus johannis*, *P. culminicola*, *P. cembroides*, pollen, phenology.

Introduction

Paléobotanistes et biogéographes reconnaissent que le Mexique constitue une aire de différenciation des genres *Pinus* et *Quercus*. Distribuées le long des grands axes montagneux : Sierra Madre occidentale et orientale, axe néovolcanique et Sierra de Chiapas, les forêts de pins seuls, de pins et de chênes ou de chênes occupent une place importante dans les paysages végétaux tropicaux du Mexique. Parmi elles, les forêts de pins de la sous-section *cebroides* jouent un rôle particulier. Elles occupent fréquemment les franges écotones entre forêts de pins mésophylles et prairies (PASSINI, 1982a) et, pour cette raison, sont menacées par l'extension des cultures, de l'habitat et le développement des voies de circulation. Les graines des pins de la sous-section *cebroides*, qui ont joué un rôle non négligable dans l'alimentation des Indiens Tarahumara d'une part, des Mexicains depuis le XVI^e siècle d'autre part, apportent un appoint économique au commerce local. Mais la production des graines comestibles est aléatoire, les bonnes années de récolte étant de l'ordre de une à deux tous les cinq à sept ans (ROBERT, 1973). Enfin, les pins de la sous-section *cebroides* adaptés à des sols peu épais peuvent jouer un rôle important dans la protection des zones érodées et sèches.

Après avoir rappelé la taxinomie et la distribution des pins de la sous-section *cebroides* du Mexique, nous envisageons successivement le cycle et la phénologie, et enfin le pollen des pins du groupe *cebroides*.

Taxinomie et distribution des pins de la sous-section *cebroides* au Mexique

Les pins de la sous-section *cebroides* Engelm. (CRITCHFIELD et LITTLE, 1966) d'Amérique du Nord sont caractérisés par des fascicules de 1 à 5 aiguilles entières, sauf celles de *P. nelsonii* Shaw, et courtes (2 à 9 cm de long). Les graines de grande taille sont aptères et comestibles. La sous-section *cebroides* comprend, d'une part trois espèces bien définies à aire restreinte : *Pinus maximartinezii* Rzedowski, *P. pinceana* Gord. et *P. nelsonii*, d'autre part des espèces très proches entre elles et réunies dans le groupe *cebroides*. *Pinus monophylla* Torr. et Frem. et *P. culminicola* Andresen & Beaman constituent respectivement les deux pôles bien définis de ce groupe qui comprend deux espèces de grande extension. L'une de ces deux espèces, *P. edulis* ne semble pas descendre actuellement au sud du 26° N tandis que l'autre, *P. cebroides*, s'étend jusqu'au 18° N mais ne remonte pas au-delà du 31° de latitude nord.

Ainsi, les espèces de la sous-section *cebroides* endémiques du Mexique comprennent outre *Pinus maximartinezii*, *P. pinceana* et *P. nelsonii*, trois autres espèces : *P. lagunae* M.-F. Passini, qui n'occupe qu'une aire limitée au sud de l'état de Basse Californie Sud dans la Sierra de la Laguna, *P. culminicola*, *P. johannis* M-F. Robert, *P. cebroides* Zucc., qui s'étend du 18 au 31° N dans les états de Tlaxcala, Puebla, Veracruz, Guadalajara, San Luis Potosi, Guanajuato, Zacatecas, Coahuila, Nuevo Leon, Durango et Chihuahua, peut être considéré comme une espèce à large extension. *P. monophylla* ne se rencontre au Mexique que dans les montagnes du Nord de l'état de Basse Californie qui jouit d'un climat de type méditerranéen.

Les pins de la sous-section *cebroides* sont des essences de montagne qui ne se trouvent pas à des altitudes inférieures à 1 100 mètres. La limite altitudinale supérieure de *P. cebroides* se situe à 2 900 m. Cette espèce cohabite parfois avec *P. johannis* qui s'étend entre 1 900 et 3 000 mètres d'altitude. *P. culminicola* se développe entre 3 000 et 3 600 mètres. Les forêts de *P. cebroides* sont localisées dans des zones où les moyennes des précipitations annuelles, peu élevées, sont comprises entre 250 et 800 mm (PASSINI, 1982a).

Cycle et phénologie

Nos connaissances sur le cycle et la phénologie des pins de la sous-section *cembroides* sont encore très fragmentaires. Le cycle de *P. lagunae* a été observé en 1984-1985 (PINEL, 1985). Le débourrage des bourgeons restés dormants tout l'hiver a lieu fin mars-début avril. Les inflorescences mâles s'étirent et s'allongent pendant les mois d'avril et de mai. La dispersion du pollen commence vers le 20 mai. La pollinisation se termine à la mi-juin: les fleurs mâles se dessèchent et tombent. La croissance des brachyblastes portés par le rameau mâle commence, en juin, après la pollinisation. Les conelets femelles se développent fin avril-début mai. A la mi-mai, les écailles ovulifères, rouges, s'écartent favorisant la réception des grains de pollen transportés par le vent. Les conelets dont les ovules ont été fécondés au mois de mai de l'année n, reprennent leur croissance au cours du mois d'avril de l'année n+1. Les graines sont mûres entre la fin août et le milieu du mois de septembre de l'année n+1. Le cycle de *P. lagunae* est très proche de celui de *P. nelsonii* (SUZAN ASPIRI, 1987).

ZAVALA CHÁVEZ et GARCÍA MOYA, qui ont suivi entre juillet 1985 et octobre 1986 le développement des bourgeons, des conelets et la maturation des cônes de *Pinus cembroides* dans une aire où cette espèce cohabite fréquemment avec *P. johannis* ont constaté que la date de mise en place des primordiums des conelets était variable. En outre, le nombre des conelets diminue dans les trois à quatre mois suivant la pollinisation mais la cause de cette importante perte n'est pas claire.

DIAZ LUNA mentionnait que la méiose avait lieu, dans les cellules mères des grains de pollen de *Pinus pinceana*, à la mi-mars dans le Nord-Est du Mexique. CRITCHFIELD (1966) remarquant que, généralement, la méiose précède d'environ trois semaines l'émission du pollen, écrivait que vraisemblablement la pollinisation de *Pinus pinceana* avait lieu à la mi-avril. L'hypothèse semble juste, nous avons, en effet, observé qu'au 15 mai la presque totalité des inflorescences mâles de *Pinus pinceana* étaient sèches et que les écailles ovulifères étaient étroitement fermées. *Pinus pinceana* et *Pinus nelsonii* émettent leur pollen entre le 15 avril et le 15 mai.

P. cembroides, quant à lui, émet son pollen entre la mi-mai et la mi-juin. On ne peut conclure à un effet net, ni de la latitude, ni de l'altitude sur les dates de pollinisation.

Soulignons que dans nombre de populations de pins pignons que nous avons visitées, nous avons constaté l'existence de deux vagues de pollinisation. A la deuxième vague, correspondait en certains lieux comme à Concepción del Oro, un lot de conelets dont les écailles s'ouvraient tardivement. Cet aspect mériterait d'être précisé : ces deux vagues existent-elles chaque année, ou sont-elles dépendantes du microclimat?

Si globalement les cycles reproductifs des pins de la sous-section *cembroides* au Mexique présentent des similitudes, ils offrent de nombreuses différences entre espèces d'une part, d'une année à l'autre et d'une population à l'autre à l'intérieur de la même espèce d'autre part. Les observations phénologiques des espèces de pins pignons dans leur milieu naturel méritent d'être poursuivies, afin de faire progresser la connaissance de la biologie florale.

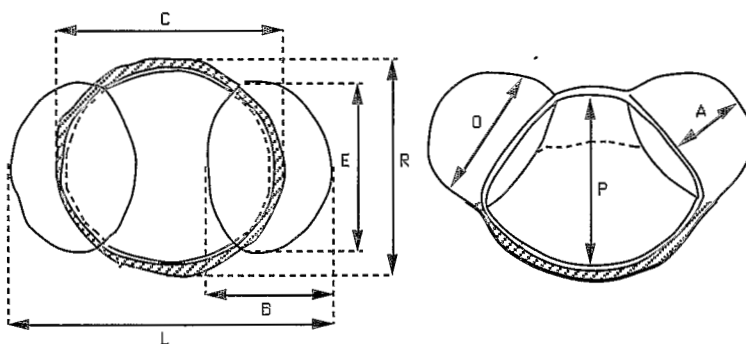


Figure 1

L longueur du grain. Corps du grain : vue polaire : C longueur, R largeur ; vue de profil : P largeur ; Ballonnet, vue polaire : E longueur, B largeur ; vue de profil : O largeur, A dépassement.

Le pollen des pins du groupe *cembroides*

Les grains de pollen des pins du groupe *cembroides* présentent, comme tous les pollens du genre *Pinus* (VAN CAMPO-DUPLAN, 1950) un corps formé d'une calotte proximale et d'une zone germinale distale, et deux ballonnets de part et d'autre du corps.

Les pollens utilisés dans les études dont les résultats sont présentés ici ont été prélevés dans différentes populations de pins du groupe *cembroides*, à raison de 10 arbres par station et de cinq inflorescences par arbre.

Biométrie

Les valeurs moyennes de six paramètres (AYTUG, 1967) mesurés sur au moins 50 grains de pollen différents par arbre sont regroupées dans le tableau 1.

TAXONS	CORPS				BALLONNET			
	L	C	R	P	E	B	O	A
<i>P. monophylla</i>	70.5	46.5	36.5	26.5	36.5	37.5	29.75	13.75
<i>P. cembroides</i>	65.53	43.77	35.68	30.61	35.54	28.5	29.93	12.57
<i>P. lagunae</i>	69.8	48.3	38.6	32.7	38.7	30.3	33.3	14.1
<i>P. johannis</i>	57.14	36.52	32.44	27.8	30.9	24.08	25.58	11.15
<i>P. culminicola</i>	75.32	48.9	39.0	31.64	46.17		35.43	19.0
<i>P. pinceana</i>	72.89	47.29	36.9	31.0	37.9		31.88	14.88

Tableau 1

Dimensions en microns : L longueur du grain de pollen ; Corps : vue polaire : C longueur R largeur ; vue de profil : P largeur ; Ballonnet : vue polaire : E longueur B largeur ; vue de profil : O longueur A dépassement.

La longueur du ballonnet de *P. monophylla* est comprise entre 28 et 52 microns, celle de *P. culminicola* entre 38 et 52 microns. La dimension de la longueur du ballonnet de *P. culminicola* se trouve comprise dans l'intervalle de variation de celle du ballonnet de *P. monophylla*. En effet, le tableau 1 montre que les longueurs moyennes du corps du grain de pollen de *P. culminicola* et *P. johannis* sont respectivement de 48.9 et 36.52 microns, tandis que la longueur moyenne du ballonnet en vue polaire atteint 36.5 chez *P. monophylla* et 46.17 microns chez *P. culminicola*, pour ne prendre que ces deux exemples. Nous trouvons là une situation déjà rencontrée par AYTUG (1962) pour *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* et à laquelle il proposait de remédier en utilisant une méthode de détermination à partir des valeurs moyennes. Cette méthode peut s'appliquer aux espèces de pins du groupe *cembroides* du Mexique.

TAXONS	L/C	L/R	C/R	O/A	C/A
<i>P. monophylla</i>	1.51	1.93	1.27	2.16	3.35
<i>P. cembroides</i>	1.49	1.83	1.22	2.38	3.48
<i>P. lagunae</i>	1.44	1.80	1.25	2.36	3.42
<i>P. johannis</i>	1.60	1.76	1.12	2.29	3.27
<i>P. culminicola</i>	1.54	1.93	1.25	1.86	2.57
<i>P. pinceana</i>	1.54	1.70	1.28	2.14	3.17

Tableau 2

Rapports définissant la forme du grain.

Le rapport de la longueur du corps à sa largeur (tableau 2) fait apparaître que le corps du grain de pollen des pins du groupe *cembroides* est sub-sphérique. Ces rapports montrent aussi une différence nette entre les grains de pollen de *P. culminicola* d'une part, ceux de *P. monophylla*, *P. cembroides*, *P. johannis* et *P. pinceana* d'autre part. En particulier, les rapports O/A et C/A des grains de pollen de *P. culminicola* sont nettement inférieurs à ceux des autres pins étudiés.

Par ailleurs, les méthodes d'ordination jointes aux calculs classiques de statistique (ROBIC, 1986) ont permis de définir, deux types de populations :

1. des populations homogènes pour lesquelles les mesures des grains de pollen intrapopulations ne s'écartent pas de façon significative de la moyenne (test de χ^2 : validité à plus de 90 %). Ce sont

les suivantes : *Pinus cembroides* de Concepción del Oro (Zac.), Los Lirios (Coah.), Los Organos (Dur.), San José (Zac.) et *Pinus johannis* de El Salto (S.L.P.)

2. des populations hétérogènes, dont les mesures s'écartent de façon significative de la moyenne. Ce sont : *Pinus cembroides* de La Michilia (Dur.), Chalchihuites (Dur.), Valle de los Angeles (Coah.).

Structure exinique

La structure de l'exine varie d'une espèce à l'autre.

La surface de la calotte apparaît comme très granuleuse (pollen de *P. cembroides*, San José, Zac.), moins granuleuse (*P. monophylla*) ou encore peu granuleuse (pollen de *P. cembroides*, Valle de los Angeles, Coah.).

La zone germinative des pollens de *P. monophylla* est faiblement ornementée tandis que celle des autres espèces étudiées est lisse. Elle présente des microperforations sur toute sa surface. Le diamètre moyen de ces microperforations atteint 92 nanomètres chez *P. monophylla* contre 66 nanomètres chez *P. cembroides*.

Les ballonnets, uniquement formés d'exine, présentent une structure de soutien alvéolaire (VAN CAMPO, 1971) formée de trois types d'alvéoles : grandes, moyennes et petites. Les parois des grandes alvéoles de *P. monophylla* sont plus épaisses que celles de *P. cembroides*. Les cloisons des alvéoles des grains de pollen de *P. cembroides* de Valle de Los Angeles (Coah.) et San José (Zac.) atteignent fréquemment 5 microns tandis que celles de *P. monophylla* ne dépassent pas 3 microns.

Conclusion

L'étude des pollens de pins du groupe *cembroides* confirme les résultats des études morphologiques antérieures (PASSINI, 1982) et précise que :

1. *Pinus culminicola* et *Pinus johannis* représentent deux taxons différents.

2. sur l'ensemble de son aire, *P. cembroides* présente des populations qui diffèrent entre elles par leur degré d'homogénéité.

Pinus culminicola offre des caractères morphologiques et palynologiques nettement distincts de ceux de *Pinus cembroides* tandis que *Pinus lagunae* et *Pinus johannis* conservent encore entre eux des caractères très proches. La phénologie fluctuante et l'existence de populations à degré divers d'homogénéité conduisent à formuler l'hypothèse que la spéciation au sein du groupe *cembroides* se poursuit actuellement.

BIBLIOGRAPHIE

- AYTUG B. - 1962 - Diagnose des pollens de *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* des Pyrénées. *Pollen et spores* IV, (2), 283-297.
- AYTUG B. - 1967 - Morphologie des pollens et recherches palynologiques sur les Gymnospermes de Turquie les plus importantes. Istanbul, 42 p.
- CRITCHFIELD W.B. - 1966 - Phenological notes on Latin American *Pinus* and *Abies*. *Journ. Arnold Arboretum*, vol. 47, n° 4 : 313-318.
- CRITCHFIELD W.B. & LITTLE E. L. Jr. - 1966 - Geographic distribution of the Pines of the world. US Department of agriculture, Forest service. Miscellaneous publication 991.
- DIAZ LUNA C.L. - 1962. - Estudio cromosómico de *Pinus pinceana* Gordon. Mex. INIF, México, *Bol. Tec.* 4, 27 p.
- PASSINI M.-F. - 1982a - Les forêts de *Pinus cembroides* au Mexique. Etudes mésoaméricaines II/5. Ed. Recherche sur les civilisations. Paris, 373 p.
- PASSINI M.-F. - 1982b - Les pins pignons mexicains du groupe «*cembroides*», Informations sur les Ressources génétiques forestières, n° 11, FAO, Rome : 31-34.
- PASSINI M.-F. - 1985 - Structure et régénération des formations ligneuses à *Pinus maximartinezii* Rzed., Mexique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 132, *Lettres bot.*, (4/5) : 327-339.
- PASSINI M.-F. - 1987 - The endemic pinyon of Lower California: *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Phytologia*, vol. 6, n° 5 : 337-338.
- PASSINI M.-F. et PINEL N. - 1987 - Morphology and phenology of *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Phytologia*, 63 (5) : 331-338.
- PINEL N. - 1985 - La formation à *Pinus cembroides* var. *lagunae* dans la Sierra de la Laguna, Basse Californie, Mexique. Rapport de stage de DEA Toulouse. Inédit.
- ROBERT M.-F. - 1973 - Contributions à l'étude des forêts de *Pinus cembroides* dans l'Est du Mexique. Thèse de 3^e cycle, Montpellier. Inédit.
- ROBERT M.-F. - 1978 - Un nouveau pin pignon mexicain : *Pinus johannis* M. F. Robert sp.nov. *Adansonia*, série 2, 18 (3) : 365 - 373.
- ROBIC R. - 1986 - Etude palynologique de quelques populations mexicaines de pins pignons, dont *Pinus cembroides*. DEA université Pierre et Marie Curie, Paris : 66 p. Inédit.
- SALMEN ESPINDOLA L. - 1990 - Palynologie structurale et fonctionnelle de pins tropicaux à graines comestibles. DEA de Biologies végétale et forestière tropicales, université Paris VI : inédit.
- SUZAN AZPIRI H. - 1987 - Estudios ecológicos en *Pinus nelsonii* de Tamaulipas. in PASSINI M.-F., CIBRIAN TOVAR D., EGUILUZ PIEDRA T., 1988 - II Simposio Nacional sobre Pinos piñoneros, 6-7-8 agosto 1987, México : 199-210.
- VAN CAMPO-DUPLAN M. - 1950 - Recherches sur la phylogénie des Abiétinées d'après leurs grains de pollen. Ed. P. JULIA, Toulouse, 181 p.
- VAN CAMPO M. - 1971 - Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 272 : 2071-2074.
- ZAVALA F. & GARCIA. E. - 1990 - Iniciación de conos femeninos en *Pinus cembroides* Zucc. *Acta Botánica Mexicana*, 10 : 31-44.