



HAL
open science

Adaptation de la sylviculture du pin laricio en France dans le contexte de la maladie des bandes rouges : Quels sont les déterminants de la vulnérabilité du pin laricio à la maladie des bandes rouges ? Rapport final

Sandrine Perret, Océane Audin, Dominique Balay, Michel Chartier, Camille Couteau, Sébastien Daviller, Gilbert Douzon, Bruno Fady, Christian Ginisty, Stéphane Matz, et al.

► To cite this version:

Sandrine Perret, Océane Audin, Dominique Balay, Michel Chartier, Camille Couteau, et al.. Adaptation de la sylviculture du pin laricio en France dans le contexte de la maladie des bandes rouges : Quels sont les déterminants de la vulnérabilité du pin laricio à la maladie des bandes rouges ? Rapport final. [Rapport de recherche] Irstea Nogent sur Vernisson; CNPF; DSF; IGN; INRA; ONF. 2019, pp.144. hal-03336070

HAL Id: hal-03336070

<https://hal.inrae.fr/hal-03336070>

Submitted on 7 Sep 2021

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NoDerivatives 4.0 International License



ADAPTATION DE LA SYLVICULTURE DU PIN LARICIO EN FRANCE DANS LE CONTEXTE DE LA MALADIE DES BANDES ROUGES : QUELS SONT LES DETERMINANTS DE LA VULNERABILITE DU PIN LARICIO A LA MALADIE DES BANDES ROUGES ?

Rapport final
Octobre 2019

Sandrine PERRET^{5*}

et, par ordre alphabétique,

Océane AUDIN⁵, Dominique BALAY^{1,5}, Michel CHARTIER¹, Camille COUTEAU⁵,
Sébastien DAVILLER⁴, Gilbert DOUZON⁶, Bruno FADY⁴, Christian GINISTY⁵,
Stéphane MATZ⁵, Céline MEREDIEU⁴, Thomas PEROT⁵, Gwénaél PHILIPPE⁵,
Jérôme ROSA¹, François-Xavier SAINTONGE², Marc SAUDREAU⁴, Caroline
SCOTTI-SAINTAGNE⁴, Laurent SEVERIN⁴, Eric SEVRIN¹, Ingrid SEYNAVE⁴,
Charles TESSIER⁶, Pascal WALSER⁴, Stéphanie WURPILLOT-LUCAS³

Numéro de convention n° 2015 / 339 / 07 décembre 2015



* 1 : CNPF, 2 : DSF, 3 : IGN, 4 : INRA, 5 : Irstea, 6 : ONF

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce programme de recherche a mobilisé un grand nombre de personnes de 2014 à 2019 inclus. Nous tenons à tous les remercier vivement pour leur précieuse implication. Ainsi, ont également contribué à ce travail :

Pour le CNPF, CNPF d'Île-de-France et du Centre, CNPF des Pays de la Loire et CNPF-IDF :

Jean-Michel Béchon, Benjamin Cano, Jacques Degeneve, Vincent Dintillac, Marceau Le Barillier, Pierre-Edmond Lelievre, Cyrielle Madeyre, Franck Massé, Christian Weben.

Pour le DSF, Paris, pôle interrégional Sud Est et pôle interrégional Nord-Ouest :

Jean-Baptiste Daubree, Frédéric Delpont, Jean-Luc Flot, Jérôme Gaudry, Claude Husson (et les Correspondants-Observateurs du CNPF et de l'ONF).

Pour l'IGN Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental :

Roger Cano, Marine Dalmasso, Jules Terrier.

Pour l'INRA, à Avignon UR Ecologie des Forêts Méditerranéennes et UEFM Entomologie et Forêts Méditerranéennes, à Clermont-Ferrand UMR Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier, à Nancy UMR Laboratoire d'Etudes des Ressources Forêt Bois, à Orléans UE Génétique et Biomasse Forestières et UR Amélioration Génétique et Physiologie Forestières, à Pierroton UE Forêt et UMR Biodiversité, gènes et communautés :

Audrey Albet, Christel Anger, Catherine Bastien, Frédéric Bernier, Guillaume Bodineau, Nathalie Boizot, Damien Bouic, Bernard Dockelar, Olivier Gilg, Guia Giovannelli, Joan Hochet, Bernard Issenhuth, Vincent Lejeune, Matthieu Lingrand, André Marquier, Frédéric Millier, Dominique Piou, Nicolas Poinot, Mehdi Pringarbe, Annie Raffin, Franck Rei, Anne Roig, Norbert Turion, Denis Vauthier, Dominique Veisse.

Pour Irstea, UR Ecosystèmes Forestiers, à Nogent-sur-Vernisson :

Eric Collin, Loïc Cotel, Philippe Croizier, Alexis Delaplace, Yann Dumas, Frédéric Gosselin, Monique Guibert, Sylvie Leroux, Hilaire Martin, Catherine Menuet, Carl Moliard, Amélie Neto, Aminata N'Dyane, Philippe Balandier, Pierre Rimbault, Vincent Seigner, Patrick Vallet.

Pour l'ONF, pôle RDI à Avignon, Boigny-sur-Bionne et Fontainebleau, Conservatoire Génétiques des Arbres Forestiers à Orléans et les CO des agences régionales :

Alain Brêthes, Sébastien Cecchini, Daniel Devanne, Jean-Luc Fiol, Jean Ladier, Pascal Maillet, Yves Rousselle, Michel Sottejeau.

Nous remercions également l'ensemble des propriétaires ou gestionnaires d'avoir autorisé l'accès à leurs parcelles.

Cette étude utilise des sources de données actuelles ou anciennes, ainsi que des réseaux de dispositifs expérimentaux existants. Nous remercions vivement les établissements, auteurs et contributeurs concernés pour la constitution de ces bases de données, de ces réseaux expérimentaux et leur mise à disposition, et en particulier :

- l'IGN-Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental,
- Météo-France,
- le GIS coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers (GIS Coop), et en particulier les membres du groupe pin laricio (IDF, INRA, Irstea et ONF) et du groupe CoopEco en charge de la description écologique des dispositifs, ainsi que le Ministère en charge de la Forêt pour son soutien financier au GIS Coop,
- le CNPF-IDF, et Irstea pour leurs réseaux respectifs d'essais sylvicoles sur le pin laricio,

- l'INRA et Irstea, pour leurs réseaux respectifs de tests génétiques sur le pin laricio et les pins noirs et la mise à disposition des données de l'étude autécologique et dendrochronologique du pin laricio,
- le projet européen H2020 GenTree et le projet ONF/INRA « Programme global de conservation des populations françaises de pin de Salzman » pour l'accès à une partie des échantillons.

Cette étude a bénéficié du soutien financier du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt au titre des conventions n° 2014-331 et 2015-339 conclues avec le Département de la Santé des Forêts de la Direction Générale de l'Alimentation, ainsi que de la DRAAF des Pays de la Loire dans le cadre du dispositif ADEVBOIS pour la partie 1.

RESUME

La maladie des bandes rouges, d'envergure internationale et causée en France par les deux agents pathogènes du genre *Dothistroma*, provoque des dégâts sévères dans les houppiers des pins laricio. Le projet Dolar visait à identifier les facteurs pédoclimatiques favorisant l'expression de la maladie des bandes rouges, à étudier la sensibilité à la maladie de matériels d'origines génétiques différentes, et à quantifier l'impact de la maladie des bandes rouges sur la croissance et la production des peuplements en lien avec les scénarios de sylviculture appliqués. Ce travail a été mené principalement dans les régions Centre-Val de Loire et Pays de la Loire. Il s'est appuyé sur des réseaux existants de placettes d'observation et de dispositifs d'expérimentation sylvicole ou génétique, créés et gérés par les différents organismes intervenant dans le projet (CNPF, IGN, INRA, Irstea et ONF).

Les principaux résultats obtenus sont les suivants :

(1) Les facteurs climatiques, en particulier les variables liées au régime pluviométrique, sont les principaux déterminants de l'expression des dégâts de la maladie des bandes rouges. Au niveau pédologique, seul un léger effet de la richesse trophique a pu être mis en évidence. Ainsi, les précipitations et la fréquence des épisodes pluvieux au printemps augmentent les dégâts, la fréquence des épisodes secs en été les réduit, et les dégâts sont plus sévères dans les stations de faible niveau trophique.

(2) Les conjonctions de facteurs stressants ou contraignants pour le pin laricio sont plus favorables à la maladie des bandes rouges.

(3) La variabilité de l'intensité des dégâts se trouve essentiellement au niveau de l'individu, quel que soit le domaine étudié : contexte pédoclimatique, gestion sylvicole ou origine génétique.

(4) L'intensité des symptômes de la maladie des bandes rouges au niveau de l'arbre est négativement corrélée au statut social de l'arbre au sein du peuplement : les arbres les plus gros sont en moyenne moins affectés.

(5) La mortalité causée par la maladie des bandes rouges reste négligeable mais la sévérité des dégâts augmente la probabilité de mortalité des arbres dominés au sein des peuplements de densité élevée.

(6) L'accroissement radial des arbres est très lourdement impacté par la maladie, l'intensité des dégâts s'imposant comme le facteur expliquant la plus grande part de variabilité de l'accroissement. En moyenne, l'accroissement individuel est réduit de 50 % pour une intensité de dégâts de 50%. Une sylviculture avec des densités plus faibles permet de maintenir un niveau d'accroissement plus satisfaisant.

(7) A l'échelle du peuplement, la maladie des bandes rouges provoquent des pertes de production en surface terrière proportionnelles et équivalentes à la proportion des dégâts, mais la croissance des peuplements reste positive dans la plupart des cas. L'application d'une sylviculture avec des densités plus faibles permet de réduire les pertes d'accroissement, et ce d'autant plus que le niveau de sévérité de la maladie est important.

(8) A l'échelle du peuplement, l'intensité des dégâts de la maladie est d'autant plus importante que la densité du peuplement est élevée : une sylviculture en peuplement plus clair permet donc de réduire les dégâts. L'application d'une sylviculture dynamique présente donc le double avantage de réduire et l'intensité de la maladie et les pertes de production (à niveau de maladie constant).

(9) Malgré la diversité des matériels génétiques évalués (variété, massif d'origine dans l'aire naturelle, provenance, descendance, clone), l'unité génétique explique peu la variabilité des dégâts observés. Des différences significatives sont mises en évidence, mais également dans certains cas, des interactions entre les effets site et les effets unité génétique. Les différentes analyses menées conduisent parfois à des résultats contradictoires.

(10) C'est notamment le cas concernant la variété. Dans les dispositifs génétiques, les deux variétés, Corse et Calabre, se distinguent peu, alors que l'analyse de 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole montre que le pin laricio de Calabre est moins atteint par la maladie des bandes rouges que le pin

laricio de Corse. L'origine génétique précise des 17 peuplements en question n'est pas connue. Ce résultat est l'illustration de l'importante variabilité existant au sein de chacune des deux variétés de pin laricio.

(11) Néanmoins, les Matériels Forestiers de Reproduction (MFR) issus du verger de Pin laricio de Calabre de Sivens sont classés moins sensibles à la maladie des bandes rouges que les MFR produits dans les deux vergers à graines de pin laricio de Corse. L'hybridation des clones composant le verger de Sivens a été génétiquement établie, les clones appartenant à quatre provenances distinctes, une Corse, une Calabre et deux provenances non référencées génétiquement. Les analyses conduites dans le cadre du projet révèlent également que 25% des clones sont des hybrides entre le pin laricio et trois autres sous-espèces de pins noirs.

Bien que des analyses complémentaires soient encore envisagées, des recommandations peuvent être formulées à partir des résultats acquis et des enseignements tirés de la littérature internationale. Dans le contexte actuel d'aggravation des épisodes de sécheresse et de risques sanitaires liés à *Diplodia pinea*, le 2^e pathogène foliaire d'importance concernant le pin laricio, et malgré leur sensibilité avérée à la maladie des bandes rouges, nous conseillons de conserver les deux variétés de pin laricio dans le panel des essences de boisement et reboisement utilisables en France. Nous formulons des propositions de gestion sylvicole visant en particulier à réduire l'impact de la maladie sur les peuplements. Les recommandations concernant la gestion des vergers à graines ou plus généralement l'utilisation des Matériels Forestiers de Reproduction visent également à lutter contre l'extension de la maladie ou de son potentiel d'évolution génétique.

Mots clés : *Dothistroma* sp, maladie des bandes rouges ; pin laricio ; facteurs pédoclimatiques ; densité des peuplements ; origine génétique ; impact sur la croissance

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| REMERCIEMENTS | 2 |
| RESUME | 4 |
| SOMMAIRE | 6 |
| LISTE DES FIGURES..... | 10 |
| LISTE DES TABLEAUX | 14 |
| 0 INTRODUCTION..... | 16 |
| 1 EFFETS DES CONDITIONS PEDOCLIMATIQUES SUR LE DEVELOPPEMENT DE LA MALADIE DES BANDES ROUGES..... | 18 |
| 1.1 Introduction..... | 18 |
| 1.2 Objectif | 18 |
| 1.3 Méthodologie appliquée | 18 |
| 1.3.1 Stratégie d'échantillonnage | 18 |
| 1.3.2 Acquisition des données..... | 19 |
| 1.3.3 Analyses des données | 20 |
| 1.4 Résultats | 20 |
| 1.4.1 Déficit foliaire du houppier notable mesuré en 2016..... | 21 |
| 1.4.2 Modèles prédictifs des dégâts causés par la maladie des bandes rouges | 25 |
| Déficit foliaire du houppier notable | 25 |
| Coloration rouge anormale observée en 2016 | 28 |
| 1.5 Discussion | 29 |
| 1.5.1 Critiques du protocole..... | 29 |
| 1.5.2 Influence prépondérante des variables climatiques..... | 30 |
| 1.5.3 Influence des variables dendrométriques..... | 30 |
| 1.5.4 Influence des variables pédologiques | 31 |
| 1.5.5 Influence des variables descriptives de l'environnement et de l'accompagnement des placettes | 31 |
| 1.6 Conclusions - Perspectives | 32 |
| 2 EFFETS DE L'ORIGINE GENETIQUE SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES..... | 33 |
| 2.1 Contexte | 33 |
| 2.2 Objectifs..... | 34 |
| 2.3 Matériel et Méthodes | 35 |
| 2.3.1 Dispositifs d'amélioration génétique utilisés | 35 |
| Les vergers à graines | 35 |
| Les dispositifs d'évaluation des MFR..... | 38 |
| Les tests homologues des vergers à graines de pin laricio de Corse..... | 39 |
| Les tests de provenances | 40 |
| 2.3.2 Protocole de mesures..... | 40 |

| | |
|--|----|
| 2.3.3 Acquisition des données..... | 41 |
| 2.3.4 Analyses statistiques | 42 |
| Analyse comparative des MFR de pin laricio et analyse des vergers d'Etat | 42 |
| Analyses des tests homologues des vergers de pin laricio et des tests de provenances..... | 42 |
| Expertise génétique pour l'identification taxonomique des clones de pin laricio de Calabre du verger de Sivens | 42 |
| 2.4 Résultats | 43 |
| 2.4.1 Analyse comparative des MFR de pin laricio..... | 43 |
| Dispositif d'évaluation du Domaine des barres | 43 |
| Dispositif de Sainte-Montaine..... | 46 |
| 2.4.2 Analyse de la variabilité infra des vergers de pin laricio | 47 |
| Le verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 47 |
| Expertise génétique pour l'identification taxonomique des clones du verger de Sivens | 53 |
| Lien entre l'origine génétique des clones, l'accroissement et les notations de maladie des bandes rouges | 54 |
| Le verger de pin laricio de Corse origine Corse..... | 56 |
| Le verger de pin laricio de Corse origine Centre | 57 |
| 2.4.3 Analyses des tests homologues des vergers de pin laricio..... | 59 |
| Niveau d'infection par la maladie des bandes rouges au printemps 2018 | 59 |
| Variabilité des niveaux d'infection | 59 |
| Recherche des facteurs expliquant la variabilité de l'IDC | 59 |
| Analyses multi-sites..... | 62 |
| Sensibilités comparées entre maladie des bandes rouges et <i>Diplodia pinea</i> | 63 |
| 2.4.4 Analyse de la variabilité entre provenances de pin laricio..... | 65 |
| Niveau d'infection par la maladie des bandes rouges au printemps 2019 | 65 |
| Variabilité des niveaux d'infection | 65 |
| Effets de la variété sur l'IDC | 65 |
| Effets du massif sur l'IDC..... | 66 |
| Effets de la provenance sur l'IDC..... | 67 |
| Analyse multi-site | 69 |
| 2.4.5 Analyse de la variabilité au sein de l'espèce collective <i>Pinus nigra</i> | 70 |
| 2.5 Discussion | 71 |
| 2.6 Conclusions, perspectives concernant l'effet de l'origine génétique du pin laricio sur sa sensibilité à la maladie des bandes rouges | 75 |
| 3 EFFETS DES PRATIQUES SYLVICOLES SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES | 77 |
| 3.1 Contexte | 77 |
| 3.2 Objectifs..... | 77 |
| 3.3 Matériels et méthodes | 77 |
| 3.3.1 Stratégie d'échantillonnage | 77 |

| | | |
|-------|---|-----|
| 3.3.2 | Protocoles de mesures | 78 |
| | Notations des symptômes de la maladie des bandes rouges | 78 |
| | Mesures dendrométriques..... | 79 |
| | Descriptions pédologiques | 79 |
| | Données climatiques | 79 |
| 3.3.3 | Analyses statistiques | 80 |
| 3.4 | Résultats | 80 |
| 3.4.1 | Evolution annuelle de la maladie de 2015 à 2017 | 80 |
| 3.4.2 | Variabilité des symptômes de la maladie des bandes rouges..... | 81 |
| 3.4.3 | Analyse des facteurs expliquant le développement de la maladie des bandes rouges..... | 82 |
| | Coloration rouge anormale du houppier fonctionnel | 82 |
| | Indice de Dégâts Cumulés du houppier fonctionnel | 83 |
| | Lien entre symptômes de la maladie et position sociale de l'arbre..... | 85 |
| 3.4.4 | Impact de la maladie des bandes rouges sur la survie des pins laricio | 86 |
| | Taux de mortalité enregistrés | 86 |
| | Facteurs expliquant la mortalité à l'échelle de l'arbre..... | 87 |
| 3.4.5 | Impact de la maladie sur la croissance radiale à l'échelle de l'arbre | 89 |
| 3.4.6 | Impact de la maladie sur la croissance à l'échelle du peuplement..... | 92 |
| | Estimation des dommages à l'échelle du peuplement | 92 |
| | Variabilité de croissance à l'échelle du peuplement..... | 96 |
| | Impact des dommages sur la croissance au niveau peuplement..... | 96 |
| 3.5 | Discussion, perspectives pour la gestion sylvicole des peuplements de pin laricio..... | 99 |
| 4 | EFFETS DES CONDITIONS MICROCLIMATIQUES SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES..... | 102 |
| 4.1 | Introduction..... | 102 |
| 4.2 | Matériels et méthodes | 102 |
| | 4.2.1 Dispositif expérimental | 102 |
| | 4.2.2 Données microclimatiques..... | 105 |
| | 4.2.3 Données dendrométriques et sanitaires..... | 105 |
| | 4.2.4 Analyses statistiques | 105 |
| 4.3 | Résultats | 106 |
| | 4.3.1 Comparaison Nord-Sud | 106 |
| | 4.3.2 Comparaison modalités CLAIRE vs DENSE..... | 107 |
| 4.4 | Discussion | 108 |
| | 4.4.1 Données microclimatiques..... | 108 |
| | 4.4.2 Données dendrométriques et sanitaires..... | 108 |
| 4.5 | Perspectives..... | 109 |
| 5 | ETUDE DE LA VARIABILITE ANNUELLE DE LA CROISSANCE RADIALE DU PIN LARICIO EN LIEN AVEC LE CLIMAT ET LA MALADIE DES BANDES ROUGES | 110 |

| | |
|---|-----|
| 5.1 Contexte | 110 |
| 5.2 Stratégie d'échantillonnage | 110 |
| 5.3 Acquisition et traitement des échantillons | 111 |
| 6 CONCLUSIONS GENERALES, PERSPECTIVES ET RECOMMANDATIONS..... | 114 |
| 6.1 Conclusions générales | 114 |
| 6.2 Perspectives..... | 115 |
| 6.3 Recommandations à destination des gestionnaires forestiers | 116 |
| Bibliographie..... | 118 |
| Annexes | 124 |
| Annexe 1 : Codification utilisée..... | 124 |
| Annexe 2 : Protocole classique de notation de la maladie des bandes rouges | 127 |
| Annexe 3 : Mémento terrain du DSF pour la notation de la maladie des bandes rouges (Pôle NO 03/03/15) | 128 |
| Annexe 4 : Protocole de notation de la maladie des bandes rouges utilisé dans le verger à graines de pin laricio de Calabre de Sivens en 2017..... | 130 |
| Annexe 5 : Analyse de la structuration génétique du verger à graines de clones de pin laricio de Calabre de Sivens. | 131 |
| Annexe 5.1. Données brutes issues du génotypage des 95 clones du verger de Sivens | 131 |
| Annexe 5.2. Résultats statistiques de probabilité ou vraisemblance du nombre de groupes génétiques..... | 136 |
| Annexe 5.3. Probabilité d'appartenance des individus à expertiser en fonction du nombre de groupes génétiques testé..... | 137 |
| Annexe 5.4. Répartition des clones dans les groupes génétiques, selon plusieurs hypothèses concernant le nombre de groupes testés. | 140 |

LISTE DES FIGURES

1 Effet des conditions pédoclimatiques sur le développement de la maladie des bandes rouges

| | |
|--|----|
| Figure 1 : Répartition des placettes par niveaux pour chacun des quatre facteurs de stratification de l'échantillon..... | 20 |
| Figure 2 : AIC des modèles linéaires simples testant les précipitations annuelles (à gauche) et les températures annuelles (à droite) sur différentes périodes (années, groupes d'années avant 2016, période de 30 ans - Aurelhy 1981-2010)..... | 23 |
| Figure 3 : AIC des modèles linéaires simples testant les variables climatiques mensuelles en 2013... 23 | 23 |
| Figure 4 : Classement des AIC des modèles linéaires simples testant les variables climatiques pour 2013 (à gauche) et 2014 (à droite)..... | 24 |
| Figure 5 : Variation du déficit foliaire du peuplement induite individuellement par chacun des facteurs du modèle sur la gamme des valeurs observées de l'échantillon. | 26 |
| Figure 6 : Influence des interactions sur les niveaux de déficit foliaire. | 27 |
| Figure 7 : Variation de la coloration rouge du peuplement induite individuellement par chacun des facteurs du modèle de régression multiple sur la gamme des valeurs observées de l'échantillon. | 29 |

2 Effet de l'origine génétique sur la maladie des bandes rouges

| | |
|---|----|
| Figure 8 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Corse origine Centre (Sologne-Vayrières). | 36 |
| Figure 9 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Corse origine île de Beauté (Corse Haute-Serre)..... | 37 |
| Figure 10 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Calabre de Sivens, après l'exploitation partielle réalisée dans le cadre du projet de barrage. | 37 |
| Figure 11 : Photographie aérienne du dispositif d'évaluation sur le domaine des Barres (Nogent sur Vernisson)..... | 38 |
| Figure 12 : Photographie aérienne du dispositif d'évaluation de Sainte-Montaine (18)..... | 39 |
| Figure 13 : Indice de Dégâts Cumulés en 2019 en fonction de l'Indice de Dégâts Cumulés en 2018. Dispositif d'évaluation des MFR du domaine des Barres..... | 43 |
| Figure 14 : <i>Indice de dégâts cumulés moyen en 2019 en fonction des provenances.</i> | 45 |
| Figure 15 : Indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement relatif..... | 45 |
| Figure 16 : Indice de dégâts cumulés en fonction de la circonférence - Dispositif MFR de Sainte Montaine. | 46 |
| Figure 17 : indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement relatif - Dispositif MFR de Sainte Montaine. | 47 |
| Figure 18 : indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement en circonférence - Dispositif MFR de Sainte Montaine. | 47 |
| Figure 19 : Notes moyennes par clone en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 48 |
| Figure 20 : Note moyenne de coloration rouge en fonction de la note moyenne de déficit foliaire par clone dans la partie fonctionnelle du houppier en 2017 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens. 50 | 50 |
| Figure 21 : Note moyenne de rouge par clone dans le bas de l'arbre en fonction de la note moyenne de rouge dans le houppier fonctionnel en 2017 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens. | 50 |
| Figure 22 : Notes moyennes de dégâts par clone en 2017 en fonction des notes moyennes en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens. | 51 |
| Figure 23 : indice de dégâts cumulés en 2017 en fonction de l'accroissement relatif 2017/19 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 52 |
| Figure 24 : Structuration génétique du verger à graines de Sivens selon 7 groupes..... | 53 |
| Figure 25 : Structuration génétique du verger à graines de Sivens en 2 (graphique du haut) ou 4 groupes (graphique du bas). | 54 |
| Figure 26 : Circonférences moyennes par famille en 2018 – Verger de pin laricio de Corse origine Corse..... | 56 |

| | |
|---|----|
| Figure 27 : Indices de dégâts cumulés moyens par famille en fonction de la circonférence moyenne en 2018 – Verger de pin laricio de Corse origine Corse. | 57 |
| Figure 28 : Circonférences moyennes en 2019 par familles – Verger de pin laricio de Corse origine Centre. | 58 |
| Figure 29 : Indices de dégâts cumulés moyen en fonction de la circonférence moyenne par famille en 2019 – Verger de pin laricio de Corse origine Centre. | 58 |
| Figure 30 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Test 2-429-1 en FD d'Orléans. Pin laricio de Corse – Île de Beauté. | 60 |
| Figure 31 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés mesurés. Test 2-428-1 et 2-426-2 en FD d'Orléans. Pin laricio de Corse – origine Centre. | 61 |
| Figure 32 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés mesurés. Test 2-426-3 en Aquitaine. Pin laricio de Corse – origine Centre. | 61 |
| Figure 33 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Île de Beauté. | 62 |
| Figure 34 : Classement des provenances d'origine selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Île de Beauté. | 62 |
| Figure 35 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Centre. | 63 |
| Figure 36 : Niveau de résistance à Diplodia pinea par famille de demi-frères. Verger de pin laricio de Corse origine Centre à Vayrières. | 64 |
| Figure 37 : Sensibilité à la DNB en fonction du niveau de résistance à Diplodia pinea par famille de demi-frères. Verger de pin laricio de Corse origine Centre à Vayrières. | 64 |
| Figure 38 : Impact de la variété sur l'Indice de Dégâts cumulés. Test 1-429-2 en Aquitaine. | 65 |
| Figure 39 : Variation de l'IDC selon les trois groupes de variétés. Test de provenances du Rousset (33). | 66 |
| Figure 40 : Effet massif d'origine sur l'IDC. Test de provenances du Rousset (33). | 66 |
| Figure 41 : Effet massif d'origine sur l'IDC. Test de provenances d'Orléans (45). | 67 |
| Figure 42 : Effet provenance sur l'IDC. Test de provenances du Rousset (33). | 67 |
| Figure 43 : IDC moyen estimé en fonction de la circonférence moyenne selon les provenances. Test de provenances du Rousset (33). | 68 |
| Figure 44 : Effet provenance sur l'IDC. Test de provenances d'Orléans (45). | 68 |
| Figure 45 : IDC moyen estimé en fonction de la circonférence moyenne selon les provenances. Test de provenances d'Orléans. | 68 |
| Figure 46 : Effet massif sur l'IDC. Tests de provenances du Rousset (33) et d'Orléans (45) regroupés. | 69 |
| Figure 47 : Effet provenance sur l'IDC. Tests de provenances du Rousset (33) et d'Orléans regroupés. | 69 |
| Figure 48 : Exemple de photographies de rameaux de Pinus nigra collectés dans le dispositif de Pomet en avril 2015 et diversement atteints par la maladie des bandes rouges. | 71 |

3 Effet des pratiques sylvicoles sur la maladie des bandes rouges

| | |
|--|----|
| Figure 49 : Localisation des dispositifs d'expérimentation sylvicole répertoriés pour le pin laricio. Les points gris figurent les peuplements purs et réguliers de pin laricio inventoriés par l'IGN. | 78 |
| Figure 50 : Evolution moyenne des symptômes de la maladie notés de 2015 à 2017 au niveau arbre. | 80 |
| Figure 51 : Evolution moyenne de l'Indice de Dégâts Cumulés notés de 2015 à 2017 au niveau arbre. | 80 |
| Figure 52 : Répartition des arbres notés au sein des 17 peuplements sélectionnés en fonction de la sévérité des symptômes de la maladie des bandes rouges notés dans le houppier fonctionnel au printemps 2015. | 81 |
| Figure 53 : Proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel au printemps 2015 en fonction du statut social des arbres (variable centrée). | 82 |

| | |
|---|----|
| Figure 54 : Magnitude des effets des différents facteurs expliquant la proportion de dégâts cumulés de la maladie des bandes rouges à l'échelle de l'arbre. | 83 |
| Figure 55 : Comparaison des prédictions du modèle (effets fixes) avec les valeurs moyennes observées par catégories de statut social. | 84 |
| Figure 56 : Evolution de la position sociale des arbres au sein du peuplement selon le niveau d'atteinte par la maladie des bandes rouges en 2014, toutes placettes confondues. | 85 |
| Figure 57 : Taux de mortalité cumulée enregistrés sur la période de 3 ans à l'échelle du peuplement en fonction du facteur d'espacement en début de période (2014). | 86 |
| Figure 58 : Taux de mortalité cumulée de l'échantillon en fonction de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel en début de période (2014) pour différentes classes de facteur d'espacement. | 87 |
| Figure 59 : Taux de mortalité cumulée de l'échantillon en fonction de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel en début de période (2014) pour différentes classes de statut social. | 87 |
| Figure 60 : effet de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel sur la probabilité de mortalité des arbres : (a) dans les peuplements très denses (S%=15) | 88 |
| Figure 61 : Magnitude des effets des différents facteurs retenus dans le modèle | 91 |
| Figure 62 : Influence de l'interaction entre IDC et facteur d'espacement sur l'accroissement cumulé sur le rayon. | 91 |
| Figure 63 : Influence de l'interaction entre IDC et facteur d'espacement sur l'accroissement cumulé sur le rayon. Les textes en noir ou vert représentent la variation d'accroissement en mm entre 10 et 50 % d'IDC et les textes en rouge la proportion de l'accroissement perdu. | 92 |
| Figure 64 : Distribution des placettes selon l'IDC peuplement au printemps 2015. | 93 |
| Figure 65 : Magnitude des effets des différents facteurs expliquant l'indice de dégâts cumulés (IDC) au printemps 2015 à l'échelle du peuplement. | 95 |
| Figure 66 : Effet de la variété sur l'indice de dégâts cumulés (IDC) au printemps 2015 à l'échelle du peuplement. | 95 |
| Figure 67 : Effet de l'IDC au niveau peuplement sur l'accroissement annuel en surface terrière (m ² /ha). Période 2014-2017. | 96 |
| Figure 68 : Proportion de l'accroissement annuel en surface terrière perdu en fonction de l'IDC (estimé au niveau peuplement). | 97 |
| Figure 69 : Effet de la variété sur la proportion de l'accroissement en surface terrière perdu en fonction de l'IDC (estimé au niveau peuplement). | 98 |
| Figure 70 : Effet de l'interaction entre l'IDC et le facteur d'espacement sur la proportion de l'accroissement en surface terrière perdu. | 98 |
| Figure 71 : proportion de l'accroissement annuel en surface terrière perdu en fonction du facteur d'espacement en début de période (estimé au niveau peuplement). | 99 |

4 Effets des conditions microclimatiques sur la maladie des bandes rouges

| | |
|--|-----|
| Figure 72 : Dispositif expérimental en FD de Lamotte-Beuvron (parcelle 158). | 103 |
| Figure 73 : Matériels de mesure microclimatique installés dans la parcelle de pin laricio : | 104 |
| Figure 74 : Mise en place des matériels de mesures microclimatiques dans les pins laricio du dispositif expérimental (GIS coop) installé en parcelle 158, FD de Lamotte-Beuvron. | 104 |
| Figure 75 : Relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon leur installation du côté nord ou sud des arbres support pour la température (a), l'humidité relative (b), la durée d'humectation totale (pluie et rosée) pour la modalité CLAIRE (c) et pour la modalité DENSE (d). | 106 |
| Figure 76 : Relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement, à gauche pour la température, à droite pour l'humidité relative. | 107 |
| Figure 77 : Durée d'humectation provoquée par la rosée en fonction de la densité du peuplement : à gauche, relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement, et à droite, variation au cours de l'année selon des périodes de 15 jours. | 107 |

Figure 78 : Rayonnement moyen mesuré selon la densité du peuplement : à gauche, variation selon les périodes de 15 jours, à droite relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement..... 107

5 Etude de la variabilité annuelle de la croissance radiale du pin laricio en lien avec le climat et la maladie des bandes rouges

Figure 79 : Répartition de l'échantillon carotté par scénario de densité..... 112

Figure 80 : Répartition de l'échantillon carotté selon la variété..... 112

Figure 81 : Accroissement moyen annuel des arbres carottés sur la période 2015-2017 en fonction de leur classement en état sanitaire (IDC au printemps 2015)..... 113

LISTE DES TABLEAUX

1 Effet des conditions pédoclimatiques sur le développement de la maladie des bandes rouges

| | |
|--|----|
| Tableau 1 : Caractéristiques principales des placettes de l'échantillon final..... | 21 |
| Tableau 2 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables dendrométriques avec le déficit foliaire du houppier notable. | 21 |
| Tableau 3 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables décrivant la placette et le sol avec le déficit foliaire du houppier notable..... | 22 |
| Tableau 4 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables décrivant l'environnement des placettes et l'accompagnement au sein des placettes avec le déficit foliaire du houppier notable..... | 22 |
| Tableau 5 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle de régression multiple du déficit foliaire. | 25 |
| Tableau 6 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle de régression multiple pour la coloration rouge..... | 28 |

2 Effet de l'origine génétique sur la maladie des bandes rouges

| | |
|---|----|
| Tableau 7 : Composition des dispositifs d'évaluation des MFR pour le pin laricio. | 38 |
| Tableau 8 : Caractéristiques des tests homologues de descendance utilisés. | 39 |
| Tableau 9 : Caractéristiques de l'échantillon utilisé dans les tests homologues de descendance. | 39 |
| Tableau 10 : Caractéristiques des tests de provenances utilisés. | 40 |
| Tableau 11 : Caractéristiques de l'échantillon utilisé dans les tests de provenances. | 40 |
| Tableau 12 : Mesures réalisées dans les tests d'évaluation des MFR..... | 41 |
| Tableau 13 : Mesures réalisées dans les vergers à graines d'Etat. | 41 |
| Tableau 14 : Mesures réalisées dans les tests homologues des vergers à graines d'Etat. | 41 |
| Tableau 15 : Mesures réalisées dans les tests de provenances. | 41 |
| Tableau 16 : Moyennes par provenance et par origine en 2018 – Dispositif MFR des Barres. | 43 |
| Tableau 17 : Moyennes par provenance et par origine en 2019 – Dispositif MFR des Barres. | 44 |
| Tableau 18 : Analyses de variance des données 2018 – Dispositif MFR des Barres. | 44 |
| Tableau 19 : Analyses de variance des données 2019 – Dispositif MFR des Barres. | 45 |
| Tableau 20 : Analyse de variance de l'accroissement 2018/2019 – Dispositif MFR des Barres. | 45 |
| Tableau 21 : Analyses de variance des données 2019 – Dispositif MFR de Sainte Montaine..... | 46 |
| Tableau 22 : Analyse de variance de l'accroissement relatif 2014/2019 - Dispositif MFR de Sainte Montaine. | 46 |
| Tableau 23 : catégorie de niveaux d'attaques notés en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 48 |
| Tableau 24 : Répartition des ramets notés selon la note simplifiée d'attaque et notes moyennes de présence de maladie des bandes rouges en 2015 par clone - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 49 |
| Tableau 25 : Analyses de variance pour le verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 51 |
| Tableau 26 : Analyses de variance pour les deux périodes d'accroissement mesurées dans le verger de pin laricio de Calabre de Sivens..... | 52 |
| Tableau 27 : Identification taxonomique des clones du verger de Sivens sur la base de l'analyse génétique réalisée par l'INRA..... | 55 |
| Tableau 28 : Analyses de variance par caractère dans le verger de pin laricio de Corse origine Corse. | 56 |
| Tableau 29 : Analyses de variance par caractère dans le verger de pin laricio de Corse origine Centre. | 57 |
| Tableau 30 : Récapitulatifs des mesures réalisées dans les tests homologues de descendance..... | 59 |

| | |
|--|----|
| Tableau 31 : Récapitulatifs des mesures réalisées dans les tests de provenances..... | 65 |
| Tableau 32 : Fréquence de classement des rameaux selon la provenance et la présence de symptômes de la maladie des bandes rouges. | 70 |

3 Effet des pratiques sylvicoles sur la maladie des bandes rouges

| | |
|---|----|
| Tableau 33 : Principales caractéristiques dendrométriques des placettes et des arbres échantillons utilisés dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole. | 78 |
| Tableau 34 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle linéaire mixte de l'indice de dégât cumulé pour l'année 2015. | 83 |
| Tableau 35 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle de mortalité..... | 88 |
| Tableau 36 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle d'accroissement individuel. | 90 |
| Tableau 37 : Indices de Dégâts Cumulés (IDC) estimés au niveau peuplement dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole. | 93 |
| Tableau 38 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle de l'indice de dégât cumulé pour l'année 2015 à l'échelle peuplement..... | 94 |
| Tableau 39 : Accroissement radial et accroissements en surface terrière mesurés dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole sur la période de suivi de 3 ans.. | 96 |

4 Effets des conditions microclimatiques sur la maladie des bandes rouges

| | |
|---|-----|
| Tableau 40 : Données microclimatiques acquises sur la période du 09 mars au 06 décembre 2018. | 105 |
|---|-----|

5 Etude de la variabilité annuelle de la croissance radiale du pin laricio en lien avec le climat et la maladie des bandes rouges

| | |
|---|-----|
| Tableau 41 : Répartition de l'échantillon carotté selon le type d'échantillonnage. | 111 |
|---|-----|

0 INTRODUCTION

La maladie des bandes rouges est une maladie foliaire des résineux, et plus spécifiquement des pins, particulièrement étudiée dans l'hémisphère sud, où elle engendre des dégâts depuis de nombreuses décennies (Watt et al. 2009). Dans l'hémisphère nord, la maladie est considérée émergente depuis la fin des années 1990 et sont observées simultanément la multiplication des espèces sensibles à la maladie d'une part et l'extension des zones géographiques atteintes d'autre part (Brown et Webber 2008, Woods et al. 2005, Barnes et al. 2008, Watt et al. 2009). Dans les secteurs concernés par la maladie, la sévérité des dégâts s'intensifie, et cela en lien avec le changement climatique selon plusieurs auteurs (Woods et al. 2005, Welsh et al. 2014, Watt et al. 2011).

La maladie des bandes rouges est décrite en France dès 1966 (Morelet 1967, arboretum d'Amance à Nancy). Mais elle n'est alors qu'anecdotique. Elle devient réellement problématique au milieu des années 90 dans le Sud-Ouest d'abord, puis au début des années 2000 dans le Nord-Ouest (DSF 2016). La maladie implique deux espèces de champignon du genre *Dothistroma* : *D. septosporum* et *D. pini*. Les deux espèces sont présentes en France mais leur répartition à travers le pays n'est pas identique (Fabre et al. 2012).

En France, les signalements de la maladie des bandes rouges concernent très majoritairement le pin laricio (Piou et al. 2015). Il est classé parmi les essences reconnues très sensibles à la maladie des bandes rouges (Watt et al. 2009).

Le pin laricio a été une essence largement utilisée en boisement et reboisement dans les régions de plaine, en Centre-Val de Loire et Pays de la Loire notamment, au point d'en avoir occupé la première place ces dernières décennies (Lebourgeois 1995). Dans la continuité de l'important programme d'amélioration génétique et de création variétale conduit depuis les années 1970, de nombreux travaux scientifiques lui ont été dédiés en France à partir des années 1980 et jusqu'à aujourd'hui pour acquérir des connaissances et proposer des outils d'aide à la décision aux gestionnaires forestiers : étude autécologique (Gilbert et al. 1996), étude dendroécologique (Lebourgeois 1995), modélisation de la croissance et de la qualité des bois (Meredieu 1998).

Au milieu des années 1990 et avec l'émergence de problèmes climatiques et d'hypothèses de scénarios de réchauffement, le pin laricio apparaissait comme une essence susceptible de pouvoir être utilisée dans une gamme élargie de milieux en substitution à d'autres essences sensibles aux nouvelles conditions climatiques (Lebourgeois et Becker 1996). Cette perspective était encore envisagée récemment (Cheaib et al. 2012).

Face à la récurrence des attaques de maladie des bandes rouges depuis la fin des années 1990 et aux dégradations spectaculaires de l'état sanitaire des arbres qu'elle engendre (Aumonier 2002, DSF 2016), les questionnements se multiplient quant à l'avenir du pin laricio en France continentale (Piou et al. 2015). Sous l'égide du DSF, nous avons initié fin 2014 un vaste programme de recherche visant à mieux connaître les facteurs qui la favorisent et à évaluer les possibilités de réduction de l'impact de la maladie sur les pins laricio afin de proposer des stratégies de gestion permettant de lutter contre le développement de la maladie. Ainsi, nous avons parallèlement i) recherché les déterminants climatiques et environnementaux susceptibles d'influer sur le développement de la maladie, ii) étudié la possibilité de limiter la maladie par des stratégies de sélection des ressources génétiques basées sur leur sensibilité à la maladie et iii) analysé les conséquences de la maladie sur la croissance des arbres et des peuplements en lien avec la gestion de la densité des peuplements.

Le projet, intitulé DoLar, est ainsi divisé en trois actions, suivant les axes de recherche définis ci-dessus. Il s'appuie sur des données existantes issues de réseaux expérimentaux (GIS Coop, réseaux des programmes d'amélioration génétique) et d'observation de la ressource (IGN – Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental) ou de travaux de recherche antérieurs dans un souci de

valorisation des travaux déjà entrepris. Le projet a ainsi bénéficié de données déjà acquises selon des protocoles bien définis, et enrichies dans le cadre du projet.

Ces trois pistes de recherche, incluant elles-mêmes différents axes de travail, sont présentées séparément dans les trois premières parties de ce rapport.

Les parties 4 et 5 présentent deux pistes de recherche complémentaires, en lien avec la gestion sylvicole des peuplements (partie 3). Dans la partie 4, nous explorons le lien entre les conditions microclimatiques au sein des peuplements et la répartition des dommages liés à la maladie des bandes rouges entre les arbres. Dans la partie 5, nous décrivons la méthodologie de travail adoptée en vue d'étudier la variabilité annuelle de la croissance du pin laricio en fonction du climat et de la maladie des bandes rouges.

La dernière partie du rapport constitue une synthèse des principaux résultats à l'attention des décideurs et des gestionnaires forestiers.

1 EFFETS DES CONDITIONS PEDOCLIMATIQUES SUR LE DEVELOPPEMENT DE LA MALADIE DES BANDES ROUGES

1.1 Introduction

En France, les premières attaques importantes de maladie des bandes rouges sont enregistrées par le DSF dans les années 1990 dans les peuplements de pin Laricio de Corse qui s'avèrent alors particulièrement sensibles à ce pathogène. Elles ont régulièrement gagné en intensité ces dernières années, avec des écarts interannuels très importants.

Depuis la fin des années 1990, la sévérité de la maladie au Royaume-Uni (Brown et al. 2003) et en France (Fabre et al. 2012) a fluctué mais n'est pas retombée en dessous des niveaux antérieurs à 1997. Ces données incitent à penser que la maladie des bandes rouges pourrait avoir de graves conséquences pour l'avenir du pin Laricio, de son développement au sein de la filière bois française. Elle limiterait également la gamme d'essences potentielles dans des stations où le choix est déjà très limité.

Les variations d'intensité d'attaques entre les années et entre les régions enregistrées par le DSF laissent penser que des variations climatiques et stationnelles peuvent avoir une influence sur le développement du champignon. Les études bibliographiques sont nombreuses sur le fonctionnement du pathogène et sa relation aux événements climatiques. Elles sont plus rares et souvent plus anciennes pour ce qui concerne l'étude des variables stationnelles.

1.2 Objectif

L'objectif de cette tâche est d'identifier les conditions pédoclimatiques favorables ou défavorables au développement de la maladie des bandes rouges dans les régions Centre-Val de Loire et Pays de la Loire. Cette étude porte sur un large panel de peuplements forestiers croissant dans des conditions pédologiques et climatiques variées, à l'échelle de ces deux régions.

Elle constitue une étape pour mieux comprendre la répartition des dégâts et permettre d'établir quelques recommandations à l'usage des gestionnaires ou décideurs, visant à limiter l'extension de la maladie.

1.3 Méthodologie appliquée

La méthodologie appliquée est décrite précisément dans le mémoire de stage de fin d'étude établi par D. Balay (Balay 2016) dans le cadre du master Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et l'Environnement (FAGE), spécialité Bois, Forêt et Développement durable (BFD), préparé à AgroParisTech (Nancy). La présentation ci-après n'est donc que synthétique.

1.3.1 Stratégie d'échantillonnage

Deux jeux de placettes temporaires préexistants sont utilisés car ils permettent de disposer de données phytoécologiques acquises.

Le premier provient des études autécologique et dendrochronologique conduites au milieu des années 1990 afin de préciser le comportement du pin laricio de Corse dans le secteur ligérien (Gilbert et al. 1996, Lebourgeois 1995). 400 relevés phytoécologiques et dendrométriques avaient été réalisés selon un plan d'échantillonnage stratifié par contexte stationnel. 255 de ces relevés sont situés dans les Pays de la Loire et 145 en région Centre-Val de Loire. Ils ont majoritairement été réalisés dans des peuplements âgés de 20 à 45 ans en 1992/1993 (342 placettes).

Le second jeu de placettes correspond aux placettes d'observation de l'IGN installées et décrites entre 2005 et 2013, dans les régions Centre - Val de Loire et Pays de la Loire dans le cadre des

campagnes annuelles d'inventaire forestier. L'utilisation de cette seconde source vise principalement les gammes d'âges non représentées dans les études autécologique et dendrochronologique. Les 156 placettes concernées répondent donc aux critères suivants :

- pin laricio de Corse relevée comme essence principale
- Taux de couvert libre du pin laricio supérieur à 75%
- Structure classée en futaie régulière
- Classe d'âge inférieure à 40 ans au moment de la description et mesurée sur le pin laricio

A partir des principaux facteurs d'influence relevés dans la bibliographie sur le développement de la maladie des bandes rouges, un plan d'échantillonnage a été construit visant à sélectionner 4 placettes par croisement de classes de facteurs. Les variables de stratification retenues dans la sélection des placettes sont :

- au niveau du peuplement, l'âge actuel, selon 2 classes : [0,35 ans [et [35, 70 ans[
- au niveau climatique, les précipitations cumulées de juin à août (normales trentenaires 1981-2010 Aurélhy), selon 3 classes : [110, 140 mm[, [140, 165 mm[et [165, 210 mm[
- au niveau hydrique, la réserve utile maximale (calculée selon la méthode Almajou (Piedallu et al. 2011), à partir des descriptions pédologiques des placettes) selon 3 classes : [10, 50 mm[, [50, 80 mm[et [80, 100 mm[
- au niveau trophique, le taux de saturation, calculé à partir des inventaires floristiques et des valeurs indicatrices de chaque espèce issues de la base de données EcoPlant7 (Gégout et al 2005) selon 3 classes : [0, 30%[, [30, 50%[et [50, 100%[.

La sélection des placettes au sein de chaque strate d'échantillonnage a été réalisée par tirage aléatoire, en premier lieu au sein des placettes de l'étude autoécologique, puis au sein des placettes de l'IGN.

Sur l'échantillon théorique ainsi constitué de 216 placettes (certaines strates étant peu représentées), 164 placettes ont été installées et mesurées entre février et avril 2016 dans les deux régions.

1.3.2 Acquisition des données

De très nombreuses données ont été compilées à partir de sources différentes selon leur nature.

Les données dendrométriques ont été calculées à partir des mesures réalisées en 2015 et 2016 au niveau placette et au niveau arbre, à l'exception de certaines variables, comme l'âge par exemple, actualisé à partir de l'âge extrait des études à l'origine des placettes temporaires (études autécologique et dendrochronologique, IGN).

Les symptômes de la maladie des bandes rouges ont été évalués au printemps 2016 en appliquant le protocole établi par le DSF (annexes 1 et 2) sur un échantillon d'arbres sélectionnés aléatoirement au sein de chaque placette. Les données sont exploitables au niveau arbre et permettent une évaluation de niveau placette.

Les données phytoécologiques sont extraites des études antérieures, à l'origine des placettes temporaires, c'est-à-dire soit des études autécologique et dendrochronologique soit des relevés de l'IGN. La nature des données disponibles et les protocoles de description utilisés étant très différents selon la source des données, seules quelques variables phytoécologiques ont pu être utilisées en procédant à un travail d'harmonisation de ces données. Des variables bioindiquées ont été calculées en utilisant la base de données EcoPlant7 (Gégout et al. 2005).

Différentes variables climatiques ont été calculées pour chaque placette et sur des périodes mensuelles, saisonnières, annuelles ou pluriannuelles à partir des données spatialisées quotidiennes du modèle Safran, fournies par Météo-France (Quintana-Segui et al. 2008).

Les données sur l'environnement des placettes proviennent pour partie de notations réalisées en 2016 sur la végétation d'accompagnement au sein des placettes ou sur l'environnement immédiat des placettes et pour partie des résultats d'inventaire de l'IGN à l'échelle du département ou de la sylvoécocorégion (SER).

1.3.3 Analyses des données

La sévérité de la maladie des bandes rouges a été appréciée au moyen de deux critères calculés à l'échelle de la placette, à partir des données mesurées ou notées au niveau arbre. Il s'agit du déficit foliaire et de la proportion de coloration rouge. Ils correspondent respectivement au rapport entre volume de houppier perdu ou rouge et volume de houppier normal, restreints à la partie de houppier fonctionnelle. Un indice de dégâts cumulés (Mullet et al. 2016), l'IDC, calculé en additionnant les dégâts de déficit et de coloration rouge anormale du houppier fonctionnel a permis d'obtenir une note de sévérité globale (voir calcul page 71).

Pour l'étude, les résultats de l'IDC se distinguant au final peu de ceux du déficit foliaire seul, nous n'avons pas poursuivi avec cette variable et préféré conserver pour l'analyse le déficit et la coloration. Nous avons choisi d'analyser séparément ces deux critères puisqu'ils sont susceptibles de rendre compte de phénomènes agissant sur des échelles temporelles différentes. Le déficit foliaire intègre ainsi la sévérité passée de la maladie et d'autres phénomènes (biotiques et abiotiques) sur la période 2013-2015 alors que la coloration rouge reflète majoritairement l'infection de 2015 par la maladie. Les tester indépendamment augmentait l'opportunité de faire ressortir davantage de variables explicatives.

Après avoir exploré les données en ajustant pour chaque variable explicative un modèle linéaire simple, nous avons construit, pour chacun des critères (déficit foliaire et coloration rouge), un modèle de régression multiple. L'introduction des variables explicatives utilise la valeur de l'AIC (Akaike Information Criteria, qui permet de pénaliser les modèles en fonction du nombre de paramètres afin de satisfaire le critère de parcimonie), le niveau de signification de la variable introduite (p -value $< 0,05$) et la pertinence de la variable au regard de la variable à expliquer. Les variables retenues ne sont pas corrélées entre elles.

1.4 Résultats

Les analyses ont porté sur un échantillon de 149 placettes. La description complète de l'échantillon figure dans le mémoire de fin d'étude de D. Balay (2016). La figure 1 présente la stratification de l'échantillon final, le tableau 1 quelques caractéristiques principales.

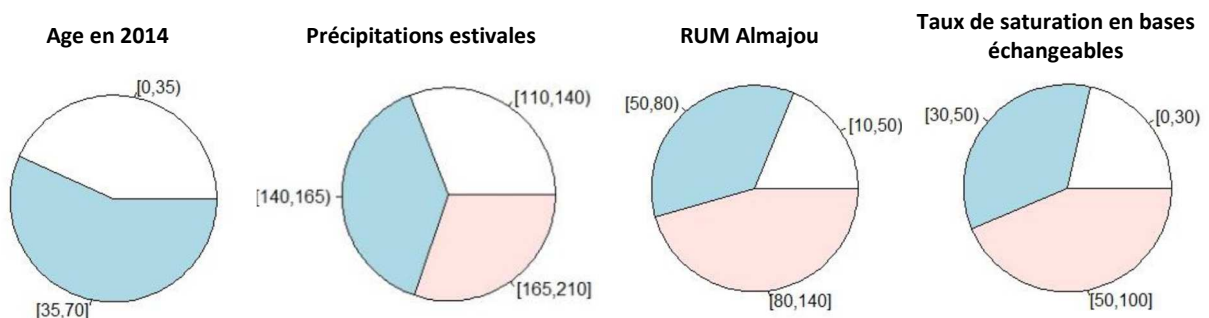


Figure 1 : Répartition des placettes par niveaux pour chacun des quatre facteurs de stratification de l'échantillon.

Tableau 1 : Caractéristiques principales des placettes de l'échantillon final.

| variable | moyenne | min - max |
|------------------------------|---------|---------------|
| Age (fin 2014) | 40 | 14.5 - 71 |
| S % | 26.7 | 16.5 – 42 |
| G/ha | 27.3 | 9.8 – 57.5 |
| N/ha | 566 | 193 – 1633 |
| Hdom | 18.9 | 8.7 – 27.2 |
| Cdom | 104 | 52 - 159 |
| Précipitation estivales (mm) | 152.2 | 124.1 – 201.1 |
| RUM (méthode Almajou) | 77.2 | 20.6 - 133 |
| S/T | 49.5 | 12.8 _ 100 |

1.4.1 Déficit foliaire du houppier notable mesuré en 2016

Les tableaux 2 à 4 délivrent les principaux résultats de modèles linéaires simples cherchant à expliquer le déficit foliaire du houppier notable par, respectivement, différentes catégories de facteurs représentant le peuplement et la placette, le sol, et le contexte environnemental. Les facteurs climatiques sont présentés dans la figure 2.

Tableau 2 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables dendrométriques avec le déficit foliaire du houppier notable. Les modèles sont classés selon la valeur de l'AIC : le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible.

| variable | AIC | coefficient | niveau de signification |
|-----------|---------|-------------|-------------------------|
| age total | 1112.47 | 0.346 | 0.0000 |
| Hdom | 1113.70 | 0.010 | 0.0000 |
| N/ha | 1121.74 | -0.013 | 0.0001 |
| Cdom | 1132.17 | 0.103 | 0.0156 |
| Cg | 1134.09 | 0.089 | 0.0464 |
| S % | 1135.43 | -29.001 | 0.1037 |
| G/ha | 1135.69 | -0.162 | 0.1218 |

Il existe une relation significative entre certaines caractéristiques du peuplement et le déficit foliaire. Le meilleur résultat est obtenu avec l'âge du peuplement (tableau 2). Ces caractéristiques se réfèrent généralement à la dimension globale des arbres, à l'exception du nombre de tiges par hectare mais celui-ci est cependant très fortement corrélé à l'âge (-0.67), ce qui explique vraisemblablement ce résultat.

Ainsi les indices de densité du peuplement (surface terrière, facteur d'espacement) rendant plutôt compte du niveau de compétition au sein du peuplement ne permettent pas d'expliquer le déficit foliaire.

Tableau 3 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables décrivant la placette et le sol avec le déficit foliaire du houppier notable. Le type de variable est soit QT (quantitatif), QL (qualitatif avec son nombre de niveaux). Classement selon la valeur de l'AIC : le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible.

| variable | type | AIC | coefficient | niveau de signification |
|-----------------------------------|-------|---------|-------------|-------------------------|
| C/N | QT | 1121.15 | 0.610 | 0.0000 |
| S/T | QT | 1124.96 | -0.159 | 0.0003 |
| pH | QT | 1127.27 | -3.482 | 0.0011 |
| altitude | QT | 1131.60 | 0.050 | 0.0113 |
| présence de calcaire | QL-2 | 1134.32 | 10.596 | 0.0529 |
| présence d'argile | QL-2 | 1136.23 | -2.489 | 0.1482 |
| pente | QT | 1137.29 | -0.313 | 0.3650 |
| présence d'hydromorphie | QL-3 | 1137.93 | -3.101 | 0.3410 |
| RUM (méthode AlMajou) | QT | 1138.12 | 0.004 | 0.9084 |
| présence d'une hydromorphie forte | QL-3 | 1139.86 | -0.557 | 0.8757 |
| topographie | QL- 4 | 1141.23 | -1.790 | 0.8311 |
| texture du 1e horizon | QL- 9 | 1143.70 | -2.747 | 0.4255 |

Parmi les variables décrivant la placette (tableau 3), seule l'altitude est retenue, les placettes à plus faible altitude présentant des niveaux de déficit foliaire plus faibles. On notera cependant que les altitudes de l'échantillon sont dans une gamme restreinte : 23 à 290 m. Ce résultat dénote sans doute de l'intervention de paramètres climatiques.

Au niveau pédologique (tableau 3), seul le niveau trophique explique significativement les variations de déficit foliaire. La proportion de déficit foliaire est plus faible dans les stations plus riches. On notera que les trois variables trophiques significatives (C/N, S/T et pH) sont des valeurs bio-indiquées (estimations indirectes grâce à la flore).

Aucune relation significative n'a pu être relevée avec des variables décrivant l'hydromorphie, la texture ou l'alimentation hydrique du sol. On notera cependant que les variables utilisées pour ces analyses sont, pour certaines, peu détaillées compte-tenu des contraintes liées au regroupement de deux sources de données différentes (nous avons dû harmoniser et donc souvent simplifier les codifications). Concernant la présence de calcaire, l'échantillon est réellement trop déséquilibré pour que l'on puisse interpréter le résultat (5 placettes seulement avec une présence de calcaire).

Tableau 4 : AIC, estimations des paramètres et niveaux de signification pour les modèles linéaires simples mettant en relation les variables décrivant l'environnement des placettes et l'accompagnement au sein des placettes avec le déficit foliaire du houppier notable.

Classement selon la valeur de l'AIC : le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible.

| variable | AIC | coefficient | niveau de signification |
|---|---------|-------------|-------------------------|
| Taux de boisement de la SER | 1129.53 | 15.445 | 0.0036 |
| Taux de boisement en pin laricio de la SER | 1132.64 | 175.076 | 0.0201 |
| imperméabilité moyenne de l'environnement | 1133.27 | -0.163 | 0.0289 |
| proportion de zones ouvertes de l'environnement | 1135.81 | -0.164 | 0.1314 |
| Taux de boisement en pin laricio du département | 1136.51 | 151.017 | 0.2065 |
| Hmoy de la strate arbustive | 1137.04 | 0.005 | 0.3012 |
| Taux de boisement en pin du département | 1137.78 | 34.386 | 0.5560 |
| Recouvrement de la strate arbustive | 1137.94 | 0.026 | 0.6669 |
| Hmoy relative de la strate arborée | 1138.11 | 0.106 | 0.9031 |
| Recouvrement de la strate arborée | 1138.12 | 0.007 | 0.9345 |
| nature dominante de l'environnement | 1143.22 | 13.292 | 0.7281 |

Le contexte environnemental des placettes, tel que décrit dans l'étude, influe peu sur le déficit foliaire (tableau 4). Trois variables seulement sont significatives. Il est difficile de départager le rôle recherché de contexte paysager d'autres effets régionaux, de type climatique par exemple. Malgré ce risque de confusion de facteurs, nous pouvons supposer que si le taux de boisement de la SER est élevé et constitué en majorité d'espèces sensibles à la maladie des bandes rouges, la quantité d'inoculum présent augmentera certainement, pouvant contribuer ainsi à expliquer l'augmentation des symptômes de la maladie. L'absence d'effet significatif du taux de boisement en pin laricio à l'échelle du département résulte sans doute de la juxtaposition de régions naturelles très différentes dans certains départements (Beauce et Sologne dans le Loir-et-Cher par exemple).

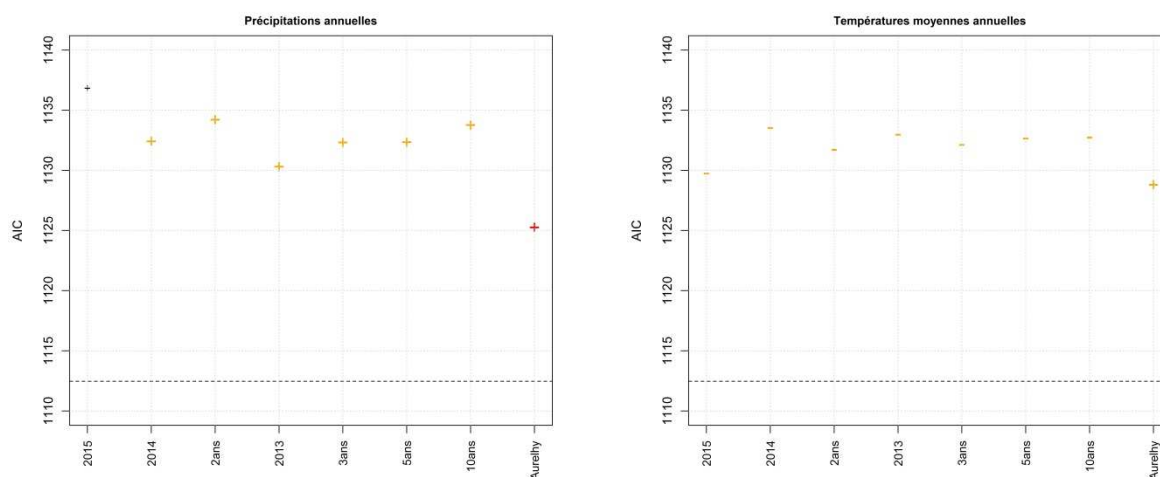


Figure 2 : AIC des modèles linéaires simples testant les précipitations annuelles (à gauche) et les températures annuelles (à droite) sur différentes périodes (années, groupes d'années avant 2016, période de 30 ans - Aurelhy 1981-2010).

Le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible. Les symboles (+ ou -) indiquent le sens de la relation entre la variable et le déficit foliaire. Les niveaux de signification apparaissent en couleurs : p-value >0.05 (ns), p-value <0.05, p-value <0.01.

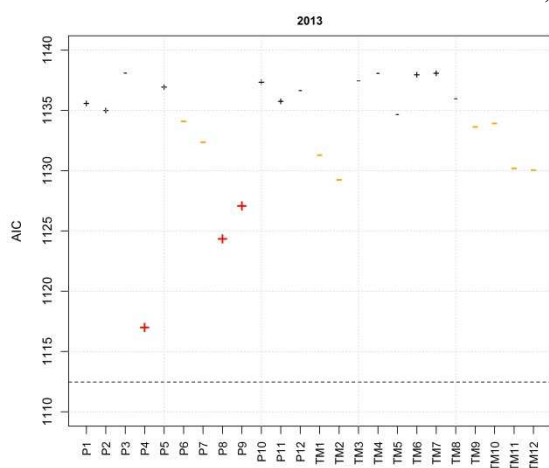


Figure 3 : AIC des modèles linéaires simples testant les variables climatiques mensuelles en 2013.

(P : précipitations cumulées pour chaque mois de l'année, TM : température moyenne pour chaque mois de l'année). Le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible. Les symboles (+ ou -) indiquent le sens de la relation entre la variable et le déficit foliaire. Les niveaux de signification apparaissent en couleurs : p-value >0.05 (ns), p-value <0.05, p-value <0.01.

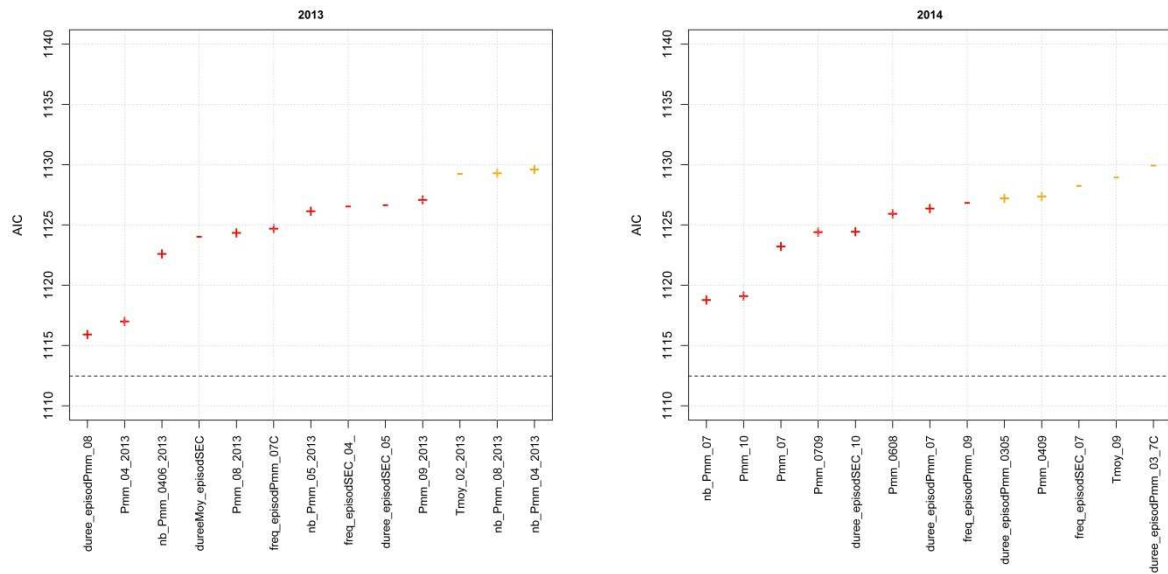


Figure 4 : Classement des AIC des modèles linéaires simples testant les variables climatiques pour 2013 (à gauche) et 2014 (à droite).

Le meilleur modèle possède l'AIC le plus faible. Les symboles (+ ou -) indiquent le sens de la relation entre la variable et le déficit foliaire. Les niveaux de signification apparaissent en couleurs : p-value >0.05 (ns), p-value <0.05, p-value <0.01. La description des variables se trouvent en annexe 1.

De très nombreuses variables climatiques ont un effet significatif sur le déficit foliaire moyen à l'échelle de la placette (figure 2). Les niveaux de précipitations sont plus explicatifs que les températures. Les niveaux explicatifs varient également avec les périodes considérées, infra-annuelles, annuelles ou pluriannuelles (figures 2, 3 et 4).

A l'échelle pluriannuelle, de meilleurs niveaux de signification sont obtenus avec la période de référence de 30 ans (données Aurelhy 1981-2010), couvrant cependant une période précédant les dégâts considérés dans cette étude. Sur cette période, les amplitudes climatiques entre les placettes sont plus prononcées, ce qui explique sans doute ce résultat.

A l'échelle infra-annuelle, les précipitations arrivent également en tête, mais avec des niveaux de signification variables selon les années.

Pour une année donnée, le déficit foliaire est également plus affecté par des variables liées aux précipitations : 10 variables en 2013 avec un niveau de signification inférieur à 0.001, 8 en 2014 par exemple (figure 4). Les variables de température obtiennent des niveaux de significations bien inférieurs (même s'ils sont significatifs au seuil de 95%). Il est à noter cependant que des variables impliquant pluviométrie et température arrivent également en bonne position (cumul ou fréquence de précipitations au-dessus d'un seuil de température par exemple).

Les variables relatives au vent ou au rayonnement ne se sont jamais révélées significatives sur notre échantillon.

1.4.2 Modèles prédictifs des dégâts causés par la maladie des bandes rouges

Comme pour les analyses précédentes, les modèles présentés dans les paragraphes suivants ont été établis sur l'ensemble des relevés réalisés dans les deux régions. La description complète de la méthodologie utilisée figure dans le mémoire de fin d'étude de D. Balay (2016).

Déficit foliaire du houppier notable

Quatre variables interagissant deux à deux expliquent 50% de la variabilité du déficit foliaire estimé au niveau placette : il s'agit d'une variable descriptive du peuplement (l'âge), de deux variables climatiques et d'une variable pédologique (tableau 5).

Tableau 5 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle de régression multiple du déficit foliaire.

P-value <0.05 (), p-value <0.01 (**), p-value <0.001 (***)*

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|--|-------------|-------------|--------------|
| constante | -51,9 | 31,09 | 0,097. |
| Age | -0,77 | 0,37 | 0,038* |
| Précipitations moyennes en avril sur 5 ans (mm) | 1,83 | 0,44 | 4.45e-05 *** |
| Fréquence des épisodes humides en juin sur 5 ans | -15,87 | 8,03 | 0.05. |
| Rapport C/N | 3,17 | 1,18 | 0.008** |
| Interaction âge/fréquence | -0,58 | 0,19 | 0,003** |
| Interaction Pluviométrie -C/N | -0,04 | 0,02 | 0,018* |

D'après les résultats du modèle, l'âge est la variable qui entraîne la plus grosse variation du déficit foliaire sur la gamme d'âge de l'échantillon (figure 5).

Les deux variables climatiques retenues concernent la pluviométrie du début de saison de végétation. Les précipitations cumulées du mois d'avril des 5 dernières années (2011 à 2015) augmentent très significativement le déficit foliaire. La fréquence des épisodes pluvieux de juin (+ de 3 jours consécutifs) des 5 dernières années intervient de manière moins significative.

Deux variables pédologiques sont ressorties significativement : le rapport Carbone/Azote (C/N) et le pH. Toutes deux étant corrélées, nous avons retenu celle dont l'AIC était le plus faible. Les valeurs du C/N de l'échantillon varient de 10 à 35,3. Le déficit foliaire est d'autant plus grand que la fertilité minérale des sols est faible.

La figure 5 représente les variations du déficit foliaire pour chaque variable explicative du modèle, les autres variables et interactions étant fixées à leur moyenne. Le déficit foliaire augmente avec le vieillissement des peuplements, les précipitations du mois d'avril, la fréquence des épisodes pluvieux de juin et la diminution de la richesse trophique du sol. On constate ainsi que les variations observées du déficit foliaire sont de 19.6, 17.8, 10.7 et 9.1% respectivement pour l'âge, les précipitations du mois d'avril sur 5 ans, la fréquence des épisodes pluvieux du mois de juin sur 5 ans et le rapport C/N, sur la gamme des valeurs observées de la variable concernée.

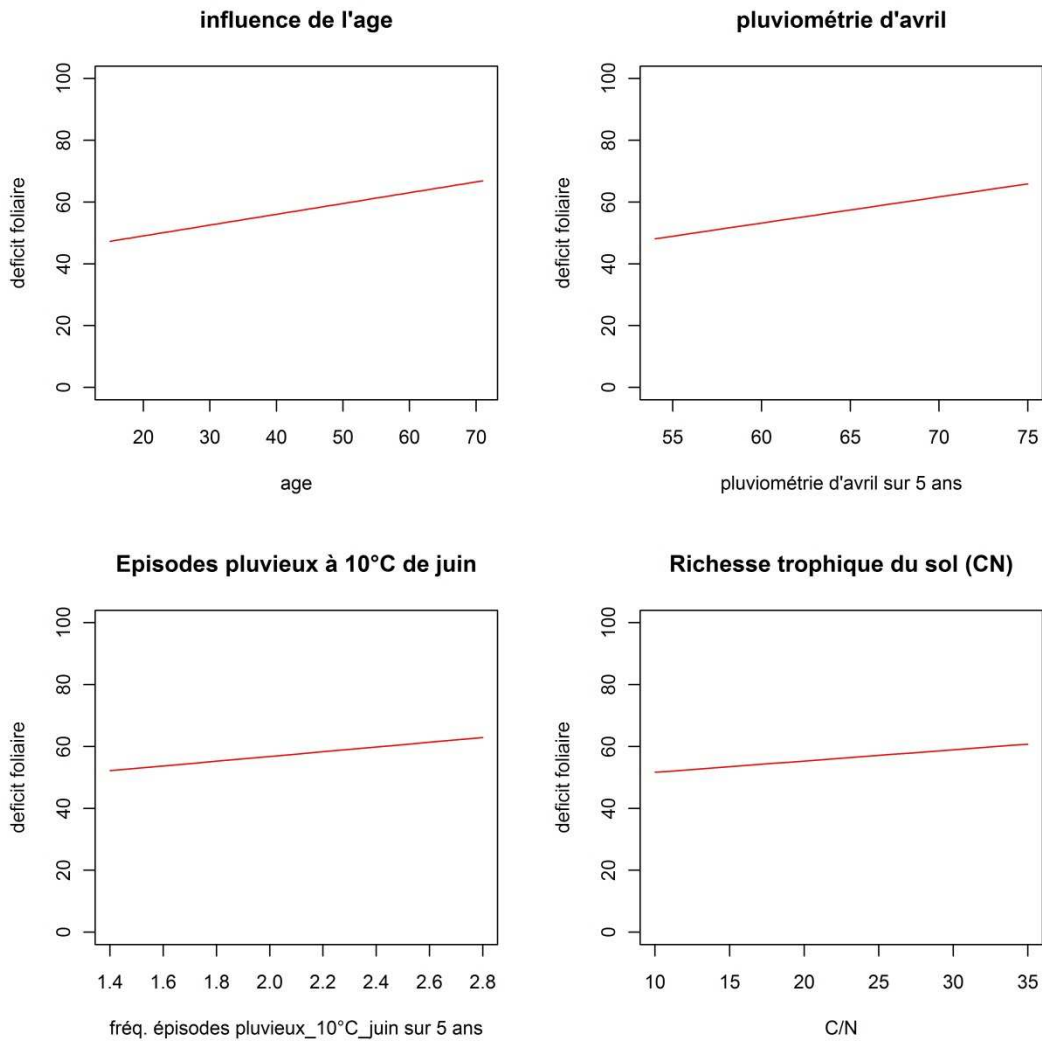


Figure 5 : Variation du déficit foliaire du peuplement induite individuellement par chacun des facteurs du modèle sur la gamme des valeurs observées de l'échantillon. Les trois autres facteurs sont fixés à leur moyenne observée sur l'échantillon.

- Ces variables présentent des interactions significatives deux à deux semblant indiquer que (figure 6) :
- l'influence de l'âge sur le déficit foliaire varie selon le niveau de fréquence des épisodes pluvieux de juin. Ainsi, lorsque les fréquences sont faibles (figure 6 en haut à gauche, droites en vert clair), l'âge impacte très faiblement le déficit foliaire.
 - Au contraire, lorsque les fréquences des épisodes pluvieux de juin dépassent $\pm 1,9$ épisodes/mois alors l'augmentation de l'âge impacte d'autant plus le déficit foliaire.
 - Le déficit foliaire est plus faible dans les stations de bons niveaux trophiques (C/N $< \pm 20$) lorsque la pluviométrie d'avril est inférieure à 60mm. Cet effet disparaît lorsque la pluviométrie dépasse ce seuil (figure 6 en bas à droite).
 - Les précipitations d'avril augmentent le déficit, mais lorsque le C/N est important (maximal, figure 6 en bas à gauche, droite en noir), les précipitations n'ont plus d'influence : le déficit est toujours élevé.

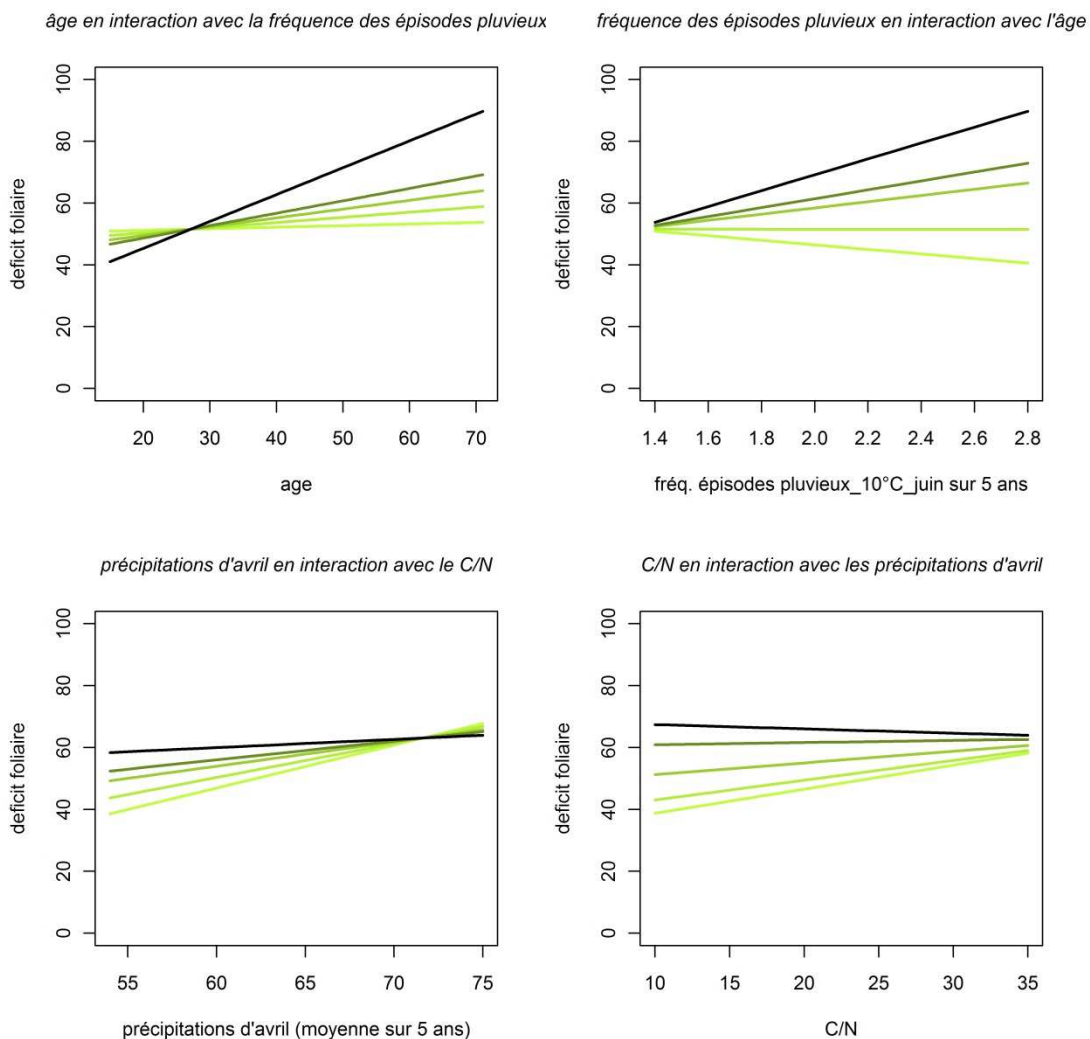


Figure 6 : Influence des interactions sur les niveaux de déficit foliaire.
L'intensité de la couleur varie avec le niveau de la variable utilisée en interaction (minimum, 1^e quartile, médiane, 3^e quartile et maximum).

Ainsi, le cumul de facteurs de stress ou de facteurs favorables au développement de *Dothistroma*, quels qu'ils soient : niveau trophique faible, précipitations importantes, augmentation de l'âge, entraîne une augmentation du déficit foliaire à l'échelle du peuplement.

Coloration rouge anormale observée en 2016

Le modèle de régression obtenu explique 24% de la variabilité de la proportion de coloration rouge anormale à l'échelle de la placette. Trois variables seulement ont été retenues : deux variables climatiques et une variable dendrométrique (tableau 6). La proportion de coloration rouge est notée sur l'ensemble des aiguilles présentes, quelle que soit leur année de formation (2013, 2014 ou 2015, mais il reste généralement peu d'aiguilles de 3 ans).

Tableau 6 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle de régression multiple pour la coloration rouge.

p-value <0.05 (*), *p-value* <0.01 (**), *p-value* <0.001 (***)

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|--|-------------|-------------|-------------|
| Constante | 2,19 | | 2.44e-05*** |
| Durée des épisodes secs en août 2015 | -0,21 | 1.58 | 1.43e-05*** |
| Fréquence des épisodes humides à + de 7°C en mai en 2014 | 0,32 | 0,78 | 0.001 ** |
| Facteur d'espacement | 3,28 | 0.06 | 0.016 * |

La durée des épisodes secs en août 2015 diminue significativement la proportion de coloration rouge anormale, tandis que la fréquence des épisodes pluvieux de plus de 3 jours avec une température supérieure à 7°C en mai 2014 l'augmente.

La durée des épisodes secs en août 2015 varie de 0 à 9 jours, avec une moyenne de 5 jours. Les épisodes pluvieux en mai 2014 se produisent en moyenne 2,9 [2 à 5] fois. La proportion de coloration rouge augmente avec le facteur d'espacement (S%) contrairement à ce qui était attendu (l'étude de la densité du peuplement fera l'objet de la partie 3). Ce facteur d'espacement est significatif mais peu explicatif, comme l'illustre la figure 7. Sa contribution au R² reste faible. Ainsi, les variations observées de la proportion de coloration rouge sont de 16.6, 6.1 et 5.1% respectivement pour les épisodes secs en août 2015, la fréquence des épisodes pluvieux en mai 2014 et le facteur d'espacement, sur la gamme des valeurs observées de la variable explicative concernée.

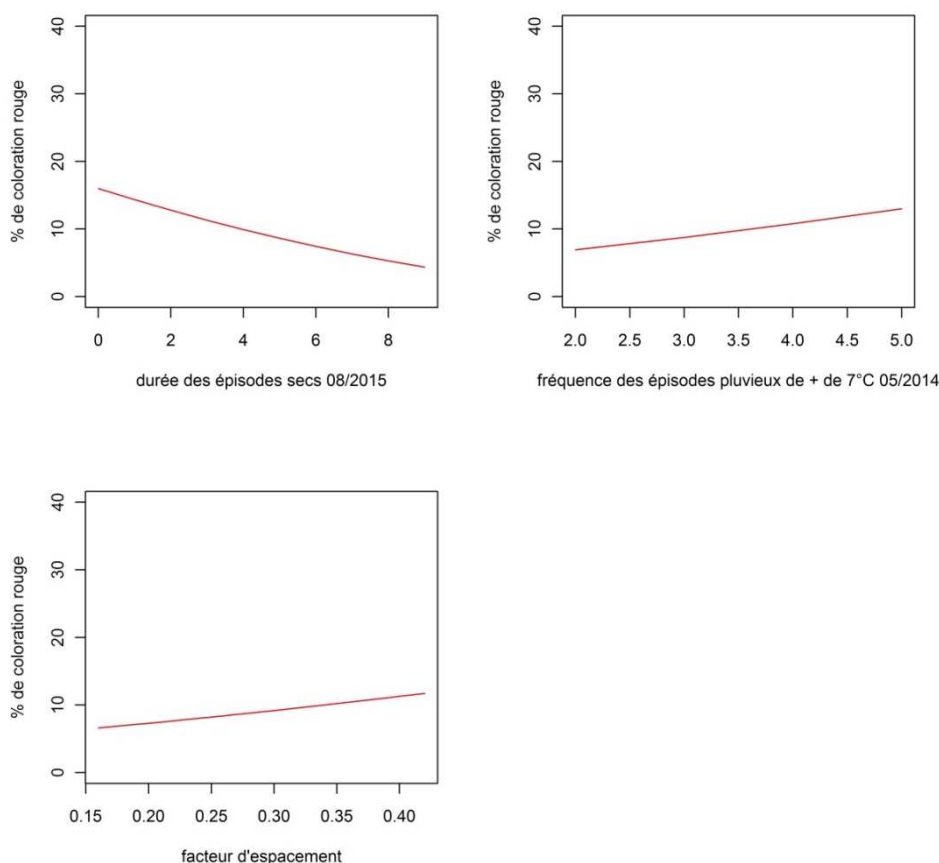


Figure 7 : Variation de la coloration rouge du peuplement induite individuellement par chacun des facteurs du modèle de régression multiple sur la gamme des valeurs observées de l'échantillon. Les deux autres facteurs sont fixés à leur moyenne observée sur l'échantillon.

1.5 Discussion

A partir d'une sélection de 149 placettes réparties sur deux régions administratives et 12 sylvoécotons (SER) et d'une notation des symptômes de la maladie des bandes rouges réalisés au printemps 2016, année fortement moins marquée que les années précédentes, nous avons **identifié sept facteurs influençant significativement les deux symptômes associés à la maladie des bandes rouges** : la proportion de déficit foliaire et la proportion de coloration rouge anormale dans le houppier fonctionnel.

Après une critique du protocole, les variables de sensibilité à la maladie des bandes rouges mises en évidence seront examinées.

1.5.1 Critiques du protocole

La notation de la sévérité de la maladie des bandes rouges telle que nous l'avons réalisée, sur une période restreinte et sur un grand nombre de parcelles pourrait avoir eu une incidence sur nos résultats. Nous pensons que l'absence de coloration rouge liée au développement de *Dothistroma* en ce début d'année 2016 aura sérieusement influencé la notation de la sévérité. En effet si l'année 2015 a été l'année de plus fort signalement de symptômes par le DSF à l'échelle nationale depuis 2007, l'année 2016 est une année où les pins présentent moins de symptômes (DSF 2016). En comparant cette étude avec d'autres études visant à expliquer la sévérité de la maladie par des conditions environnementales (Eldridge et al. 1981, Welsh et al. 2009, Watt et al. 2011, Rodas et al.

2016), nous pouvons remarquer qu'elles se déroulent en général sur plusieurs années (Watt et al. 2011, Rodas et al. 2016) et sur un nombre de sites restreints. A l'inverse, les notations pour cette étude ont été réalisées au printemps d'une seule année, mais sur une grande diversité de milieux et en connaissant au niveau national le niveau de prévalence de la maladie (suivi du DSF au niveau national).

Le protocole de notation a pu également impacter les résultats obtenus. La particularité du protocole du DSF, intégrant la variabilité fonctionnelle des 3 années d'aiguilles permet d'avoir des données à analyser à partir des variables climatiques de 2013 à 2015. Une notation du déficit foliaire et de la coloration par année d'aiguilles aurait peut-être permis d'obtenir des modèles plus explicatifs, mais aurait été plus difficile à réaliser dans le temps imparti.

Nous avons apporté un soin particulier aux notations, afin d'en limiter les biais : 2 notateurs pour l'ensemble des notes (pas d'effet notateur constaté), prise en compte d'autres pathogènes pouvant réduire le volume d'aiguilles (chenille processionnaire ou *Sphaeropsis* des pins par exemple). Cependant, l'étalonnage de la notation du déficit foliaire reste un exercice délicat, surtout après des attaques importantes et récurrentes de la maladie qui ne laissent pas d'arbre « normal de référence » dans les peuplements. La visualisation précise des hauts des houppiers notables était parfois difficile dans les peuplements hauts et/ou denses, et la coloration rouge peu lisible lorsque la couverture nuageuse était importante. Ces trois paramètres peuvent avoir induit des erreurs dans notre notation.

1.5.2 Influence prépondérante des variables climatiques

Les données climatiques sont les facteurs prépondérants. L'effet significatif de la pluviométrie du mois d'avril et de la fréquence des épisodes pluvieux en juin sur les 5 dernières années confirme l'importance évoquée dans la littérature de la pluviométrie de printemps sur le développement du champignon (Watt et al. 2011, Welsh et al. 2014). Nous montrons également que l'augmentation de période de sécheresse estivale permet de réduire le développement de la maladie.

1.5.3 Influence des variables dendrométriques

Nous avons mis en évidence un effet significatif de l'âge des peuplements. Notre étude conforterait ainsi les résultats de Brown et Webber (2008), selon lesquels le pin laricio reste sensible toute sa vie contrairement au pin radiata. Néanmoins, nos résultats illustrent une situation plus complexe, car l'effet de l'âge est différent selon la fréquence des épisodes pluvieux, d'une part, et nous n'avons pas détecté d'effet de l'âge sur la proportion de coloration rouge d'autre part, coloration qui devrait entraîner du déficit foliaire l'année suivante. Les symptômes de coloration rouge peu développés au printemps 2016 ne permettaient peut-être pas de mettre en évidence l'effet de l'âge.

Par ailleurs, le déficit foliaire est par nature intégrateur de multiples effets, et n'est sans doute pas exclusivement le reflet de la maladie des bandes rouges, même si nous avons exclu de notre jeu de données les placettes sur lesquelles nous avons détecté d'autres problèmes sanitaires risquant de biaiser les résultats.

La proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel est impactée significativement par le facteur d'espacement. La sévérité des dégâts augmente légèrement avec l'espacement entre les arbres. Même si l'âge et le facteur d'espacement sont légèrement corrélés dans cet échantillon, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de l'âge sur la proportion de coloration rouge. Nous attendions plutôt un effet inverse de la densité du peuplement, en supposant d'une part qu'une densité plus forte favorise le confinement et d'autre part qu'elle favorise l'infection entre arbres de proche en proche. Néanmoins il est possible que l'ouverture du peuplement facilite la circulation des spores et augmente ainsi l'infection, ou que la dimension plus importante des houppiers dans les peuplements clairs augmente la probabilité d'interception des spores ou conidies. La densité des peuplements a

généralement un effet tampon sur les températures : des températures un peu plus élevées dans un peuplement un peu plus clair pourraient donc contribuer à l'augmentation des symptômes de coloration rouge. Gadgil et Holden (1976) évoquent un effet de la lumière sur l'infection par *Dothistroma*. Nous ne pouvons pas exclure également que la coloration rouge soit plus visible dans des peuplements ouverts et mieux éclairés. Il faut tout de même remarquer que le facteur d'espacement n'a qu'un effet limité et uniquement sur la coloration rouge. Par ailleurs, la densité du peuplement constitue seulement un facteur observé dans cet échantillon et non un facteur contrôlé. L'impact de la densité du peuplement sur le développement de la maladie des bandes rouges sera analysé dans la partie 3 à partir d'un échantillon spécifiquement stratifié pour répondre à cette question.

1.5.4 Influence des variables pédologiques

L'étude montre que le déficit foliaire augmente lorsque le niveau trophique diminue. Un parallèle peut être fait avec les travaux d'Eldridge et al. (1981) révélant qu'une carence en soufre des sols basaltiques est corrélée à l'augmentation de la sévérité de la maladie des bandes rouges. Les auteurs suggèrent qu'une déficience entraînerait un déséquilibre de la nutrition foliaire, elle-même favorable au développement du champignon. Dans le cas de niveaux trophiques faibles, révélés par des rapports C/N élevés, des déséquilibres ou des carences pourraient provoquer ce genre de réactions.

Les résultats de l'étude autoécologique (Gilbert et al. 1996) montrent que l'acidité et le niveau trophique du sol ont un rôle majeur sur la croissance du pin laricio de Corse, et ceux de Lambert (1986) indiquent qu'un apport modéré d'azote augmente de + de 20% la croissance des pins, les 2 études indiquant une augmentation de croissance dans les stations plus riches en azote. Nous pouvons supposer que la croissance du feuillage sera comparativement supérieure sur ces stations, et que la notation visuelle réalisée en conséquence permettrait de comprendre cette différence de sévérité.

Nous n'excluons pas non plus qu'un déséquilibre existe dans notre échantillon. Les jeunes peuplements pourraient être majoritairement ceux installés en terres agricoles, lesquelles ont un rapport C/N meilleur que celui des sols forestiers. La notation actuellement disponible dans les données de l'IGN n'a pas permis de réaliser cette analyse. L'influence du niveau trophique reste faible sur la sévérité, mais il conviendrait de vérifier à partir des photos aériennes le niveau de corrélation avec l'antécédent agricole. L'outil « Remonter le temps » disponible en ligne sur le site de l'IGN faciliterait l'acquisition de cette donnée.

Les autres variables pédologiques, soit physiques, soit hydriques, n'ont pas d'effet sur le développement de la maladie des bandes rouges.

1.5.5 Influence des variables descriptives de l'environnement et de l'accompagnement des placettes

Malgré les efforts déployés pour décrire l'accompagnement au sein du peuplement et l'environnement autour du peuplement, effort consenti en faisant l'hypothèse que le confinement ou l'abondance de l'espèce hôte pouvait influencer sur la maladie, nous n'avons obtenu aucun résultat significatif.

Concernant la situation géographique, le très faible nombre de placettes en pente, et la faible disparité de l'altitude et de la topographie dans l'échantillon peuvent expliquer qu'aucun résultat significatif ne soit apparu.

De même, la végétation d'accompagnement constituant les strates arbustives et arborescentes a un couvert faible (<15%) respectivement dans 58 et 72% des placettes. Les placettes où ces couverts d'accompagnement sont importants, respectivement 9 et 2 % avec un couvert de 50% et plus, ne

sont sans doute pas en nombre suffisant pour pouvoir révéler un effet de ces facteurs sur la sévérité de la maladie. La hauteur totale de l'accompagnement arbustif reste de plus largement en dessous de la base du houppier vivant.

Les données d'imperméabilité de l'environnement immédiat de la placette et la nature de l'espèce dominante en périphérie des placettes sont déséquilibrées : l'imperméabilité forte (>70%) est majoritairement représentée et le pin laricio est l'espèce environnante dominante dans 94% des placettes.

A une échelle plus élargie, la proportion de surface de production de pin Laricio en essence principale par sylvoécocorégion n'est pas ressortie de manière significative. Cette information à l'échelle de la sylvoécocorégion paraît trop grande pour représenter la réalité de l'environnement proche de la placette. Une observation à une échelle du massif, en exploitant les photographies aériennes ou la BD Forêt de l'IGN, pourrait être plus pertinente.

1.6 Conclusions - Perspectives

Cette étude confirme pour les régions Centre - Val de Loire et Pays de la Loire l'effet principal des variables climatiques sur le développement de la maladie des bandes rouges, et en particulier des variables liées au régime pluviométrique de début de saison de végétation. Néanmoins l'augmentation de la fréquence des sécheresses, printanières et estivales, permettrait de freiner fortement la sévérité de la maladie dans les peuplements de pin laricio.

La maladie augmente également avec l'âge des peuplements, avec le déficit en azote de la station en interaction avec les conditions climatiques favorables aux champignons responsables de la maladie, et avec un facteur d'espacement plus grand. Ce dernier point cependant sera mieux étudié dans la partie 3, à partir d'un échantillon spécifiquement stratifié pour répondre à cette question.

En dehors de la richesse trophique des sols, nous n'avons pas pu identifier d'autre variable caractérisant les sols ayant un effet significatif sur la sévérité de la maladie. Les variables d'environnement (imperméabilité, nature du peuplement environnant, topographie, surface en pin laricio dans l'environnement, proportion de feuillus des strates arbustives et arborescentes) ne sont globalement pas suffisamment variées dans les deux régions explorées, ou présentent des nombres de placettes fortement déséquilibrés au profit de certaines classes majoritaires, pour pouvoir ressortir dans l'analyse multifactorielle.

Dans l'analyse facteur par facteur, l'effet significatif des taux de boisement à l'échelle de la sylvoécocorégion mérite cependant une attention et milite pour une diversification des boisements. Afin de limiter la propagation de la maladie et son impact, les stratégies de gestion forestière les plus efficaces sont celles qui limitent la taille de la population pathogène et les flux de gènes entre populations (McDonald et Linde 2002). Réduire les plantations pures à base d'essences sensibles sur de grandes surfaces, choisir des essences non sensibles pour boiser ou reboiser les peuplements voisins et accroître les distances entre les peuplements sensibles sont recommandés, en particulier dans les zones où la population pathogène présente une grande variabilité génétique (Dale et al. 2011).

2 EFFETS DE L'ORIGINE GENETIQUE SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES

2.1 Contexte

Des exemples d'atténuation des conséquences de la maladie des bandes rouges par l'utilisation de ressources génétiques moins sensibles existent dans le monde notamment sur *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande. Différentes études, indépendantes, montrent l'existence de différences de sensibilités entre provenances ou clones de pin noir, que ce soit envers *D. pini* ou *D. septosporum* (Peterson et Walla 1978, Koltay 2007). Il s'agit donc d'une piste de travail intéressante pour le pin laricio en France, qui a bénéficié d'un important travail d'amélioration génétique pour répondre aux besoins de la filière forestière française.

Jusqu'à récemment, le pin laricio de Corse était largement dominant dans les reboisements compte-tenu de ses meilleures caractéristiques de forme. L'utilisation du pin laricio de Calabre a généralement été réservée aux conditions écologiques les plus difficiles, réputées peu favorables au pin laricio de Corse (engorgement et/ou carbonatation). Il a parfois été utilisé en regarnis pour compléter des plantations de pin laricio de Corse ayant des taux de reprise insuffisants du fait des conditions stationnelles.

Si des travaux de sélection de l'espèce collective *Pinus nigra* ont débuté dès les années 1950-1960 à la Station de Recherche forestière de l'Administration des Eaux et Forêts, le programme d'amélioration génétique du pin noir de l'INRA s'est par la suite principalement axé sur les pins laricio de Corse et de Calabre au tout début de la décennie 1970, afin de créer des vergers à graines d'Etat impliquant l'INRA, Irstea, l'ONF et le GIE Vilmorin-Versepuy. Les critères d'amélioration visés étaient alors l'adaptation au milieu, la vigueur, la forme (branchaison, fourchaison, rectitude) et la densité du bois.

Dans le cas du pin laricio de Corse, des individus adultes ont été sélectionnés sur des caractères fortement héréditaires en forêt (forme du fût et des branches, densité du bois) pour constituer deux populations d'amélioration distinctes : l'une à partir de matériels sélectionnés en Corse et l'autre de matériels préalablement introduits en France continentale (Sologne). Des descendances maternelles de ces arbres ont été récoltées et installées simultanément dans des tests de descendances et des vergers à graines de familles (de 1976 à 1983).

Une deuxième phase de sélection a alors été opérée dans les vergers à graines, en privilégiant surtout la vigueur qui est peu héréditaire en forêt. Ces vergers produisent deux variétés, l'une constituée à partir de matériels de l'île de beauté destinée aux reboisements à moyenne altitude dans le sud du Massif central, et l'autre essentiellement destinée à des reboisements à basse altitude dans le centre et l'ouest de la France.

Pour le pin laricio de Calabre, le programme d'amélioration a reposé sur une population artificielle du Domaine des Barres (Loiret), dotée d'une bonne croissance, sur laquelle a été pratiquée une sélection très sévère sur la fourchaison. Le verger de pin laricio de Calabre, installé en 1984 et situé dans le Tarn (Sivens), est issu de cette provenance artificielle des Barres, mais il convient d'en rappeler l'historique. C'est à Philippe-André de Vilmorin que l'on doit l'introduction en France du pin laricio de Calabre, dont il reçut des graines en provenance de la Calabre en 1819, 1820 et 1821. Il l'introduit ainsi en divers lieux du domaine et sous différentes formes : arbre isolé, bouquet d'arbres, alignement, plantation en mélange ou juxtaposée avec d'autres pins noirs. Ces arbres et peuplements constitueront ce qu'on appellera désormais la première génération, et dont on peut toujours admirer l'une des localités, le peuplement de la « pièce Pophillat », planté en 1826-1827. Philippe-André de Vilmorin révèle ainsi le formidable potentiel du pin laricio de Calabre pour le reboisement en France continentale. La famille Vilmorin (puis la Station de Recherche Forestière) prolongera l'expérience d'introduction en récoltant, dès leur maturité, des graines sur les arbres de

la première génération répartis sur le domaine pour constituer ainsi la 2^e génération (dont il existe un fabuleux peuplement planté en 1858). Une 3^e puis une 4^e génération seront créées respectivement vers 1887 et 1927 à partir de mélanges de graines récoltées sur toutes les générations précédentes. Des lots de graines ont été récoltés sur les plus beaux arbres de cet ensemble de générations, sélectionnés dans les années 1950-1960, et installés dans deux tests de descendances. Les descendances les plus performantes ont à leur tour été sélectionnées, et clonées pour constituer le verger de Sivens.

Ce verger produit une variété recommandée pour le reboisement en France continentale dans les mêmes régions que celles des variétés de pin de laricio de Corse mais sur des sols plus contraignants.

Les variétés commerciales produites dans les vergers de pin laricio de Corse ont été évaluées dans deux séries d'essais installés en 1993 et 1997 (Angelier 2006). En 2002, une nouvelle série d'essais d'évaluation inclut cette fois les trois vergers de Laricio : Corse « Sologne » (Lavercantière, 46), Corse « île de Beauté » (Haute-Serre, 46) et Calabre (Sivens, 81). Ce réseau est donc particulièrement intéressant puisqu'il réunit dans les mêmes conditions environnementales tous les matériels forestiers de reproduction (MFR) de pin laricio.

Les boisements ou reboisements à base de pin laricio s'effectuent ainsi aujourd'hui en France principalement à partir des variétés forestières améliorées (VFA) issus des 3 vergers à graines d'Etat (Pierangelo et al. 2017).

Il est ainsi possible aujourd'hui de profiter d'un réseau existant de dispositifs de comparaison afin d'évaluer si la sensibilité à la maladie des bandes rouges est pilotée, ou pas, par la variabilité génétique du pin laricio.

2.2 Objectifs

L'objectif est d'évaluer l'intérêt du choix du matériel génétique pour atténuer l'impact de la maladie des bandes rouges sur la ressource en pin laricio en France. Cette connaissance permettra notamment de limiter les risques de diffusion de matériels génétiques sensibles à la maladie des bandes rouges.

Il s'agit d'explorer les quatre questions suivantes :

1. Au sein des MFR de pin laricio de Corse et de pin laricio de Calabre actuellement proposés, existe-t-il une variabilité de la sensibilité à la maladie ?

2. Au sein des vergers produisant ces MFR, existe-t-il une variabilité infra susceptible de permettre l'amélioration des MFR produits via des éclaircies génétiques ?

L'étude de la variabilité à cette échelle infra au sein même des vergers est intéressante car elle permettrait d'orienter rapidement la gestion de ces vergers en fonction des résultats.

L'origine génétique du verger de Sivens est controversée, car les peuplements artificiels des Barres, à l'origine du verger de Sivens, étaient environnés d'autres peuplements de pins noirs (pin laricio de Corse et pin pallasiana) ayant pu conduire à de l'hybridation. Des résultats contradictoires sont par ailleurs relevés dans la littérature concernant l'acquisition de résistance via l'introgession ou l'hybridation. Des analyses moléculaires ont donc été menées, afin de tenter de préciser l'origine génétique réelle des clones de ce verger.

Pour le pin laricio de Corse (vergers de familles de demi-frères), de nombreux test de descendances homologues des vergers à graines ont été installés dans les années 1970-1980, en forêt d'Orléans (45) notamment. Ces tests constituent donc un complément essentiel des vergers, en apportant une dimension multi-site aux analyses.

3. La variabilité de la résistance au sein de l'aire naturelle des pins laricio est-elle différente de la variabilité représentée dans les vergers ?

Les populations représentées dans les vergers et issues d'un processus de sélection ne représentent ainsi pas la diversité de l'aire naturelle d'origine du pin laricio. L'inventaire des dispositifs existants en France, réalisé en 2015, montre que l'INRA a installé de nombreux essais de comparaison de provenances et de descendances de pins noirs. Disséminés à travers le territoire national, ces dispositifs présentent ainsi l'intérêt de tester des matériels dans des conditions environnementales variées. Or il est indispensable de vérifier que les différences de sensibilité à la maladie des bandes rouges sont stables dans différents environnements (Fraser 2015a).

Ces essais comportent de nombreuses provenances de l'aire naturelle, en particulier dans les dispositifs de comparaison de provenances. Dans les dispositifs de comparaison de descendances, moins de massifs sont représentés, mais généralement un nombre important de descendances par massif, afin d'évaluer la valeur reproductrice ou d'évaluer la structuration de la population naturelle. Certains tests mettent en œuvre des descendances récoltées au hasard, d'autres (les plus nombreux) sur des arbres sélectionnés phénotypiquement.

4. Un quatrième aspect sera de s'intéresser plus généralement à l'ensemble du groupe des pins noirs, dont l'aire de répartition, large et discontinue, conduit à une grande variabilité, afin d'évaluer la possibilité de recourir éventuellement à d'autres sous-espèces de pins noirs en remplacement du pin laricio s'il s'avérait trop sensible à la maladie. Ces sous-espèces ont également été comparées entre elles au sein de tests de provenances.

2.3 Matériel et Méthodes

2.3.1 Dispositifs d'amélioration génétique utilisés

Les vergers à graines

Pour cette étude, nous avons utilisé les trois vergers à graines de l'Etat disponibles sur les pôles de Lavercantière et Lisle-sur-Tarn. Les deux vergers de pin laricio de Corse sont situés dans le Lot et celui de pin laricio de Calabre dans le Tarn.

Le verger de pin laricio de Corse origine Centre

Ce verger installé entre 1976 et 1981 est situé sur la commune de Lavercantière dans le Lot (Lieu-dit : "Vayrières"). Il est composé de 92 familles (demi-frères) sélectionnées dans 17 peuplements artificiels de la région Centre et du Bassin parisien. Il compte 4 parcelles (201 à 204) dont la composition est pour une petite partie commune. Seule une partie des parcelles a été étiquetée (parcelles 202 et 204) et permet de retrouver toutes les familles. Ce verger, initialement de 42 ha, a été amputé dernièrement de 7 ha pour la création d'une mine d'extraction Imerys et perdra encore quelques hectares l'hiver prochain.



Données cartographiques : © IGN, Planet Observer

Figure 8 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Corse origine Centre (Sologne-Vayrières).

Pour le projet Dolar, les 18 familles les mieux représentées ont été choisies pour caractériser ce verger : elles représentent 45 % des ramets des 4 parcelles.

Les mesures ont été réalisées sur la parcelle 202 pour la majorité des ramets et un complément a été nécessaire dans la parcelle 204. Nous avons essayé de mesurer 20 ramets par famille.

Le verger de pin laricio de Corse origine Corse

Installé en 1982, il est situé sur le pôle de Lavercantière sur la commune de Saint Denis de Catus (lieu-dit "Haute-Serre"). Le verger, initialement de 25 ha, compte deux parcelles (211 et 212) et est composé de 52 familles de demi-frères. Seule la parcelle 211 est étiquetée et nous a permis de retrouver les différentes familles.

Les mesures ont été réalisées sur les 15 familles les mieux représentées sur le verger (77 % des ramets). Nous avons mesuré 20 ramets par familles répartis sur environ 2/3 de la parcelle.



Données cartographiques : © IGN, Planet Observer

Figure 9 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Corse origine île de Beauté (Corse Haute-Serre).

Le verger de pin laricio de Calabre

Ce verger, situé dans le Tarn, initialement sur 11 ha, était composé à l'origine de 98 clones. Une grande partie du verger a été exploitée pour la création du fameux barrage de Sivens qui n'a en fait jamais vu le jour. Les différentes campagnes de mesures nous ont permis de qualifier 71 clones en 2015 puis un échantillon de 45 clones en 2017 et 2019. Ces 45 clones représentent 53 % des ramets du verger.



Données cartographiques : © IGN, FEDER, Région Occitanie, Préfecture de la région Occitanie +

Figure 10 : Photographie aérienne du verger à graines de pin laricio de Calabre de Sivens, après l'exploitation partielle réalisée dans le cadre du projet de barrage.

Les dispositifs d'évaluation des MFR

Le réseau d'évaluation des variétés forestières améliorées a été installé en 2002 mais n'est actuellement plus suivi. A l'origine, le but de ce réseau était de comparer les performances des produits des vergers des deux variétés de pin laricio avec pour témoin un peuplement naturel de pin laricio de Calabre (Trentacoste).

Sur les 4 dispositifs initialement installés, deux dispositifs ont été réactivés après leur abandon respectif (en 2012 et 2013) pour être étudiés dans le cadre de ce projet.

Le dispositif situé dans le Loiret, sur le domaine des Barres, est composé de 129 répétitions de 6 provenances (figure 11, tableau 7). Le dispositif d'évaluation de Sainte-Montaine, en Sologne, teste le même matériel génétique. Cet essai a subi les attaques répétées du cerf et du sanglier, ainsi que la concurrence de semis naturels de pin sylvestre. Les mesures de sensibilité à *Dothistroma* n'ont ainsi été réalisées que sur des arbres sains et peu concurrencés (30 à 35 individus par provenances).

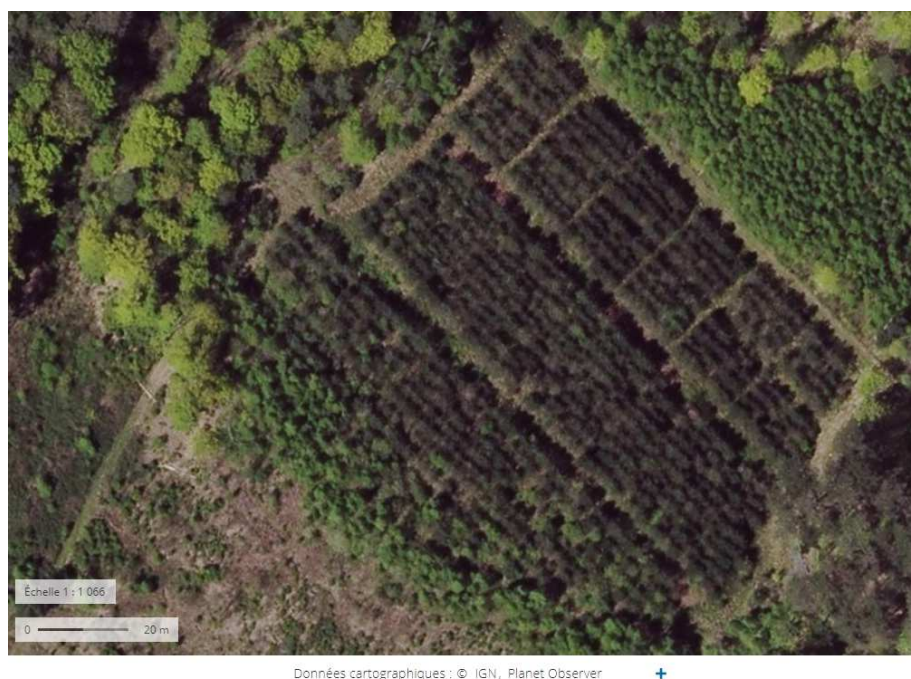


Figure 11 : Photographie aérienne du dispositif d'évaluation sur le domaine des Barres (Nogent sur Vernisson).

Tableau 7 : Composition des dispositifs d'évaluation des MFR pour le pin laricio.

| Origines | | Nb de plants | |
|--------------|---|--------------|-----------------|
| | | Les Barres | Sainte-Montaine |
| 211 | Corse origine « Corse ». Verger Hte Serre 211 (récolte 2001/2002) | 131 | 167 |
| 202 | Corse origine « Centre ». Verger de Vayrières - Parcelle 202 | 131 | 170 |
| 204 | Corse origine « Centre ». Verger de Vayrières - Parcelle 204 | 131 | 167 |
| SIVE | Calabre. Verger 250 Les Barres Sivens | 131 | 168 |
| BOUT | Calabre. Verger Inra Les Barres Bout | 131 | 168 |
| TRENT | Calabre. Italie peuplement massif forestier de Trentacoste (témoin) | 131 | 168 |
| Total | | 786 | 1008 |



Figure 12 : Photographie aérienne du dispositif d'évaluation de Sainte-Montaigne (18).

Les tests homologues des vergers à graines de pin laricio de Corse

De nombreux tests homologues des vergers ont été installés par l'INRA dans le cadre du programme d'amélioration génétique du pin laricio.

Pour le projet Dolar, nous avons utilisé quatre tests différents (tableaux 8 et 9). La composition actuelle des vergers concernés a constitué le premier critère de sélection des tests : il s'agissait d'obtenir un maximum d'unités génétiques communes aux différents sites, et de privilégier les unités génétiques les mieux représentées aujourd'hui au sein des vergers.

Le verger de pin laricio de Corse d'origine Centre a par ailleurs fait l'objet d'une étude de sensibilité à un autre champignon pathogène des pins : *Diplodia pinea*, dans les années 2000. Nous avons donc veillé à incorporer à notre échantillon des familles étudiées dans le cadre de cette étude, de sorte à pouvoir confronter les résultats de sensibilité aux deux champignons.

Tableau 8 : Caractéristiques des tests homologues de descendance utilisés.

| Identifiant | Verger associé | Variété | Localisation | Année d'installation |
|-------------|----------------|---------------------|----------------|----------------------|
| n° 2-429-1 | Haute-Serre | Corse-Île de Beauté | Orléans (45) | 1977 |
| n° 2-426-3 | Vayrières | Corse – Centre | Le Picard (33) | 1981 |
| n° 2-428-1 | Vayrières | Corse – Centre | Orléans (45) | 1977 |
| n° 2-426-2 | Vayrières | Corse – Centre | Orléans (45) | 1979 |

Tableau 9 : Caractéristiques de l'échantillon utilisé dans les tests homologues de descendance.

| Identifiant | Nombre de peuplements d'origine | | Nombre d'unités génétiques (familles)* | | Nombre d'arbres utilisés | |
|-------------|---------------------------------|-----------|--|-----------|--------------------------|-------------|
| | initiales | utilisées | initiales | utilisées | total | Par famille |
| n° 2-429-1 | 9 | 6 | 98 (93) | 15 | 217 | |
| n° 2-426-3 | 13 / 13 | 5 | 80 / 86 | 17 | 168 | 4 - 15 |
| n° 2-428-1 | 7 | 3 | 73 (65) | 12 | 257 | 5 - 22 |
| n° 2-426-2 | 11 | 2 | 66 (48) | 6 | | |

* l'écart entre nombre d'unités génétiques et nombre de familles peut correspondre à la présence de populations témoins, de familles de l'autre variété de pin laricio ou d'autres espèces.

Il aurait bien sûr été grandement intéressant de pouvoir noter l'ensemble des familles installées dans ces tests, puisqu'elles couvrent une plus grande part de diversité de la ressource. Cela n'était

cependant pas envisageable car la notation individuelle des symptômes, telle que pratiquée actuellement, est une opération longue et contrainte entre autres par les conditions météorologiques, ce qui réduit le temps de notation possible. Par ailleurs, les tests datant des années 1970-1980 et le programme d'amélioration génétique du pin laricio étant arrêté, des éclaircies ont été pratiquées dans les différents peuplements, d'abord d'ordre génétique dans le cadre du programme d'amélioration, puis d'ordre purement sylvicole, dans le cadre de la gestion des peuplements par l'ONF. Les effectifs survivants peuvent ainsi être réduits pour certaines familles.

Les tests de provenances

Un vaste réseau de tests de comparaison de provenances a été installé à partir des années 1960 pour évaluer la variabilité géographique de l'ensemble de l'espèce collective *Pinus nigra*. Au cours des différentes phases de sélection phénotypique menées dans l'aire naturelle de l'espèce, successivement par Bouvarel, Debazac et Arbez, plus de 110 provenances ont été répertoriées. Les différents tests de comparaison incluent ainsi un nombre variable de provenances par sous-espèce et privilégient parfois certaines sous-espèces.

Trois tests de provenances ont été mobilisés pour le projet Dolar (tableaux 10 et 11), compte-tenu de leur état actuel permettant de retrouver assurément les unités génétiques.

Tableau 10 : Caractéristiques des tests de provenances utilisés.

| Identifiant | Localisation | Année d'installation |
|-------------|-------------------------------------|----------------------|
| n° 1-429-2 | Cestas (Rousset - 33) | 1974 |
| n° 1-428-1 | Orléans (45) | 1973 |
| n° 1-429-3 | Chateaufort de Chabres (Pomet - 05) | 1973 |

Tableau 11 : Caractéristiques de l'échantillon utilisé dans les tests de provenances.

| Identifiant | Nombre provenances Corse | | Nombre de provenances Calabre | | Nombre d'arbres utilisés total | Par famille |
|-------------|--------------------------|-----------|-------------------------------|-----------|--------------------------------|-------------|
| | initiales | utilisées | initiales | utilisées | | |
| n° 1-429-2 | 18 | 18 | 11 | 9 | 258 | 6 - 14 |
| n° 1-428-1 | 10 | 10 | 6 | 6 | 336 | 12 - 34 |
| n° 1-429-3* | 1 | 1 | 4 | 2 | 384 | 23 - 29 |

* + 12 autres provenances de pins noirs (sur 20 initiales)

Les deux premiers tests ont été sélectionnés pour le grand nombre de provenances de pin laricio qu'ils contiennent : dans ces tests, seules les provenances de pins laricio ont été échantillonnées pour l'étude.

Le dispositif INRA de Pomet (5° 47' 00''E; 44° 17' 00''N), situé en climat supra-méditerranéen sur terrain calcaire, et contenant 25 provenances de toute l'aire de répartition des pins noirs, a été utilisé au cours du travail de thèse de Guia Giovannelli (2017) consacré à l'origine géographique des lignées évolutives du pin noir. L'échantillon retenu porte ainsi sur l'ensemble des sous-espèces de pin noir (4), mais un faible nombre de provenances pour chacune des sous-espèces (entre 3 à 5 selon la sous-espèce).

2.3.2 Protocole de mesures

Le protocole utilisé pour la notation des symptômes de la maladie des bandes rouges dans la majorité des dispositifs étudiés est similaire à celui utilisé par les correspondants-observateurs du DSF (annexes 2 et 3). Ce protocole qualifie différentes parties de l'arbre : la partie fonctionnelle qui est le houppier hors concurrence de l'arbre et le reste du houppier, soumis à la concurrence. La proportion de coloration rouge anormale est évaluée dans les deux parties de l'arbre en classes de 10% d'amplitude. La proportion de déficit foliaire est évaluée dans la partie fonctionnelle du houppier en classes de 5% d'amplitude.

Tous ces caractères mesurés nous ont permis d'établir un indice de dégâts cumulés (IDC) qui comprend le déficit foliaire et la proportion de coloration rouge dans la partie fonctionnelle de l'arbre. La coloration rouge dans le bas de l'arbre sera traitée à part.

Deux exceptions sont à noter. L'évaluation de la maladie des bandes rouges dans le verger de pin laricio de Calabre de Sivens a utilisé une grille de notes plutôt que les classes d'amplitude de 5 ou 10% du DSF. En 2015, la notation a utilisé une seule note générale simplifiée regroupant les 2 symptômes et appliquée au houppier fonctionnel (notes 1 peu attaqué à 3 très attaqué), car il s'agissait d'une phase prospective. En 2017, les symptômes ont été notés séparément selon une grille comportant 6 notes pour le déficit foliaire et 6 notes pour la coloration rouge (annexe 4). La deuxième exception concerne le test de comparaison de provenances de Pomet (Hautes-Alpes), pour lequel la densité du peuplement ne permettait pas de pratiquer le protocole du DSF. La présence de symptômes de la maladie résulte d'une évaluation sur photographies, par trois notateurs indépendants, de rameaux récoltés en avril 2015.

La circonférence à 1.30 m a été relevée dans tous les dispositifs (vergers, essais et tests) intégrés à cette étude.

2.3.3 Acquisition des données

Les tableaux 12 à 15 récapitulent les mesures réalisées et /ou utilisées et leur date d'acquisition par catégories de dispositifs, en utilisant la codification suivante :

P2000 correspond au printemps de l'année citée (2000 dans l'exemple),

H2000-2001 correspond à la période hors végétation à cheval sur les années citées (automne 2000 + hiver 2001 dans cet exemple,

2000 désigne l'année complète de végétation et est exclusivement utilisé pour les accroissements.

Tableau 12 : Mesures réalisées dans les tests d'évaluation des MFR.

| Variables | Domaine des Barres | Sainte-Montaine |
|------------------|--------------------------|----------------------------|
| Symptômes de DNB | P2018 et P2019 | P2019 |
| Circonférence | H2017-2018 et H2018-2019 | H2014-2015 et H2018-2019 |
| Accroissement | 1 année : 2018 | 4 ans : 2015 à 2018 inclus |

Tableau 13 : Mesures réalisées dans les vergers à graines d'Etat.

| Variables | Sivens (Calabre) | Vayrières (Corse – Centre) | Haute-Serre (Corse – Corse) |
|------------------------|--|----------------------------|-----------------------------|
| Symptômes | Juin 2015 P2017 | Juin 2019 | P2018 |
| Circonférence | Juin 2015 P2017 P2019 | Juin | P2018 |
| Accroissement | 2 ans : 2015-2016 2 ans : 2017-2018 | - | - |
| Récolte d'échantillons | Mars 2019 | - | - |

Tableau 14 : Mesures réalisées dans les tests homologues des vergers à graines d'Etat.

| | Symptômes | Circonférence | Accroissement |
|------------|-----------|---------------|---------------|
| n° 2-429-1 | P2018 | P2018 | - |
| n° 2-426-3 | P2018 | P2018 | - |
| n° 2-428-1 | P2018 | P2018 | - |
| n° 2-426-2 | P2018 | P2018 | - |

Tableau 15 : Mesures réalisées dans les tests de provenances.

| | Symptômes | Circonférence | Accroissement |
|------------|-----------|---------------|---------------|
| n° 1-429-2 | P2019 | P2019 | 2015 - 2018 |
| n° 1-428-1 | P2019 | P2014 | 2014 - 2018 |
| n° 1-429-3 | P2015 * | | |

* sur rameaux récoltés

2.3.4 Analyses statistiques

Les méthodes statistiques mises en œuvre diffèrent selon les dispositifs et les questions traitées.

Analyse comparative des MFR de pin laricio et analyse des vergers d'Etat

Les différents caractères ont été analysés par analyse de variance à 1 ou 2 facteurs (famille, clone ou provenance) en utilisant la circonférence en covariable quand celle-ci était significative. Les moyennes ont été comparées avec le test de Tukey quand les effectifs étaient équilibrés et avec le test de Bonferroni quand les effectifs étaient déséquilibrés.

La normalité de la distribution des données et l'égalité des variances ont été systématiquement vérifiées. Lorsque nécessaire, des transformations de variables ont été effectuées afin de satisfaire aux conditions de normalité.

Analyses des tests homologues des vergers de pin laricio et des tests de provenances

Dans un premier temps, les analyses statistiques ont été réalisées pour chaque test indépendamment, à l'exception des tests 2-428-1 et 2-426-2, qui, bien que situés dans deux parcelles différentes en FD d'Orléans, ont été regroupés. Ces 2 tests ont en effet été sélectionnés de manière complémentaire afin de représenter l'ensemble des familles notées dans le verger concerné (Corse origine Centre, à Vayrières). Ainsi, les familles de demi-frères n° 370, 379, 384, 387, 393 et 399 ne sont présentes que dans le dispositif 2-426-2. A l'inverse, les 12 autres familles (n° 418 à 477) ne sont présentes que dans le dispositif 2-428-1. Les effectifs notés sont en moyenne plus faibles dans le test 2-426-2, en particulier pour les 3 dernières familles listées (5 à 7 arbres restants seulement).

Des modèles linéaires mixtes (fonction lme du package nlme sous R) ont été ajustés sur les données d'Indices de Dégâts Cumulés afin d'analyser les effets variété, massif, provenance ou famille, avec un effet bloc aléatoire.

Les provenances correspondent aux forêts ou peuplements dans lesquelles les arbres ont été sélectionnés. Afin de tester s'il existait une structuration géographique de la sensibilité à la maladie des bandes rouges, nous avons regroupé ces forêts ou peuplements en unités géographiques plus vastes appelés massifs.

Dans un deuxième temps, nous avons réalisé des analyses multi-sites, en regroupant les données de l'ensemble des sites testant les mêmes unités génétiques. Ces analyses concernent donc les tests homologues des vergers et leur verger associé d'une part, et les tests de provenances d'autre part. Le même type de méthodes statistiques que précédemment (modèles linéaires mixtes) a été utilisé.

Expertise génétique pour l'identification taxonomique des clones de pin laricio de Calabre du verger de Sivens

Quatre-vingt-quinze échantillons du verger à graines de Sivens ont été récoltés (aiguilles) par Irstea en mars 2019 et envoyés au laboratoire à l'INRA à Avignon où l'ADN a été extrait. Ces 95 individus ont été génotypés par la méthode du polymorphisme de longueur des marqueurs microsatellites, selon le protocole décrit dans Giovannelli et al. (2017). Les génotypes obtenus ont été comparés à la base de données de référence des génotypes microsatellites de pin noir de l'INRA-URFM. Les résultats du génotypage ont été analysés par une méthode bayésienne d'assignation des individus à leur population d'origine la plus probable (méthode STRUCTURE, Pritchard et al. 2000).

2.4 Résultats

2.4.1 Analyse comparative des MFR de pin laricio

Cette analyse a pour objectif de comparer la sensibilité à la maladie des bandes rouges des produits des vergers de l'Etat des deux variétés de pin laricio, ainsi que son impact sur la production de bois.

Dispositif d'évaluation du Domaine des barres

Il existe une bonne relation entre les deux campagnes de mesures (figure 13). Les vergers de pin laricio de Calabre étaient peu touchés aux printemps 2018 et 2019. La provenance témoin Trentacoste (pin laricio de Calabre) se trouve dans le même groupe que les vergers de pin laricio de Corse qu'ils aient pour origine la région Centre ou la Corse (figure 13).

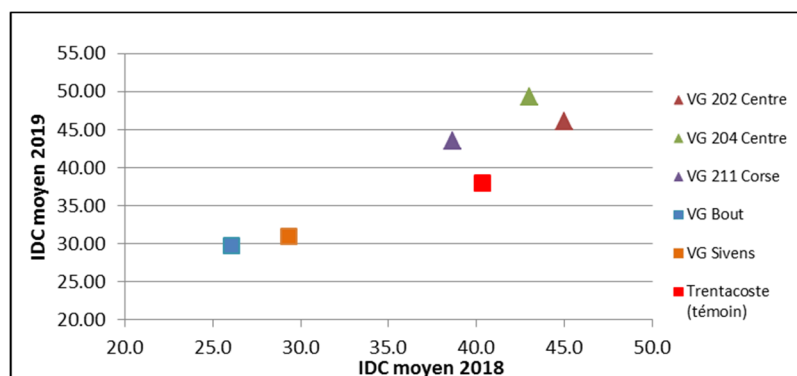


Figure 13 : Indice de Dégâts Cumulés en 2019 en fonction de l'Indice de Dégâts Cumulés en 2018. Dispositif d'évaluation des MFR du domaine des Barres.

Les triangles représentent le pin laricio de Corse, les carrés le pin laricio de Calabre.

Les provenances de pin laricio de Calabre ont une circonférence plus forte que les pins laricio de Corse mais aussi une proportion de coloration rouge, un indice de dégâts cumulés et un déficit foliaire plus faible.

Comme sur d'autres sites, le témoin Trentacoste a des résultats plus proches des provenances de vergers de pin laricio de Corse.

On remarque que la sévérité des dégâts (IDC) entre 2018 et 2019 est assez similaire. Par contre, la répartition entre les deux types de dégâts évolue entre les deux années : en 2019, la proportion de coloration rouge a augmenté alors que la proportion de déficit foliaire a diminué (tableaux 16 et 17).

Tableau 16 : Moyennes par provenance et par origine en 2018 – Dispositif MFR des Barres.

| Provenances | Origine | Circ | % rouge Haut arbre | % rouge Bas Arbre | % rouge moy | IDC | Déficit foliaire |
|----------------------|----------------|-------------|-----------------------|----------------------|----------------|-------------|---------------------|
| VG 202 Centre | Corse | 47,1 | 21,9 | 52,7 | 37,3 | 45,0 | 29,9 |
| VG 204 Centre | Corse | 46,9 | 26,0 | 56,9 | 41,5 | 43,0 | 23,5 |
| VG 211 Corse | Corse | 50,1 | 19,6 | 44,1 | 31,8 | 38,7 | 23,6 |
| VG Bout | Calabre | 55,8 | 13,6 | 26,6 | 20,1 | 26,1 | 19,0 |
| VG Sivens | Calabre | 58,8 | 13,3 | 22,5 | 17,6 | 29,3 | 14,7 |
| Trentacoste (témoin) | Calabre | 47,7 | 22,5 | 40,0 | 30,6 | 40,3 | 24,8 |
| | Origine | Circ | % rouge Haut arbre | % rouge Bas Arbre | % rouge moy | IDC | Déficit foliaire |
| | Calabre | 54,1 | 16,5 | 29,7 | 22,8 | 31,9 | 19,5 |
| | Corse | 48,0 | 22,5 | 51,2 | 36,9 | 42,2 | 25,7 |
| | Moyenne | 51,0 | 19,6 | 40,9 | 30,0 | 37,2 | 22,7 |

Tableau 17 : Moyennes par provenance et par origine en 2019 – Dispositif MFR des Barres.

| Provenances | Origine | Circ | acc en circ (cm/an) | Acc relatif (%) | % rouge Haut arbre | % rouge Bas Arbre | % rouge moy | IDC | Déficit foliaire |
|----------------------|---------|-------|---------------------|-----------------|--------------------|-------------------|-------------|-------|------------------|
| VG 202 Centre | Corse | 50,25 | 3,17 | 6,58 | 34,38 | 63,13 | 48,75 | 46,11 | 18,75 |
| VG 204 Centre | Corse | 50,25 | 3,33 | 6,93 | 39,17 | 63,54 | 51,35 | 49,32 | 17,00 |
| VG 211 Corse | Corse | 53,35 | 3,48 | 6,92 | 31,74 | 54,78 | 43,26 | 43,43 | 16,24 |
| VG Bout | Calabre | 60,41 | 3,86 | 6,24 | 20,45 | 44,55 | 32,50 | 29,79 | 12,06 |
| VG Sivens | Calabre | 62,52 | 3,96 | 6,62 | 22,08 | 50,83 | 36,46 | 31,03 | 11,60 |
| Trentacoste (témoin) | Calabre | 50,64 | 2,27 | 4,43 | 25 | 48,64 | 36,82 | 37,93 | 17,48 |

| Origine | Circ | acc en circ (cm/an) | Acc relatif (%) | % rouge Haut arbre | % rouge Bas Arbre | % rouge moy | IDC | Déficit foliaire |
|----------------|--------------|---------------------|-----------------|--------------------|-------------------|--------------|--------------|------------------|
| Calabre | 57,9 | 3,4 | 5,76 | 22,51 | 48,01 | 35,26 | 32,91 | 13,71 |
| Corse | 51,3 | 3,3 | 6,81 | 35,09 | 60,48 | 47,79 | 46,29 | 17,33 |
| Moyenne | 54,57 | 3,35 | 6,31 | 28,96 | 54,46 | 41,71 | 39,74 | 15,54 |

En 2018, l'effet provenance n'explique pas significativement les symptômes dans la partie fonctionnelle du houppier. L'effet de la covariable est par contre significatif pour le déficit foliaire et pour l'indice de dégâts cumulés (tableau 18).

En 2019, année où les notations sont un peu plus élevées, on observe un effet significatif de la provenance pour tous les symptômes analysés, à l'exception du déficit foliaire. A l'inverse, l'effet de la covariable circonférence n'est significatif que pour le déficit foliaire et l'Indice de Dégâts Cumulés (tableau 19).

Le déficit foliaire semble ainsi plus lié à la circonférence, et la coloration rouge à la provenance. Les résultats obtenus pour l'IDC, indice synthétique, sont variables en fonction de l'importance relative des différents symptômes.

Tableau 18 : Analyses de variance des données 2018 – Dispositif MFR des Barres.

| Variable analysée | Moyenne | Effet provenance | | Effet covariable Circonférence | |
|--|---------|------------------|---------|--------------------------------|---------|
| | | F-provenance | P-Value | F-covariable | P-Value |
| IDC 2018 | 37.12 | 2.16 | 0.06 | 26.49 | 0.00 |
| Circonférence (fin 2017) | 51.11 | 5.33 | 0.00 | - | - |
| Proportion de rouge - partie fonctionnelle | 19.5 | 1.76 | 0.12 | 2.61 | 0.11 |
| Proportion de rouge - bas de l'arbre | 40.52 | 6.27 | 0.00 | 7.21 | 0.00 |
| Proportion de rouge - ensemble de l'arbre | 29.83 | 5.22 | 0.00 | 4.92 | 0.02 |
| Déficit foliaire 2018 | 22.63 | 1.96 | 0,08 | 62.44 | 0,00 |

Tableau 19 : Analyses de variance des données 2019 – Dispositif MFR des Barres.

| Variable analysée | Moyenne | Effet provenance | | Effet covariable Circonférence | |
|---|---------|------------------|---------|--------------------------------|---------|
| | | F- provenance | P-Value | F-covariable | P-Value |
| IDC 2019 | 39.61 | 3.44 | 0.00 | 29.59 | 0.00 |
| Circonférence (fin 2018) | 54.59 | 5.46 | 0.00 | - | - |
| Proportion de rouge (haut de l'arbre) | 28.8 | 4.05 | 0.00 | 3.27 | 0.07 |
| Proportion de rouge (bas de l'arbre) | 54.24 | 4.37 | 0.00 | 1.21 | 0.27 |
| Proportion de rouge - ensemble de l'arbre | 41.52 | 4.87 | 0.00 | 2.48 | 0.11 |
| Déficit foliaire 2019 | 15.53 | 0.18 | 0.96 | 98.8 | 0.00 |

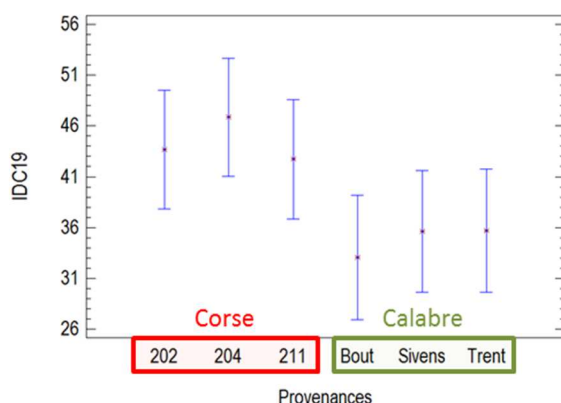


Figure 14 : Indice de dégâts cumulés moyen en 2019 en fonction des provenances.

Concernant la croissance, nous avons choisi de travailler avec l'accroissement relatif $[\frac{\text{accroissement en circ}}{\text{circonférence initiale}} \times 100]$ afin de s'affranchir de la circonférence des arbres avant les mesures de sensibilité (tableau 17).

En 2018, la provenance et l'indice de dégâts cumulés ont tous les deux un effet significatif sur l'accroissement relatif (tableau 20, figure 15). L'effet provenance disparaît lorsque l'on exclut le témoin Trentacoste, dont le comportement est très différent de l'ensemble des autres provenances. L'effet de l'indice de dégâts cumulés reste alors significatif, avec un accroissement relatif qui diminue lorsque l'IDC augmente. L'effet est néanmoins très faible, avec un niveau de significativité proche du seuil de 5 %, comme l'illustre la figure 15.

Tableau 20 : Analyse de variance de l'accroissement 2018/2019 – Dispositif MFR des Barres.

| Variable analysée | Moyenne | Effet provenance | | Effet IDC | |
|-------------------------|---------|------------------|---------|-----------|---------|
| | | F- provenance | P-Value | F-IDC | P-Value |
| Accr. Relatif 2018/2019 | 6.01 | 2.54 | 0.03 | 2.07 | 0.00 |

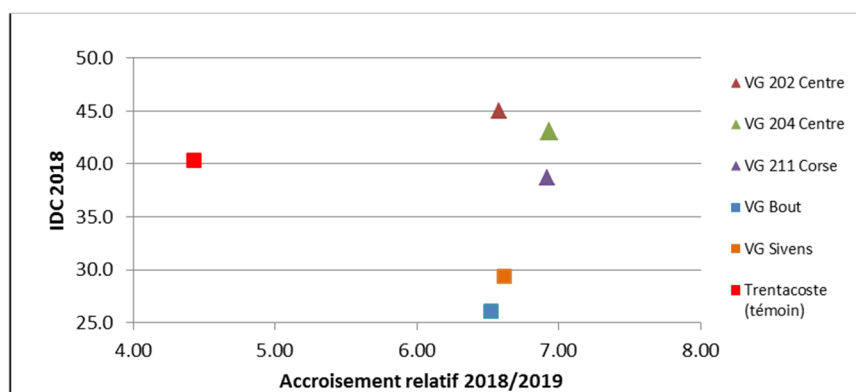


Figure 15 : Indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement relatif.

Dispositif de Sainte-Montaine

Pour ce dispositif, une seule mesure a été réalisée en 2019. Les visites préliminaires à l'étude nous ayant permis de constater la présence de la maladie, la période d'accroissement entre 2014 et 2019 est donc utilisée pour vérifier l'impact sur la croissance en considérant que la notation de 2019 est représentative des attaques passées.

L'effet provenance est significatif pour toutes les variables analysées (tableau 21). Par contre, la covariable n'est significative que pour le déficit foliaire. La provenance de pin laricio de Corse origine Corse se distingue par une perte plus importante d'aiguilles. Pour cette variable, les autres provenances ne sont pas différentes.

Trois groupes se distinguent nettement (figure 16), avec d'un côté les provenances des vergers d'origine Calabraise et de l'autre celles d'origine Corse. Le témoin Trentacoste a une position intermédiaire. Les pins laricio de Calabre sont moins défoliés, moins rouges et ont une circonférence bien plus importante (30 à 40 % de +).

Tableau 21 : Analyses de variances des données 2019 – Dispositif MFR de Sainte Montaine.

| Variable analysée | Moyenne | Effet provenance | | Effet covariable Circonférence 2019 | |
|--|---------|------------------|---------|--|---------|
| | | F- provenance | P-Value | F- covariable | P-Value |
| IDC 2019 | 47.34 | 7.86 | 0.00 | 0.27 | 0.60 |
| Circonférence 2019 | 36.79 | 13.59 | 0.00 | - | - |
| Proportion de rouge - partie fonctionnelle | 37.58 | 8.79 | 0.00 | 1.6 | 0.20 |
| Proportion de rouge - bas de l'arbre | 56.19 | 7.61 | 0.00 | 0.31 | 0.58 |
| Proportion de rouge -ensemble de l'arbre | 46.88 | 10.17 | 0.00 | 0.89 | 0.34 |
| Déficit foliaire 2019 | 15.59 | 3.78 | 0.00 | 18.77 | 0.00 |

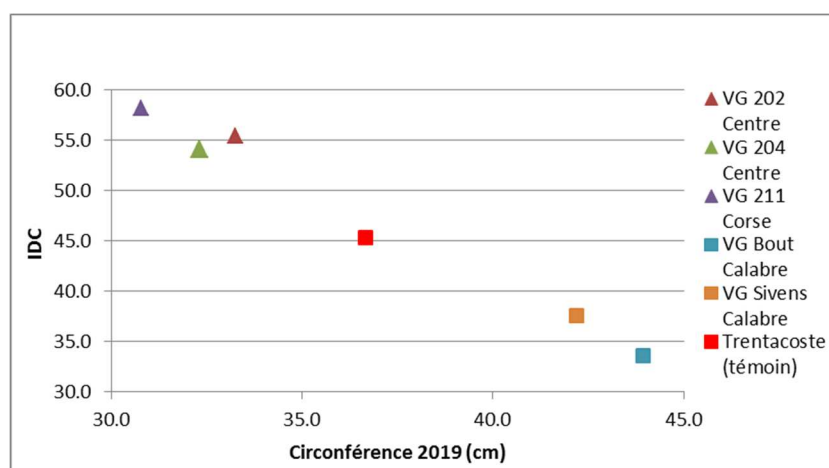


Figure 16 : Indice de dégâts cumulés en fonction de la circonférence - Dispositif MFR de Sainte Montaine.

Tableau 22 : Analyse de variance de l'accroissement relatif 2014/2019 - Dispositif MFR de Sainte Montaine.

| Variable analysée | Moyenne | Effet provenance | | Effet IDC | |
|---------------------------------|---------|------------------|---------|-----------|---------|
| | | F- prov | P-Value | F-IDC | P-Value |
| Accroissement relatif 2014/2019 | 22.39 | 3.31 | 0.00 | 1.50 | 0.02 |

L'accroissement relatif est significativement différent en fonction des provenances et de l'indice de dégâts (tableau 22).

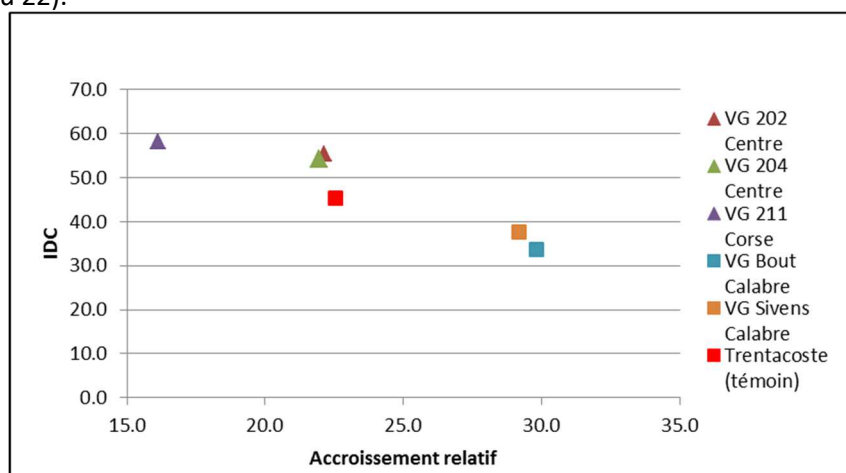


Figure 17 : indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement relatif - Dispositif MFR de Sainte Montaine.

Les pins laricio de Calabre ont un indice de dégâts cumulés plus faible que les pins laricio de Corse. L'accroissement relatif est plus faible pour les pins laricio de Corse. Le témoin a un comportement plus proche des origines Corse que des origines Calabraises (figure 17). La différence est importante avec un accroissement en circonférence presque doublé pour les origines calabraises (figure 18).

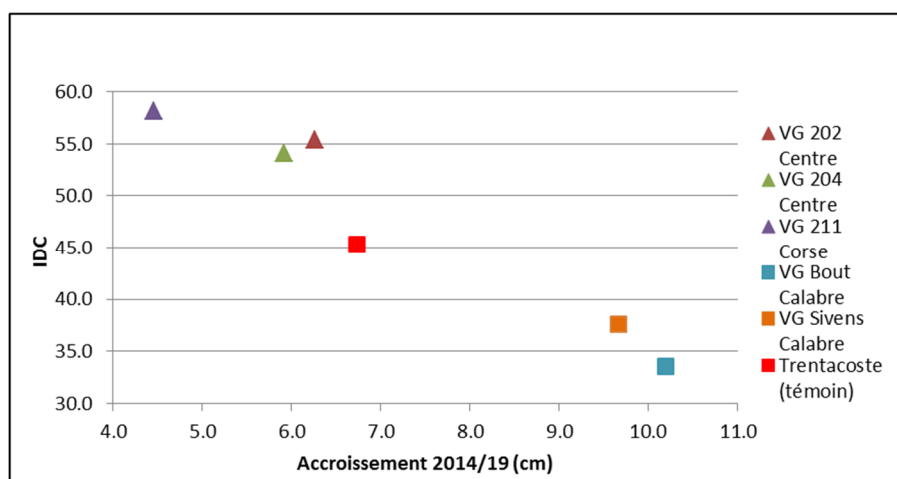


Figure 18 : indice de dégâts cumulés en fonction de l'accroissement en circonférence - Dispositif MFR de Sainte Montaine.

2.4.2 Analyse de la variabilité infra des vergers de pin laricio

Le verger de pin laricio de Calabre de Sivens

Ce verger a été mesuré en 2015 avec une note simplifiée afin de faire un premier tri des clones. 71 clones ont ainsi été caractérisés. Cette première étape nous a permis de réduire notre échantillon aux 45 clones les plus représentés dans le verger. Une nouvelle mesure a été effectuée en 2017 sur cet échantillon pour 10 ramets par clone. La circonférence à 1.30 m a été relevée à chaque passage. Un dernier passage a été réalisé en 2019 pour récolter des rameaux de tous les clones (95 sur 98 que comptait le verger à son installation) en vue de l'analyse génétique (voir p 53).

Les analyses de la note simplifiée n'ont été réalisées que sur les clones qui étaient représentés par au moins 10 ramets (45 sur 98) de l'échantillon mesuré. Une majorité de ces clones sont très bien représentés dans le verger (13 à 28 ramets).

On observe une forte variabilité clonale puisque la note d'attaque moyenne en 2015 varie de 1,00 à 2,82 (moy = 1,93, figure 19). Le test de Kruskal-Wallis indique des différences hautement significatives pour l'effet clones.

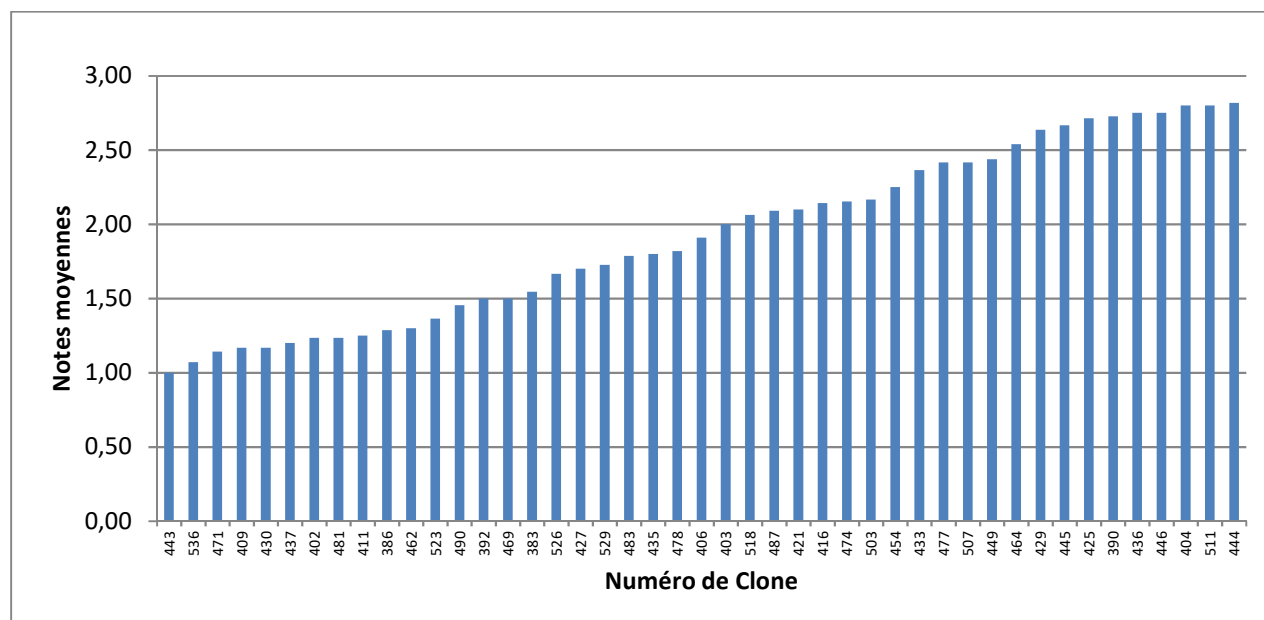


Figure 19 : Notes moyennes par clone en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

Le test d'étendues multiples de Bonferroni met en évidence un grand nombre de groupes homogènes, et nous permet ainsi de classer les 45 clones dans trois catégories en fonction de leur niveau d'attaque (tableaux 23 et 24).

Tableau 23 : catégorie de niveaux d'attaques notés en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

| Catégorie | Nb clones | Niveau d'attaque | Notes mini - max | Note moyenne |
|-----------|-----------|------------------|------------------|--------------|
| 1 | 15 | Faible (1) | 1,00 – 1,50 | 1.26 (a) |
| 2 | 19 | Moyen (2) | 1.55 – 2.42 | 2.01 (b) |
| 3 | 11 | Elevé (3) | 2.44 – 2.82 | 2.69 (c) |

Les trois catégories sont significativement différentes pour la note d'attaque ($P = 0.05$)

Tableau 24 : Répartition des ramets notés selon la note simplifiée d'attaque et notes moyennes de présence de maladie des bandes rouges en 2015 par clone - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens.
En vert les clones peu sensibles et en rouge les clones les plus sensibles.

| Pourcentages | | | | | | |
|--------------|--------------|--------------|--------------|------------|--------------------------|----------------------|
| Clone | Note 1 | Note 2 | Note 3 | Total | Note moy. Bande rouge | Effectifs mesurés |
| 443 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 100 | 1,00 | 11 |
| 536 | 92,86 | 7,14 | 0,00 | 100 | 1,07 | 14 |
| 471 | 85,71 | 14,29 | 0,00 | 100 | 1,14 | 14 |
| 409 | 83,33 | 16,67 | 0,00 | 100 | 1,17 | 12 |
| 430 | 83,33 | 16,67 | 0,00 | 100 | 1,17 | 12 |
| 437 | 80,00 | 20,00 | 0,00 | 100 | 1,20 | 15 |
| 402 | 88,24 | 0,00 | 11,76 | 100 | 1,24 | 17 |
| 481 | 88,24 | 0,00 | 11,76 | 100 | 1,24 | 17 |
| 411 | 83,33 | 8,33 | 8,33 | 100 | 1,25 | 12 |
| 386 | 78,57 | 14,29 | 7,14 | 100 | 1,29 | 14 |
| 462 | 80,00 | 10,00 | 10,00 | 100 | 1,30 | 10 |
| 523 | 63,64 | 36,36 | 0,00 | 100 | 1,36 | 11 |
| 490 | 54,55 | 45,45 | 0,00 | 100 | 1,45 | 11 |
| 392 | 66,67 | 16,67 | 16,67 | 100 | 1,50 | 12 |
| 469 | 50,00 | 50,00 | 0,00 | 100 | 1,50 | 16 |
| 383 | 54,55 | 36,36 | 9,09 | 100 | 1,55 | 11 |
| 526 | 58,33 | 16,67 | 25,00 | 100 | 1,67 | 12 |
| 427 | 40,00 | 50,00 | 10,00 | 100 | 1,70 | 10 |
| 529 | 45,45 | 36,36 | 18,18 | 100 | 1,73 | 11 |
| 483 | 35,71 | 50,00 | 14,29 | 100 | 1,79 | 14 |
| 435 | 20,00 | 80,00 | 0,00 | 100 | 1,80 | 10 |
| 478 | 27,27 | 63,64 | 9,09 | 100 | 1,82 | 11 |
| 406 | 27,27 | 54,55 | 18,18 | 100 | 1,91 | 11 |
| 403 | 13,33 | 73,33 | 13,33 | 100 | 2,00 | 15 |
| 518 | 12,50 | 68,75 | 18,75 | 100 | 2,06 | 16 |
| 487 | 18,18 | 54,55 | 27,27 | 100 | 2,09 | 11 |
| 421 | 10,00 | 70,00 | 20,00 | 100 | 2,10 | 10 |
| 416 | 7,14 | 71,43 | 21,43 | 100 | 2,14 | 14 |
| 474 | 7,69 | 69,23 | 23,08 | 100 | 2,15 | 13 |
| 503 | 8,33 | 66,67 | 25,00 | 100 | 2,17 | 12 |
| 454 | 8,33 | 58,33 | 33,33 | 100 | 2,25 | 12 |
| 433 | 0,00 | 63,64 | 36,36 | 100 | 2,36 | 11 |
| 477 | 16,67 | 25,00 | 58,33 | 100 | 2,42 | 12 |
| 507 | 8,33 | 41,67 | 50,00 | 100 | 2,42 | 12 |
| 449 | 6,25 | 43,75 | 50,00 | 100 | 2,44 | 16 |
| 464 | 0,00 | 46,15 | 53,85 | 100 | 2,54 | 13 |
| 429 | 0,00 | 36,36 | 63,64 | 100 | 2,64 | 11 |
| 445 | 16,67 | 0,00 | 83,33 | 100 | 2,67 | 12 |
| 425 | 7,14 | 14,29 | 78,57 | 100 | 2,71 | 14 |
| 390 | 9,09 | 9,09 | 81,82 | 100 | 2,73 | 11 |
| 436 | 0,00 | 25,00 | 75,00 | 100 | 2,75 | 16 |
| 446 | 8,33 | 8,33 | 83,33 | 100 | 2,75 | 12 |
| 404 | 10,00 | 0,00 | 90,00 | 100 | 2,80 | 10 |
| 511 | 0,00 | 20,00 | 80,00 | 100 | 2,80 | 10 |
| 444 | 0,00 | 18,18 | 81,82 | 100 | 2,82 | 11 |
| Total | 36,78 | 33,94 | 29,28 | 100 | 1,93 | 562 |

En 2017, une note de déficit foliaire, de proportion de coloration rouge dans la partie fonctionnelle ainsi que dans le bas de l'arbre ont été estimées pour chaque arbre sélectionné. On observe une très bonne corrélation entre les deux types de symptômes (figure 20). Plus le déficit foliaire est élevé, plus la proportion de rouge est importante dans la partie fonctionnelle du houppier. Pour la proportion de coloration rouge, la relation est aussi très bonne (figure 21) : plus le taux de rouge est important dans le haut de l'arbre plus celui-ci est aussi élevé dans le bas de l'arbre.

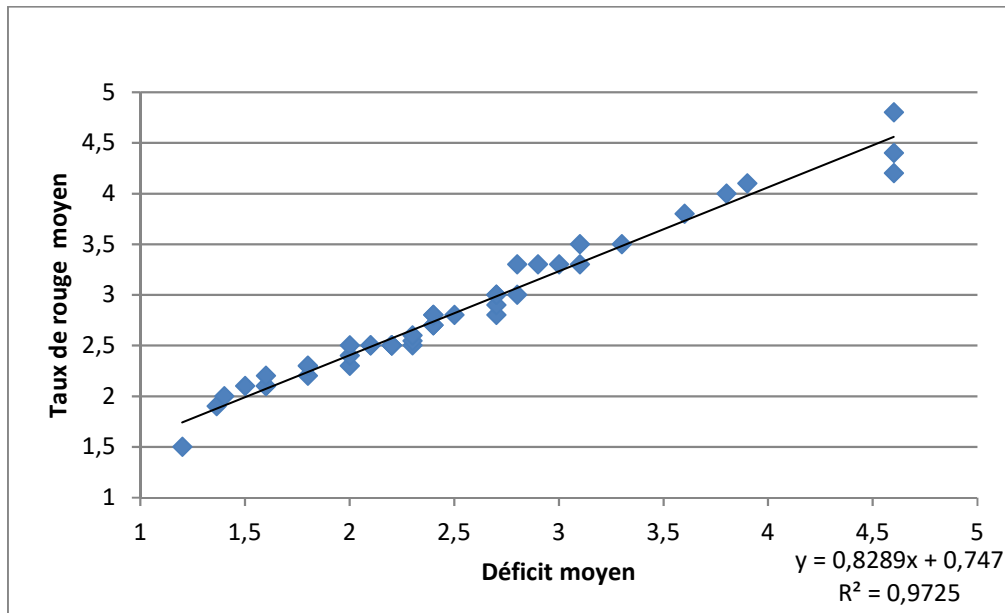


Figure 20 : Note moyenne de coloration rouge en fonction de la note moyenne de déficit foliaire par clone dans la partie fonctionnelle du houppier en 2017 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens. (Echelles de notation de 1= absence de symptômes à 6=symptômes affectant la quasi-totalité du houppier)

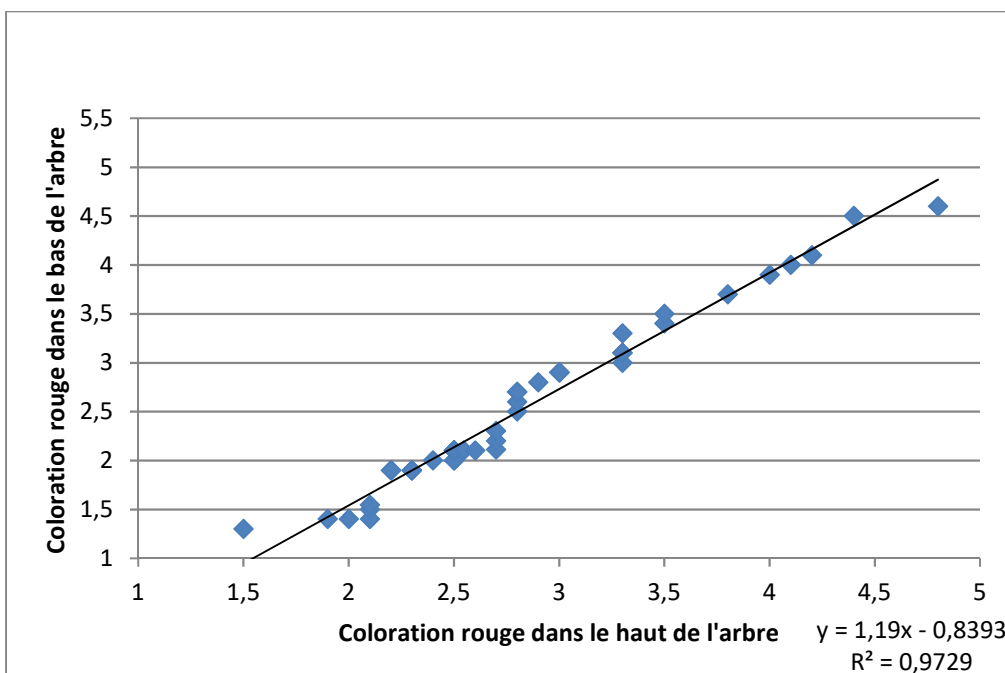


Figure 21 : Note moyenne de rouge par clone dans le bas de l'arbre en fonction de la note moyenne de rouge dans le houppier fonctionnel en 2017 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens. (Echelles de notation de 1= absence de symptômes à 6=symptômes affectant la quasi-totalité du houppier)

Comme le montre la figure 22, les notes moyennes 2015 sont très bien corrélées avec les notes 2017. Il semble malgré tout que la note de 2015 ne soit pas suffisamment étendue pour bien caractériser les arbres. Une note simplifiée de 1 à 6 serait peut-être suffisante pour apprécier la sensibilité à la maladie et ainsi permettre de passer beaucoup d'individus dans une journée. Actuellement, le protocole ne permet pas de noter plus de 75 individus par jour.

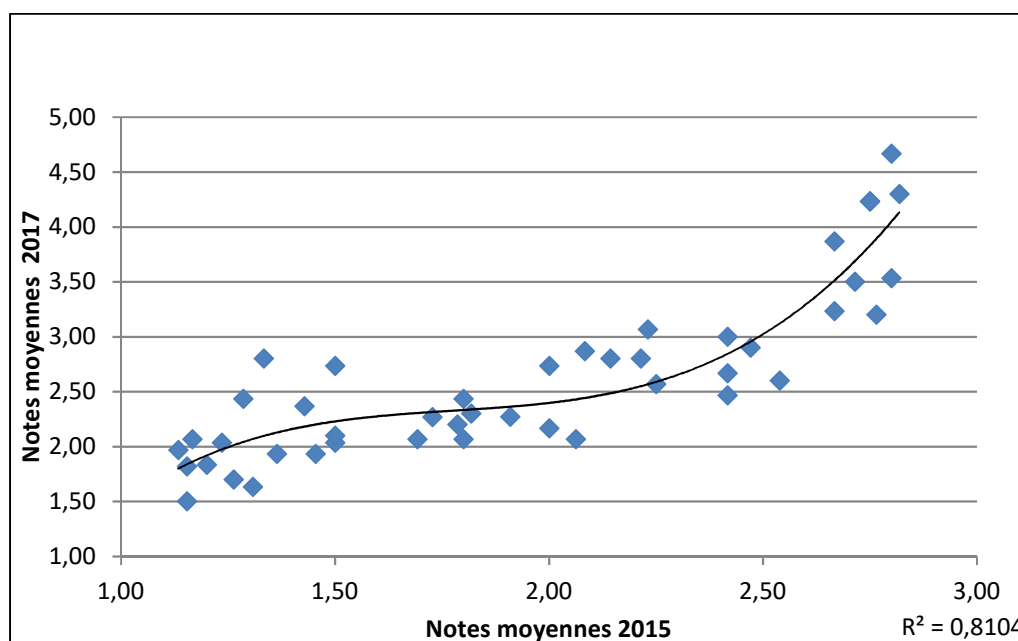


Figure 22 : Notes moyennes de dégâts par clone en 2017 en fonction des notes moyennes en 2015 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

(Echelles de notation en 2015 de 1= peu attaqué à 3=très attaqué, et en 2017 de 1= absence de symptômes à 6=symptômes affectant la quasi-totalité du houppier)

L'effet clonal et l'effet de la covariable circonférence sont significatifs pour tous les caractères mesurés. Il existe bien une différence clonale de sensibilité à *Dothistroma*. L'effet de la circonférence est très fort pour le déficit foliaire (tableau 25).

Tableau 25 : Analyses de variance pour le verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

| Variables analysées | Moyenne | Effet clonal | | Effet covariable Circonférence 2017 | |
|--|---------|--------------|---------|--|---------|
| | | F- clonal | P-Value | F-covariable | P-Value |
| Déficit foliaire | 2.50 | 5.12 | 0.00 | 134.88 | 0.00 |
| Coloration rouge - partie fonctionnelle | 2.82 | 4.24 | 0.00 | 15.94 | 0.00 |
| Coloration rouge - bas de l'arbre | 2.52 | 5.22 | 0.00 | 15.97 | 0.00 |
| Coloration rouge - l'ensemble de l'arbre | 2.68 | 5.58 | 0.00 | 27 | 0.00 |
| IDC | 47.72 | 5.77 | 0.00 | 78.26 | 0.00 |
| Circonférence 2015 | 79.88 | 3.93 | 0.00 | - | - |
| Circonférence 2017 | 82.33 | 3.87 | 0.00 | - | - |
| Circonférence 2019 | 84.28 | 3.98 | 0.00 | - | - |

Pour s'affranchir de la circonférence des arbres qui se trouvent en concurrence, nous avons choisi de travailler sur les accroissements relatifs. En 2015, le protocole simplifié de notation ne permet pas de créer un indice de dégâts cumulés. C'est la note simplifiée (BR15) qui est utilisée pour vérifier l'impact de la maladie sur l'accroissement relatif.

Tableau 26 : Analyses de variance pour les deux périodes d'accroissement mesurées dans le verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

| Variable analysée | Moyenne | Effet clonal | | Effet BR15 | |
|-------------------------------|---------|--------------|---------|------------|---------|
| | | F- clonal | P-Value | F-BR | P-Value |
| Accroissement relatif 2015/17 | 2.90 | 2.11 | 0.00 | 21.14 | 0.00 |

| Variable analysée | Moyenne | Effet clonal | | Effet IDC | |
|-------------------------------|---------|--------------|---------|-----------|---------|
| | | F- clonal | P-Value | F-IDC | P-Value |
| Accroissement relatif 2017/19 | 1.75 | 1.57 | 0.01 | 2.64 | 0.00 |

Il existe un effet clonal et un effet de la sensibilité à la maladie pour les deux périodes d'accroissement (tableau 26). En 2015, il y a une bonne relation entre l'accroissement relatif et la sensibilité à la maladie. Plus les dégâts constatés sont importants plus l'accroissement est faible.

On obtient un résultat similaire, mais avec une meilleure précision en 2017 (figure 23). La note de sensibilité décomposée a permis une meilleure appréciation des dégâts de la maladie.

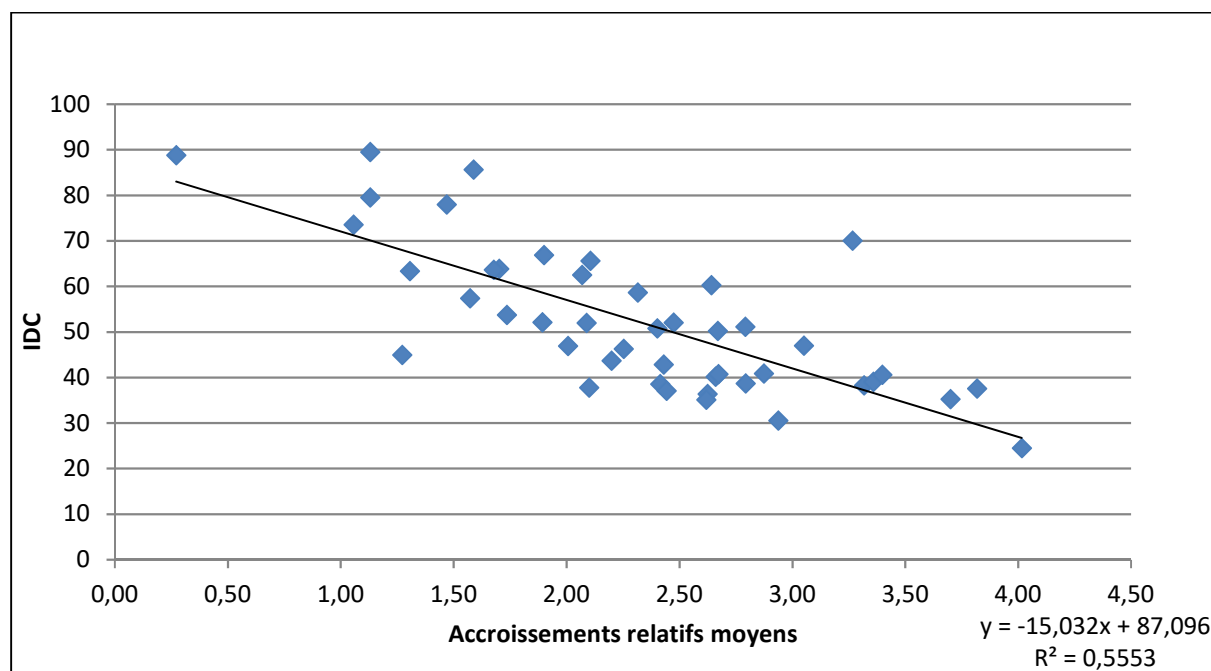


Figure 23 : indice de dégâts cumulés en 2017 en fonction de l'accroissement relatif 2017/19 - Verger de pin laricio de Calabre de Sivens.

Expertise génétique pour l'identification taxonomique des clones du verger de Sivens

Les données brutes du géotypage des 95 arbres sont données en annexe 5. Chaque individu à expertiser peut être associé de façon probabiliste à des populations d'arbres pris comme référence. Ces arbres de référence sont des pins laricio de Corse (Restonica (Forêt communale de Corte) et Valdo-Niello), des pins laricio de Calabre (Aspromonte), des pins de Salzman des gorges du Tarn, des pins noirs d'Autriche (Autriche), des pins de Pallas (Crimée, Chypre) et des pins de la côte dalmate (Croatie). Ces références externes ont été rajoutées car les arbres plantés à l'arboretum des Barres, à l'origine du verger de Sivens, étaient environnés d'autres pins noirs (pin laricio de Corse et pin pallasiana notamment) ayant pu conduire à de l'hybridation.

L'analyse de la structuration du verger à graines de Sivens indique que l'hybridation entre sous espèces de pins noirs est bien possible. Si 75 % des arbres sont bien des pins laricio, 25 % sont des arbres hybrides entre des laricio et des nigra (10.5%), des laricio et des dalmatica-pallasiana (13.6%), ou encore des laricio et des Salzman (1%). La présente analyse génétique considère les pins dalmatica et les pins pallasiana comme un même groupe génétique. Une analyse plus poussée au niveau de l'aire de répartition du pin noir montre que ce sont en réalité des unités génétiques proches mais différentes (Scotti-Saintagne, Giovannelli et al. 2019).

Au sein du groupe laricio, les marqueurs génétiques permettent d'identifier quatre provenances : Corse, Aspromonte, et deux provenances inconnues (prov1 et prov2) qui étaient absentes de la base de données externe des arbres de référence. La proximité génétique entre Aspromonte et les deux provenances 1 et 2 semblent indiquer une origine Calabraise de ces deux provenances. La figure 24 ci-dessous illustre la structuration génétique du verger à graines de Sivens. On voit que les couleurs rose et bleu ne sont pas présentes dans les arbres de référence de l'INRA.

K=7

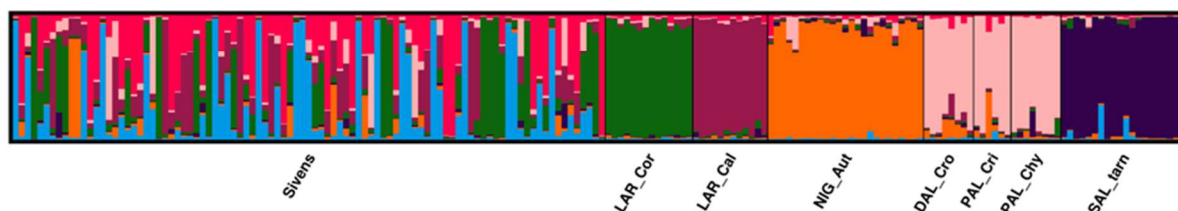
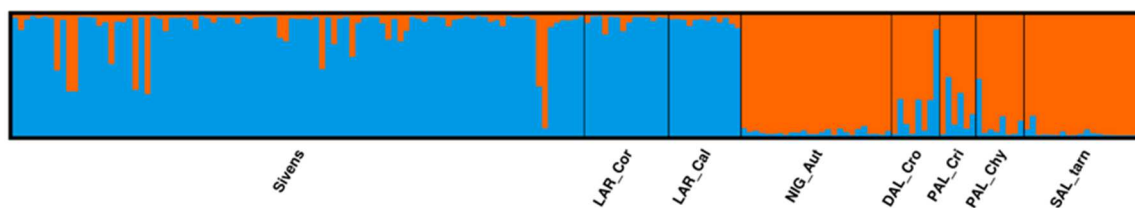


Figure 24 : Structuration génétique du verger à graines de Sivens selon 7 groupes. Chaque couleur représente un groupe génétique et chaque barre verticale, un individu. Les 95 arbres à expertiser sont en position 1 à 95 sur le graphique.

La répartition des arbres en sept groupes génétiques résulte d'une analyse préalable basée sur la méthode de Evanno (2005) dont les résultats sont donnés en annexe 5. Cette analyse montre que la répartition des arbres en deux ou quatre groupes génétiques est aussi très probable (figure 25). On voit sur la figure du bas (K=4) que la lignée bleue présente à Sivens est originaire de Calabre et la lignée verte de Corse.

K=2



K=4

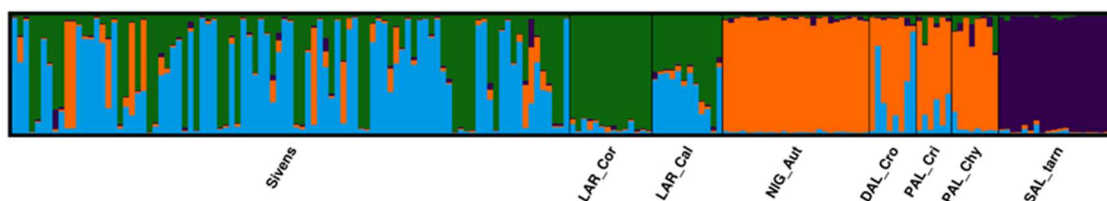


Figure 25 : Structuration génétique du verger à graines de Sivens en 2 (graphique du haut) ou 4 groupes (graphique du bas).

Chaque couleur représente un groupe génétique et chaque barre verticale, un individu. Les 95 arbres à expertiser sont en position 1 à 95 sur le graphique.

Lien entre l'origine génétique des clones, l'accroissement et les notations de maladie des bandes rouges

Sur un sous échantillonnage de 45 clones dont l'analyse génétique a permis une identification taxonomique (tableau 27, annexe 5), nous pouvons montrer que la croissance moyenne des clones appartenant à la sous-espèce laricio (35 clones) entre 2015 et 2017 est significativement plus importante (test de Tukey, pvalue =0.04) que la croissance moyenne des clones introgressés par d'autres espèces (laricio/nigra (4 clones) ou laricio/dalmatica-pallasiana (6 clones)). Ces différences ne sont plus significatives pour l'accroissement entre 2017 et 2019 (pvalue=0.27). Les différences d'accroissement entre les laricio et les arbres hybridés sont à mettre en relation avec l'attaque de la maladie des bandes rouges en 2015 dont l'effet a été marginalement significativement moins importante sur les laricio que les arbres introgressés (Test de Tukey, pvalue = 0.09). La différence entre les laricio et les arbres hybridés reste marginalement significative (pvalue=0.07) pour l'indice de dégât cumulé mesuré en 2017 et cette différence est due aux hybrides laricio/dalmatica-pallasiana (pas de différence entre les laricio et les hybrides laricio-nigra). Lorsque l'information sur la provenance des laricio est prise en compte (Calabre/Corse, Corse-Calabre) le test ne révèle pas de différence significative entre les provenances vis à vis de la maladie des bandes rouges en 2015 ni sur le cumul des dégâts en 2017.

Tableau 27 : Identification taxonomique des clones du verger de Sivens sur la base de l'analyse génétique réalisée par l'INRA.

Classés selon la note moyenne de maladie des bandes rouges évaluée en 2015 par Irstea (voir page 47).

| Sous-espèce | Provenance | Clone | Note moyenne Bande rouge |
|----------------|---------------|-------|--------------------------|
| laricio | Calabre | 443 | 1,00 |
| laricio | Corse_Calabre | 536 | 1,07 |
| dalpal_laricio | interspecific | 471 | 1,14 |
| laricio | Calabre | 409 | 1,17 |
| laricio | Calabre | 430 | 1,17 |
| laricio | Calabre | 437 | 1,20 |
| laricio | Calabre | 402 | 1,24 |
| laricio | Corse_Calabre | 481 | 1,24 |
| laricio | Corse_Calabre | 411 | 1,25 |
| laricio | Calabre | 386 | 1,29 |
| laricio | Calabre | 462 | 1,30 |
| laricio | Corse_Calabre | 523 | 1,36 |
| laricio | Corse | 490 | 1,45 |
| nigra_laricio | interspecific | 392 | 1,50 |
| laricio | Calabre | 469 | 1,50 |
| laricio | Corse_Calabre | 383 | 1,55 |
| laricio | Calabre | 526 | 1,67 |
| laricio | Corse | 427 | 1,70 |
| nigra_laricio | interspecific | 529 | 1,73 |
| laricio | Calabre | 483 | 1,79 |
| laricio | Corse_Calabre | 435 | 1,80 |
| laricio | Calabre | 478 | 1,82 |
| dalpal_laricio | interspecific | 406 | 1,91 |
| laricio | Calabre | 403 | 2,00 |
| laricio | Corse_Calabre | 518 | 2,06 |
| laricio | Calabre | 487 | 2,09 |
| laricio | Calabre | 421 | 2,10 |
| laricio | Calabre | 416 | 2,14 |
| laricio | Calabre | 474 | 2,15 |
| laricio | Calabre | 503 | 2,17 |
| nigra_laricio | interspecific | 454 | 2,25 |
| nigra_laricio | interspecific | 433 | 2,36 |
| dalpal_laricio | interspecific | 477 | 2,42 |
| Laricio | Calabre | 507 | 2,42 |
| laricio | Calabre | 449 | 2,44 |
| nigra_laricio | interspecific | 464 | 2,54 |
| laricio | Calabre | 429 | 2,64 |
| laricio | Calabre | 445 | 2,67 |
| laricio | Corse_Calabre | 425 | 2,71 |
| dalpal_laricio | interspecific | 390 | 2,73 |
| laricio | Corse_Calabre | 436 | 2,75 |
| nigra_laricio | interspecific | 446 | 2,75 |
| dalpal_laricio | interspecific | 404 | 2,80 |
| dalpal_laricio | interspecific | 511 | 2,80 |
| laricio | Calabre | 444 | 2,82 |

Le verger de pin laricio de Corse origine Corse

Ce verger n'a été mesuré qu'une seule fois, en 2018, et ne nous permet pas de vérifier l'impact de la maladie sur l'accroissement. La mesure de circonférence réalisée permet de connaître la sensibilité en fonction de la taille des arbres du verger.

L'analyse de l'indice de dégâts cumulés met en évidence des différences significatives au niveau familial mais aussi un effet de la covariable (tableau 28). Tous les caractères étudiés donnent les mêmes résultats pour ces deux facteurs sauf pour le déficit foliaire qui n'est pas expliqué par l'effet familial mais seulement par la covariable.

Tableau 28 : Analyses de variance par caractère dans le verger de pin laricio de Corse origine Corse.

| Variables analysées | Moyenne | Effet familiale | | Effet covariable | |
|--|---------|-----------------|---------|------------------|---------|
| | | F- familiale | P-Value | F-covariable | P-Value |
| IDC | 59.19 | 3,1 | 0.00 | 19.92 | 0,00 |
| Circonférence 2018 | 131 | 3.2 | 0.00 | - | - |
| Proportion de rouge - partie fonctionnelle | 52.46 | 3.01 | 0.00 | 15.64 | 0.00 |
| Proportion de rouge - bas de l'arbre | 75.9 | 3.07 | 0.00 | 19.31 | 0.00 |
| Proportion de rouge - ensemble de l'arbre | 64.18 | 3.26 | 0.00 | 20.41 | 0.00 |
| Déficit foliaire | 14.6 | 1.47 | 0.12 | 14.2 | 0.00 |

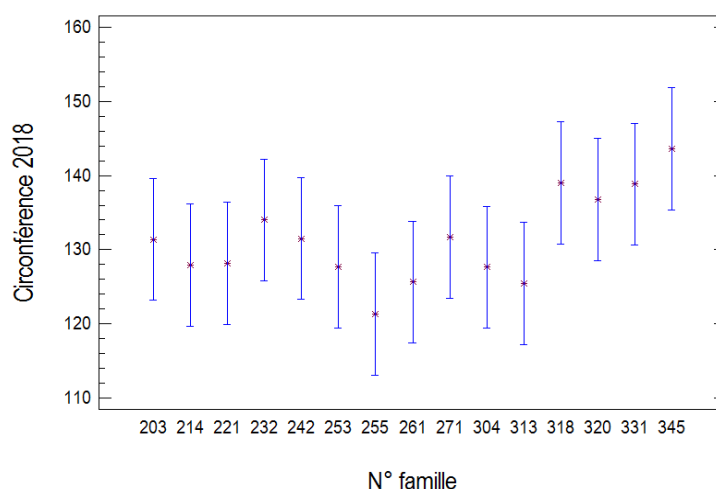


Figure 26 : Circonférences moyennes par famille en 2018 – Verger de pin laricio de Corse origine Corse.

Les différences sont surtout liées à 3 familles à forte circonférence (318, 331 et 345) qui sont bien plus grosses que la famille 255. Les onze autres familles ne sont pas différentes entre elles (figure 26).

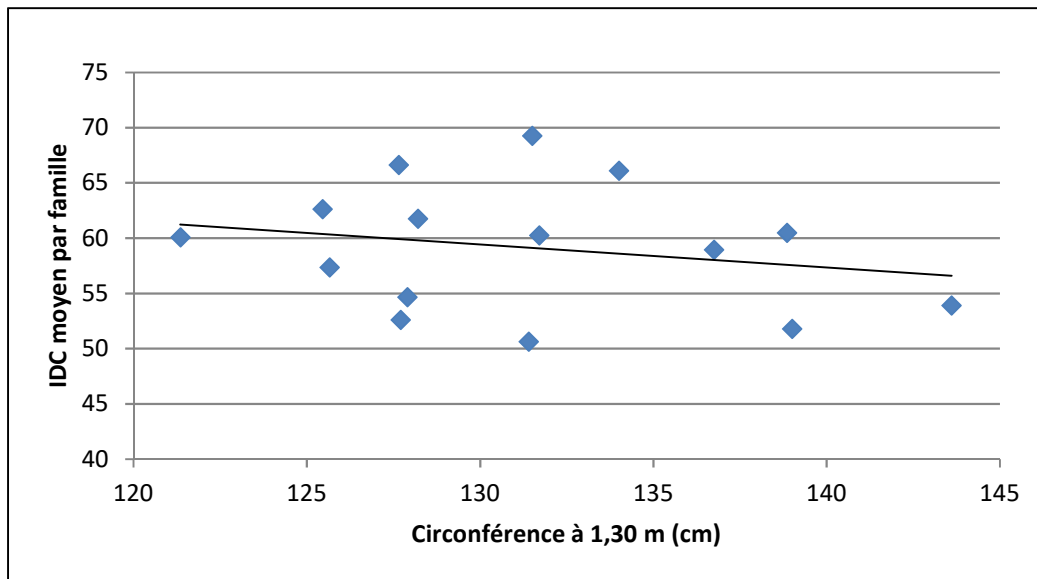


Figure 27 : Indices de dégâts cumulés moyens par famille en fonction de la circonférence moyenne en 2018 – Verger de pin laricio de Corse origine Corse.

Alors que l’effet covariable est significatif, on voit, figure 27, que la circonférence moyenne est peu ou pas liée à l’indice de dégâts cumulés moyen. Pour ce verger, les circonférences avaient une faible variabilité.

Le verger de pin laricio de Corse origine Centre

Les mesures pour ce verger ont été effectuées du 24 au 27 juin 2019. La météo ne permettant pas d’effectuer les mesures plus tôt dans la saison, celles-ci ont sûrement été un peu tardives et il est possible qu’une partie des feuilles étaient déjà tombées lors de notre passage. Les résultats ne sont peut-être pas une représentation fidèle de la maladie même si le protocole prend en compte le déficit foliaire.

La circonférence à 1.30 m de tous les arbres a aussi été mesurée.

Les effectifs restants dans le verger ne nous ont pas permis de mesurer 20 ramets par famille pour toutes les familles. Ces effectifs déséquilibrés nous ont obligés à utiliser le test de Bonferroni pour déterminer les groupes homogènes.

Tableau 29 : Analyses de variance par caractère dans le verger de pin laricio de Corse origine Centre.

| Variables analysées | Moyenne | Effet familiale | | Effet covariable Circonférence 2019 | |
|--|---------|-----------------|---------|--|---------|
| | | F- familiale | P-Value | F-covariable | P-Value |
| IDC | 48.76 | 2.26 | 0.00 | 7.53 | 0.00 |
| Circonférence 2019 | 152 | 2.41 | 0.00 | - | - |
| Proportion de rouge partie fonctionnelle | 40.36 | 2.31 | 0.00 | 2.06 | 0.15 |
| Proportion de rouge dans reste de l’arbre | 70.91 | 2.74 | 0.00 | 4.36 | 0.03 |
| Proportion de rouge dans l’ensemble de l’arbre | 55.64 | 2.76 | 0.00 | 3.75 | 0.05 |
| Déficit foliaire | 14.68 | 1.3 | 0.18 | 47.57 | 0.00 |

Comme dans le verger de pin laricio de Corse origine Corse, il y a une différence significative entre les familles ainsi qu’un effet de la covariable circonférence (tableau 29). Ces différences sont dues à 4 familles peu attaquées (420, 454, 463 et 387) et à une famille très attaquée (379). Les autres familles ne sont pas différentes.

Comme pour le verger de pin laricio de Corse origine Corse, il n'y a pas de relation entre l'indice de dégâts cumulés moyen et la circonférence moyenne et la variabilité des circonférences est faible (figures 28 et 29).

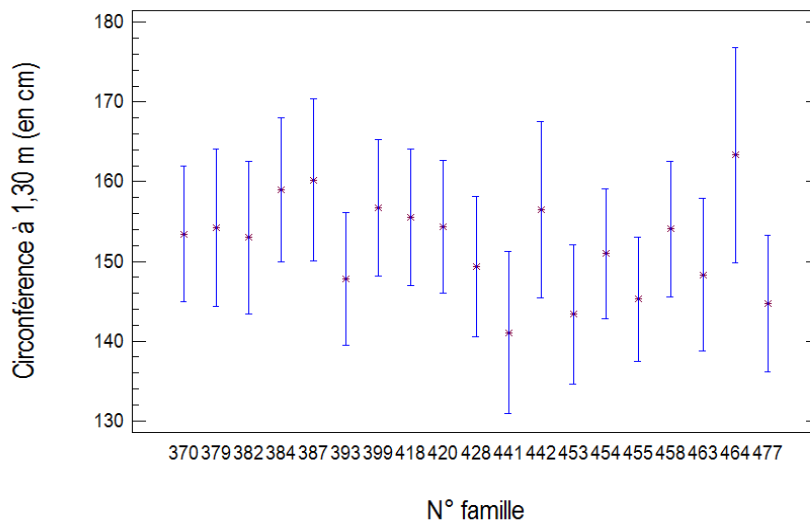


Figure 28 : Circonférences moyennes en 2019 par familles – Verger de pin laricio de Corse origine Centre.

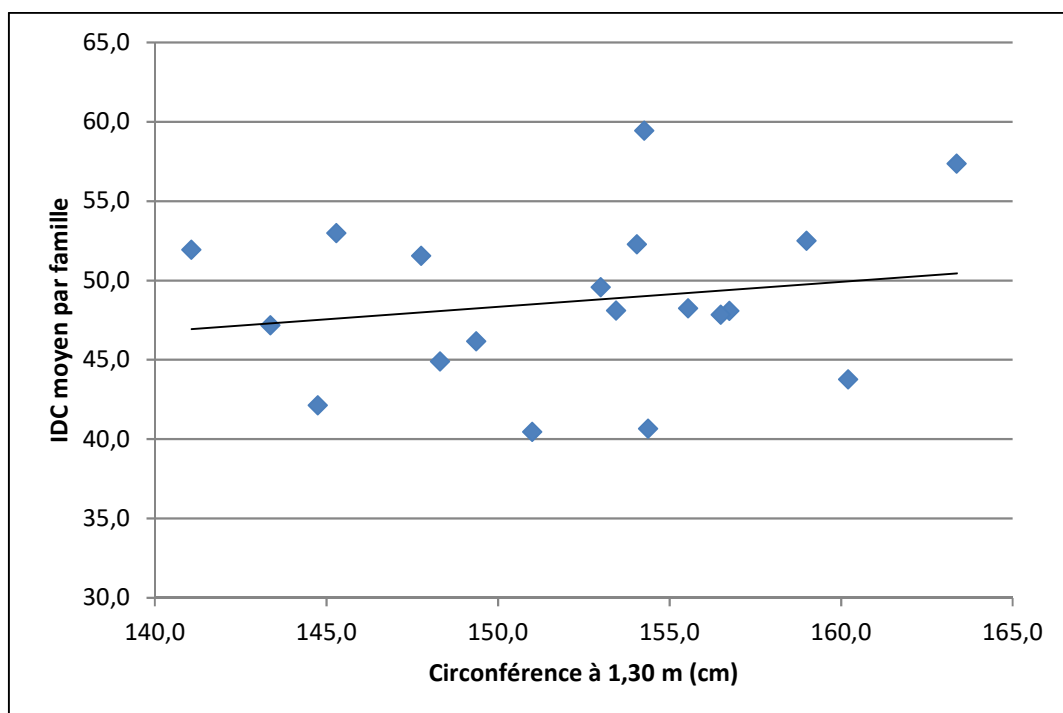


Figure 29 : Indices de dégâts cumulés moyen en fonction de la circonférence moyenne par famille en 2019 – Verger de pin laricio de Corse origine Centre.

2.4.3 Analyses des tests homologues des vergers de pin laricio

Niveau d'infection par la maladie des bandes rouges au printemps 2018

Les symptômes relevés dans le test aquitain (n° 2-426-3, tableau 30) sont nettement moins marqués qu'en région Centre-Val de Loire, en particulier concernant la proportion de coloration rouge anormale du houppier fonctionnel, qui ne dépasse jamais la catégorie 10 % à l'échelle de l'arbre.

Tableau 30 : Récapitulatifs des mesures réalisées dans les tests homologues de descendances. Moyenne et écart-type entre parenthèses.

| Test | Effectif | Circonférence | IDC | gamme IDC | Rou_ht |
|----------------------|--------------|---------------|---------------|-----------|---------------|
| n° 2-429-1 | 217 () | 82,3 (14,9) | 47,31 (15,43) | 19 – 97 | 10,64 (9,93) |
| n° 2-428-1 & 2-426-2 | 257 (5 – 22) | 81,13 (13,73) | 46,79 (17,67) | 10 - 96 | 17,57 (11,97) |
| n° 2-426-3 | 168 (4 – 15) | 85,71 (16,67) | 33,22 (11,50) | 18 - 80 | 1,01 (3,02) |

Variabilité des niveaux d'infection

Pin laricio de Corse-Île de Beauté

Pour l'Indice de dégâts cumulés (IDC), une partie très majoritaire de la variabilité intervient à l'échelle de l'arbre (88,07 %). Le niveau famille de demi-frères n'intervient que pour 11,93 %. Les niveaux d'IDC varient en effet de 19 à 97 % au niveau individuel, pour une moyenne de 47,3 %.

Pin laricio de Corse-Centre

Dans les tests en FD d'Orléans, une partie très majoritaire de la variabilité de l'Indice de Dégâts Cumulés intervient à l'échelle de l'arbre (79,93 %). Les niveaux famille de demi-frères et peuplement d'origine expliquent respectivement 16,77 et 3,30 %.

Dans le test aquitain, la variabilité interindividuelle (au niveau de l'arbre) explique à elle seule l'IDC (99,92 %). Le niveau peuplement d'origine est nul, au sens premier du terme ($0.17 \cdot 10^{-6}$ %).

Recherche des facteurs expliquant la variabilité de l'IDC

Pin laricio de Corse-Île de Beauté

Le facteur famille de demi-frères est retenu statistiquement dans le modèle linéaire mixte, avec la circonférence de l'arbre en covariable.

Le test post-hoc de comparaisons multiples met seulement en évidence les familles les plus extrêmes (figure 30). La famille de demi-frères n° 242 est ainsi significativement plus atteinte (IDC de 59 %) que 5 des familles les moins atteintes (n° 271, 331, 214, 221 et 261, avec un IDC compris entre 38,1 et 42,2 %). Les 9 autres familles ne sont jamais significativement différentes 2 à 2. De même, la famille n° 242, la plus atteinte, n'est pas significativement différente des 9 autres familles dont l'IDC varie entre 43,2 (famille n° 255) et 53,7 % (famille n° 320).

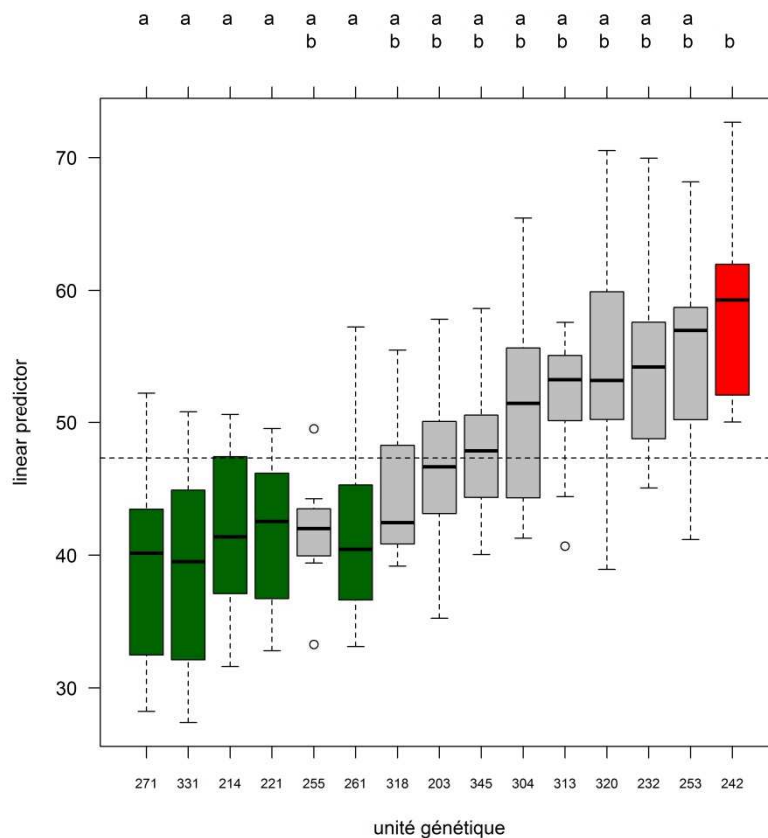


Figure 30 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Test 2-429-1 en FD d'Orléans. Pin laricio de Corse – Île de Beauté.
Les couleurs autres que le gris signalent les familles statistiquement différentes.

Pin laricio de Corse-Centre

Dans les tests en FD d'Orléans (figure 31), l'effet familial est statistiquement retenu, de même que la circonférence, en covariable. La famille n° 420, avec l'IDC le plus fort (65,79 %), est significativement différente de 8 familles, dont 2 parmi les moins atteintes (n° 399 et 477, avec respectivement 32,12 et 34,52 % d'IDC), les 6 autres se classant plutôt entre 36 et 45 % d'IDC. Les familles 458 et 464, avec un IDC de 57,37 et 55,84 % respectivement, sont également significativement différentes des 2 familles les moins atteintes (n° 399 et 477).

Dans le test aquitain, le niveau famille de demi-frères n'est pas retenu. Cette absence d'effets (peuplement d'origine, famille, et faiblesse de l'effet aléatoire bloc) peut découler de la faible importance du niveau moyen des dégâts (figure 32). Les moyennes mesurées par famille s'échelonnent de 25,19 (famille n° 387) à 40,75 % d'IDC (famille n° 455).

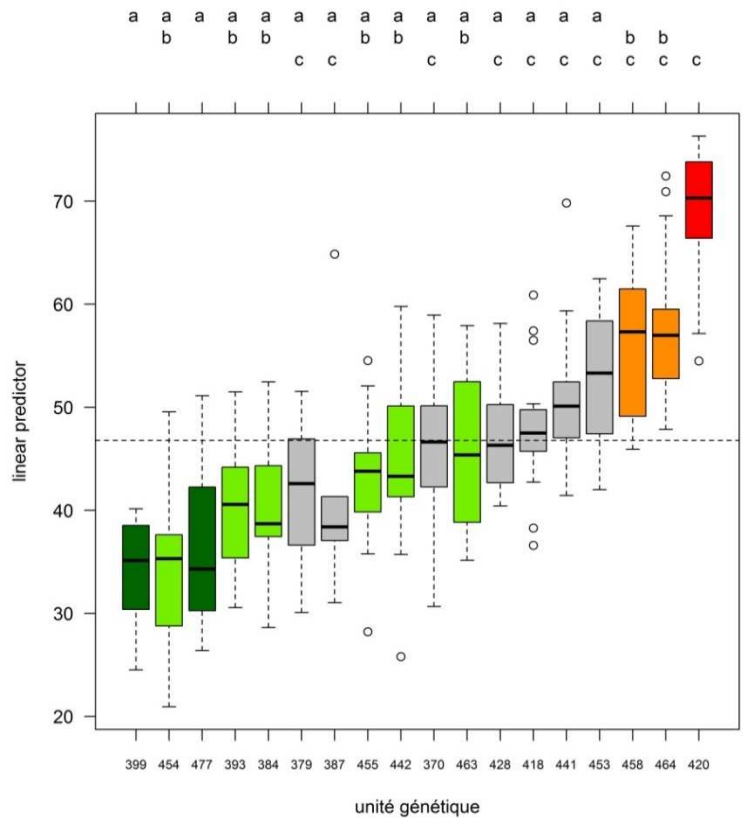


Figure 31 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés mesurés. Test 2-428-1 et 2-426-2 en FD d'Orléans. Pin laricio de Corse – origine Centre.
 Les couleurs autres que le gris signalent les familles impliquées dans des différences significatives 2 à 2. Les couleurs claires ne sont pas statistiquement différentes, de même que les tonalités identiques.

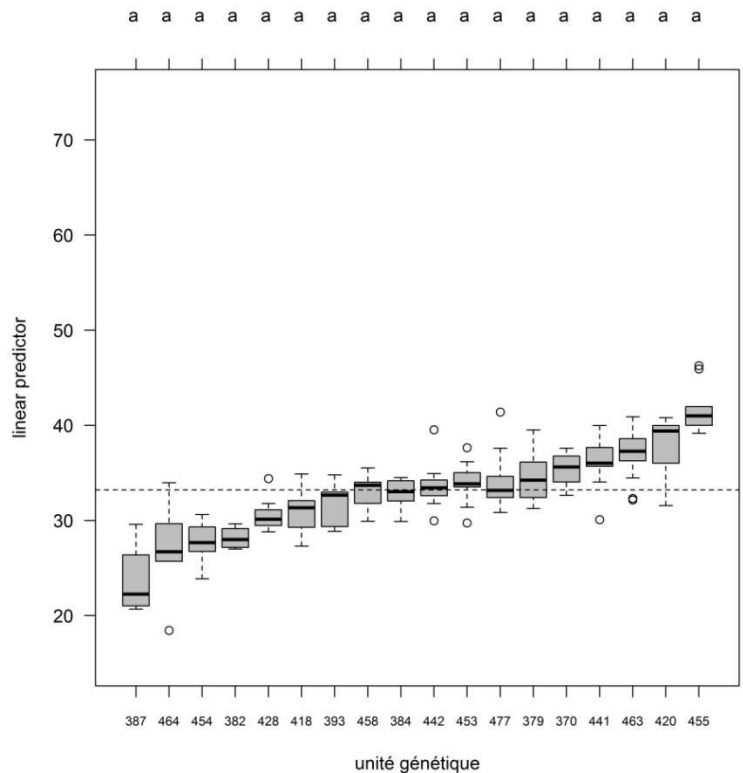


Figure 32 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés mesurés. Test 2-426-3 en Aquitaine. Pin laricio de Corse – origine Centre.
 Aucune différence significative n'est révélée entre familles 2 à 2.

Analyses multi-sites

Pin laricio de Corse – origine Île de Beauté

L'analyse multi-sites révèle des différences significatives entre les familles de demi-frères d'origine Île de Beauté (figure 33). Les familles 214 et 261, avec des moyennes respectives de 47,25 et 48,29 % d'IDC, sont significativement différentes des familles n° 304, 232 et 242 (59,64, 60,29 et 65 %). La famille n° 242 est également significativement plus atteinte qu'une grande majorité des 15 familles analysées : elle ne se distingue significativement pas de 4 familles seulement (n° 313, 320, 304 et 232).

L'analyse révèle également un effet provenance significatif (figure 34) : la forêt de Vizzavona est significativement moins atteinte (50,41 %) que la forêt de Noceta (59,23 %).

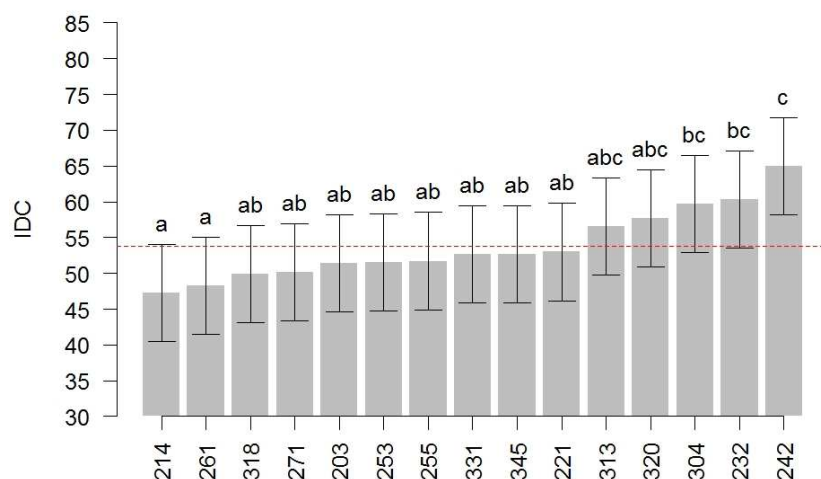


Figure 33 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Île de Beauté.

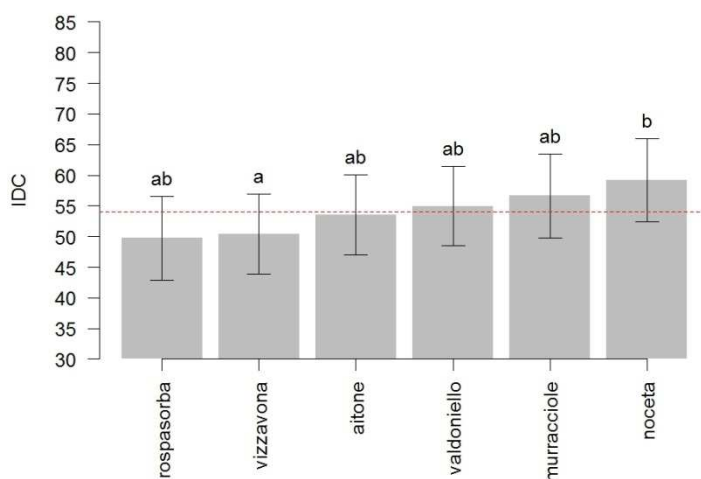


Figure 34 : Classement des provenances d'origine selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Île de Beauté.

Pin laricio de Corse – origine Centre

L'analyse multi-site révèle un effet site très significatif (p .value < .0001), ainsi qu'une interaction entre l'effet site et la circonférence des arbres (p .value = 0.0069). Cette dernière marque une différence entre les tests homologues et le verger, ce qui n'est pas surprenant. L'espacement entre les arbres au sein d'un verger est très différent des conditions plus forestières des tests en forêts.

Il n'existe pas d'effet significatif du peuplement d'origine ($p.value = 0.73$), mais il existe un effet familial significatif ($p.value = <.0001$). La famille n° 454 est significativement moins atteinte (36,58 %) que les familles 384, 458, 464 et 420 (46,5 à 49,7 %). Ces trois dernières familles sont également significativement différentes de la famille n° 477 (36,77 %) (Figure 35).

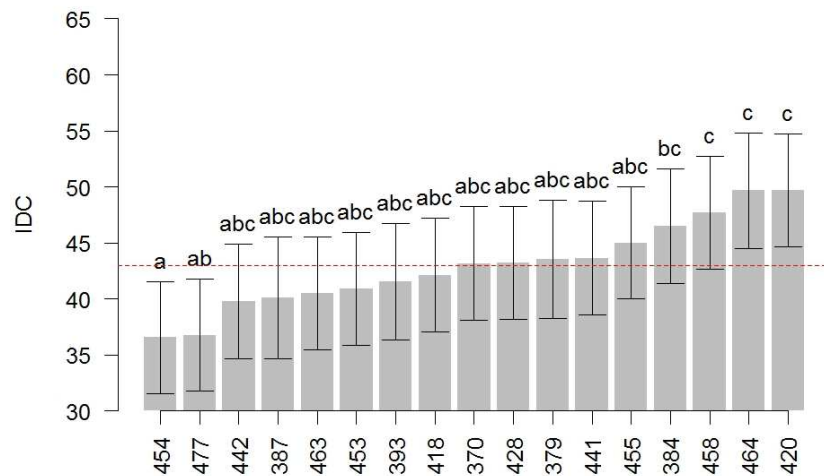


Figure 35 : Classement des familles de demi-frères selon l'Indice de Dégâts cumulés. Analyse multi-sites pour le pin laricio de Corse – origine Centre.

Sensibilités comparées entre maladie des bandes rouges et *Diplodia pinea*

Le second problème d'ordre pathologique affectant le pin laricio est causé par un champignon foliaire (*Diplodia pinea*) (Nageleisen et Piou 2017). Les niveaux d'infection sont corrélés notamment à l'état de stress des arbres. Des infections spectaculaires sont provoquées par les orages de grêle, dont les blessures révèlent le pathogène déjà présent dans l'arbre (espèce endophyte). Ce pathogène provoque des mortalités significatives lorsque les infections sont sévères. Il est donc important de vérifier si les niveaux de résistance du pin laricio à ces deux pathogènes principaux (*Diplodia pinea* et *Dothistroma* sp) sont corrélés.

Une étude a été conduite en 2007 sur le verger de pin laricio de Vayrières (origine Centre) suite à une infection sévère causée par un orage de grêle en mars 2006 (Decourcelle et al. 2008). La figure 36 donne les niveaux de résistance pour l'ensemble des familles bien représentées à l'époque dans le verger (30 familles). L'étude a, entre autres, conclu à un effet génétique significatif.

Les deux familles peu atteintes par la maladie des bandes rouges (selon les résultats de l'analyse multi-site) apparaissent comme des familles plutôt moyennement sensibles à *Diplodia pinea* (en vert dans la figure 36). Parmi les 4 familles les plus marquées par la maladie des bandes rouges (en rouge dans la figure 32), une seule apparaît franchement très sensible à *Diplodia pinea* (n° 384), tandis que les 3 autres restent plutôt dans la moyenne, même si leurs niveaux d'infection sont un peu supérieurs aux deux familles représentées en vert.

Nous avons trouvé une relation significative ($p.value = 0.035$) entre les niveaux de sensibilité aux deux pathogènes (figure 37), construite sur les 17 familles étudiées dans le projet et communes aux 3 sites d'évaluation – verger et tests homologues. Ainsi, on peut considérer que les familles les plus résistantes à la maladie des bandes rouges résistent en moyenne également mieux à *Diplodia pinea*. Néanmoins, il est à noter que les classements des familles selon ces 2 critères restent très différents. Une sélection (ou exclusion) de familles sur l'un des critères seulement ne constituerait donc pas une sélection (ou exclusion) idéale pour l'autre critère. En particulier, il pourrait conduire à préserver des familles moyennement sensibles à *Dothistroma*, mais peu résistantes à *Diplodia* (famille n°442, 393 et 370, figure 37).

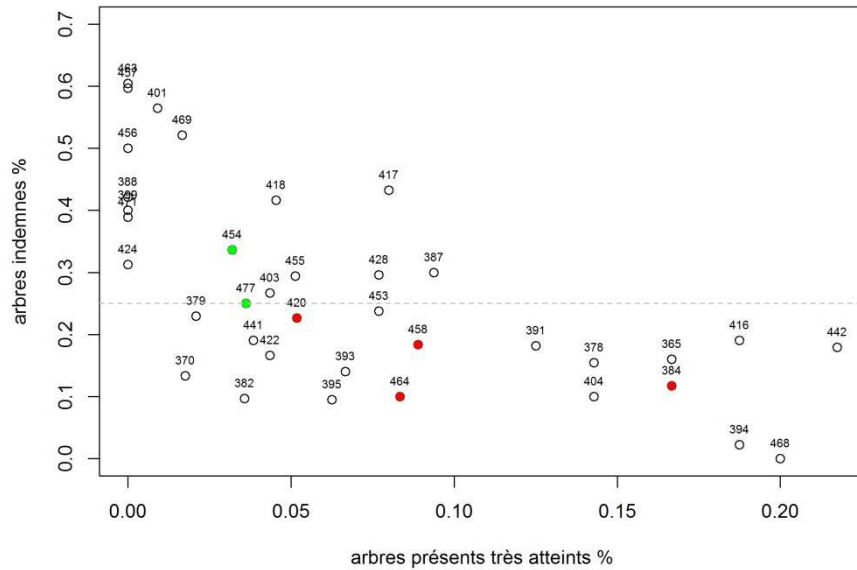


Figure 36 : Niveau de résistance à *Diplodia pinea* par famille de demi-frères. Verger de pin laricio de Corse origine Centre à Vayrières.
 D'après Decourcelle et al. 2008. Le % d'arbres très atteints (>40% de branches sèches) est calculé sur les arbres présents après éclaircie du verger. Le % d'arbres indemnes est calculé sur la population totale avant éclaircie. L'éclaircie a prélevé les arbres atteints à 50 % et plus.

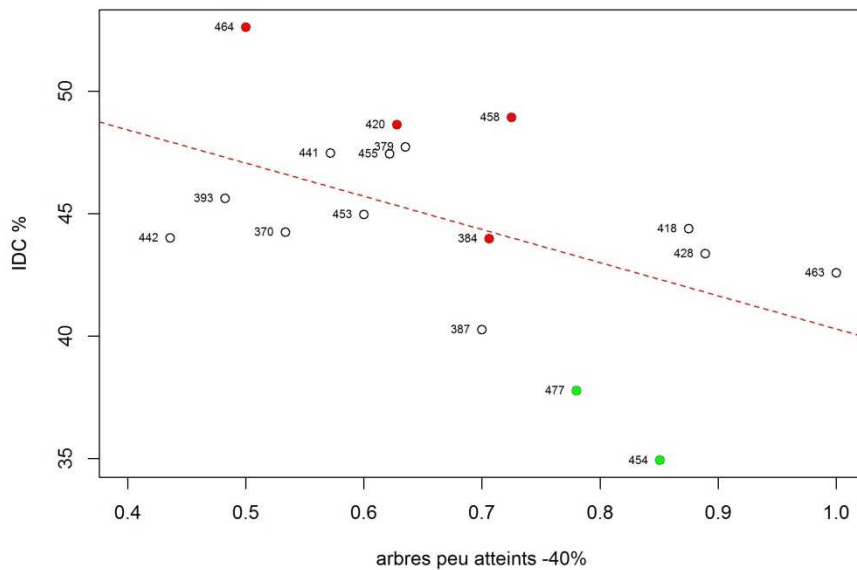


Figure 37 : Sensibilité à la DNB en fonction du niveau de résistance à *Diplodia pinea* par famille de demi-frères. Verger de pin laricio de Corse origine Centre à Vayrières.
 D'après Decourcelle et al. 2008. Le % d'arbres peu atteints (branches sèches < 40%) est calculé sur la population totale avant éclaircie.

2.4.4 Analyse de la variabilité entre provenances de pin laricio

Niveau d'infection par la maladie des bandes rouges au printemps 2019

Tableau 31 : Récapitulatifs des mesures réalisées dans les tests de provenances.

Moyenne et écart-type entre parenthèses.

| Test | Effectif | Circonférence | IDC | gamme IDC | Rou_ht |
|------------|---------------|----------------|---------------|-----------|-------------|
| n° 1-429-2 | 258 (6 - 14) | 100,57 (24,04) | 49,42 (13,23) | 14 – 98 | 7,71 (9,69) |
| n° 1-428-1 | 336 (12 – 34) | 80,06 (18,11) | 36,02 (10,67) | 10 - 85 | 9,35 (6,24) |

Variabilité des niveaux d'infection

Au Rousset (n° 1-429-2), la décomposition de la variance laisse apparaître des niveaux très faibles pour l'effet bloc et l'effet variété (respectivement, 1,1 et 2,6 %) et nul pour l'effet massif ($0,14 \cdot 10^{-4}$). L'effet provenance explique 29,1 % de la variabilité de l'IDC. La variabilité résiduelle (au niveau arbre) est toujours la plus importante, avec 67,2 %.

Dans le test d'Orléans (n° 1-428-1), les effets (testés individuellement) expliquent respectivement :

- 0,06 % pour la variété
- 2,69 % pour le massif,
- 3,39 % pour la provenance,
- 8,08 % pour le bloc.

Effets de la variété sur l'IDC

Dans le test de provenances du Rousset en Aquitaine, l'ajustement d'un modèle linéaire mixte révèle un effet variété significatif au seuil de 95 % (figure 38). Le pin laricio de Calabre est ainsi légèrement moins atteint que le pin laricio de Corse (moyennes ajustées de 47% et 50,73 % respectivement). Lorsque l'on considère trois groupes de variété au lieu de deux, la provenance dite artificielle des Barres ne se distingue pas significativement des deux autres ($p.value = 0.063$). Tout au plus, pourrait-on émettre l'hypothèse d'une tendance, avec la provenance Calabre des Barres en situation intermédiaire (figure 39).

Selon un test de négligeabilité, conduit sous l'hypothèse d'un seuil d'écart de 7,5 % d'IDC, la relation donnant une différence significative entre les deux variétés est négligeable dans 99 % des cas.

Dans le test de provenances d'Orléans, les deux variétés Corse et Calabre ne se distinguent absolument pas au niveau de l'IDC ($p.value = 0.74$, avec un écart de 0.44 % sur les moyennes ajustées).

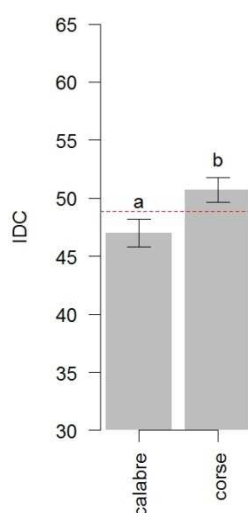


Figure 38 : Impact de la variété sur l'Indice de Dégâts cumulés. Test 1-429-2 en Aquitaine.

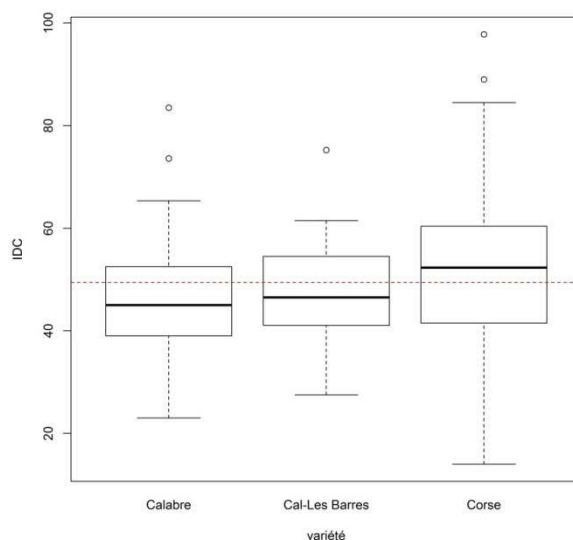


Figure 39 : Variation de l'IDC selon les trois groupes de variétés. Test de provenances du Rousset (33). Données mesurées. La ligne rouge figure la moyenne globale de l'échantillon.

Effets du massif sur l'IDC

D'après la procédure de modélisation, il existe un effet massif significatif sur l'IDC dans le test de provenances du Rousset en Aquitaine ($p.value = 0.009$). Cependant, les tests post-hoc de comparaisons multiples ne révèlent qu'une seule différence significative entre 2 massifs (figure 40). Il est à noter que ces deux moyennes ajustées correspondent l'une à du pin laricio de Calabre (Sila Greca, 43,24 %) et l'autre à du pin laricio de Corse (Massif du Rotondo, 52,78 %). Par ailleurs, la moyenne ajustée la plus élevée correspond à une provenance de Calabre, 55,06 % pour le massif de l'Aspromonte, situé à l'extrême pointe de la botte italienne.

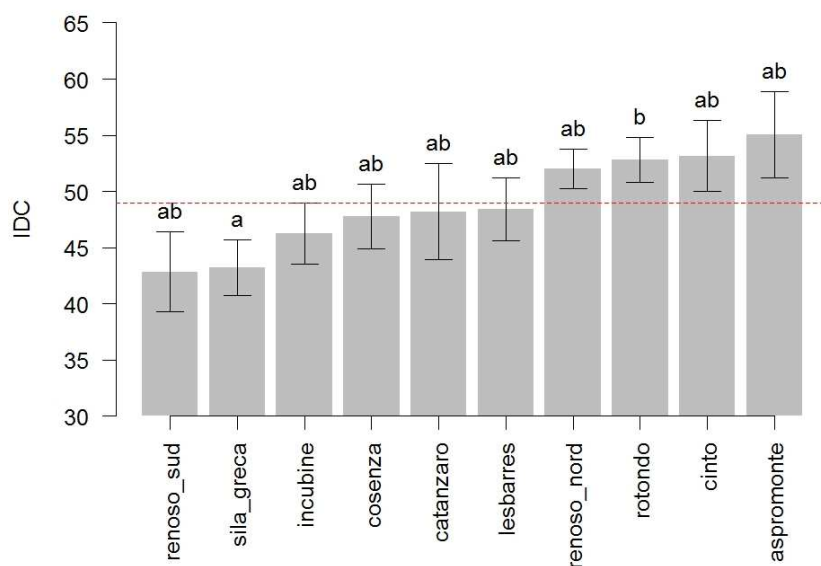


Figure 40 : Effet massif d'origine sur l'IDC. Test de provenances du Rousset (33). La droite en pointillés rouges figure la moyenne ajustée.

Aucun effet massif significatif n'est relevé dans le test d'Orléans ($p.value = 0.187$, figure 41).

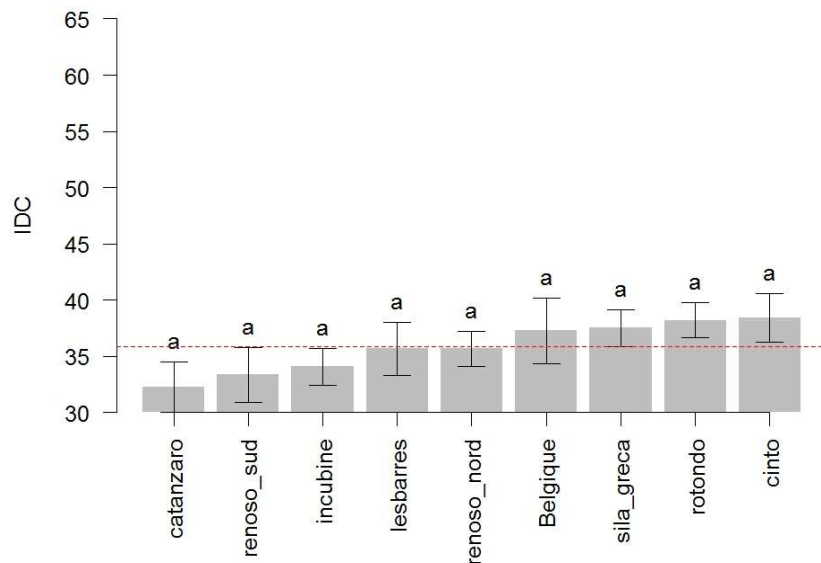


Figure 41 : Effet massif d'origine sur l'IDC. Test de provenances d'Orléans (45).
La droite en pointillés rouges figure la moyenne ajustée.

Effets de la provenance sur l'IDC

Le facteur provenance n'explique pas significativement l'IDC, dans aucun des deux tests (figures 42 à 44). Les moyennes estimées par provenance s'échelonnent de 40,56 % (Marghèse, Corse) à 58,21 % (Aitone, Corse) au Rousset, mais sont bien inférieures à Orléans.

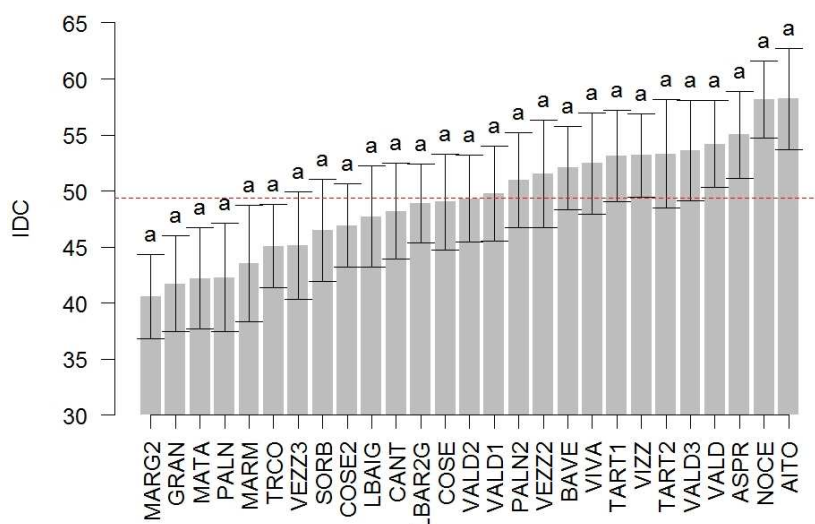


Figure 42 : Effet provenance sur l'IDC. Test de provenances du Rousset (33).
La ligne rouge figure la moyenne ajustée.

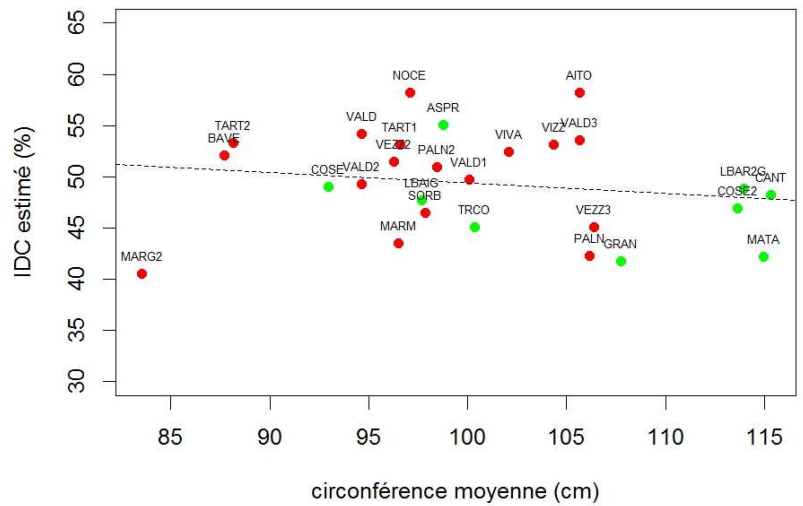


Figure 43 : IDC moyen estimé en fonction de la circonférence moyenne selon les provenances. Test de provenances du Rousset (33). La droite noire figure la régression linéaire sur les 27 provenances (ns). Les points rouges et verts représentent respectivement les provenances Corses et les provenances Calabraises.

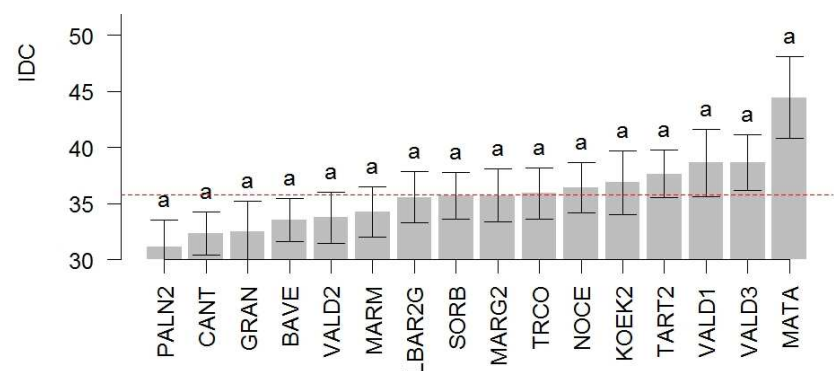


Figure 44 : Effet provenance sur l'IDC. Test de provenances d'Orléans (45). La ligne rouge figure la moyenne ajustée.

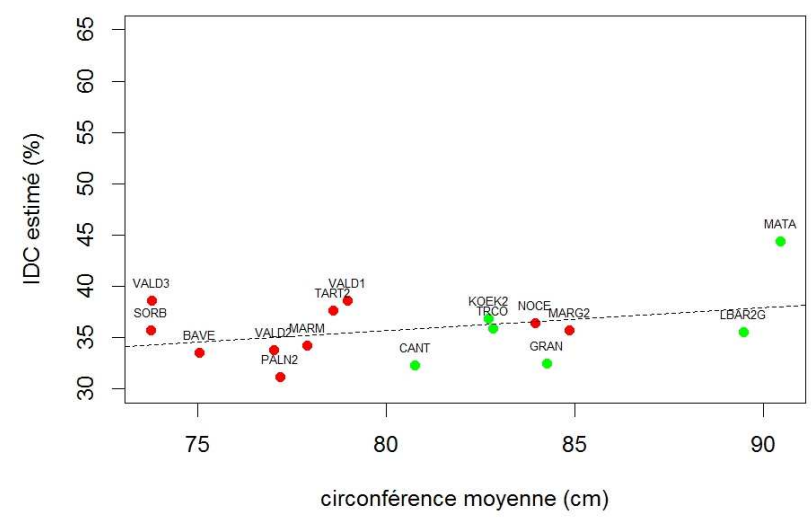


Figure 45 : IDC moyen estimé en fonction de la circonférence moyenne selon les provenances. Test de provenances d'Orléans. La droite noire figure la régression linéaire sur les 16 provenances (ns). Les points rouges et verts représentent respectivement les provenances Corses et les provenances Calabraises.

Analyse multi-site

Comme attendu compte-tenu des résultats précédents obtenus sur chaque site de test individuellement, l'effet site est hautement significatif ($p.value < .0001$). Aucun effet significatif de la variété n'est détecté sur l'échantillon regroupé des 469 arbres notés, répartis dans les 15 provenances communes aux deux sites ($p.value=0.15$, effectifs entre 21 et 46 arbres par provenance).

Aucun effet significatif au niveau massif n'est détecté non plus ($p.value = 0.13$, figure 46).

Un faible effet significatif de la provenance est retenu ($p.value = 0.0407$). Cependant le test post-hoc de comparaison multiple ne révèle aucune différence significative entre les provenances prises 2 à 2 (figure 47).

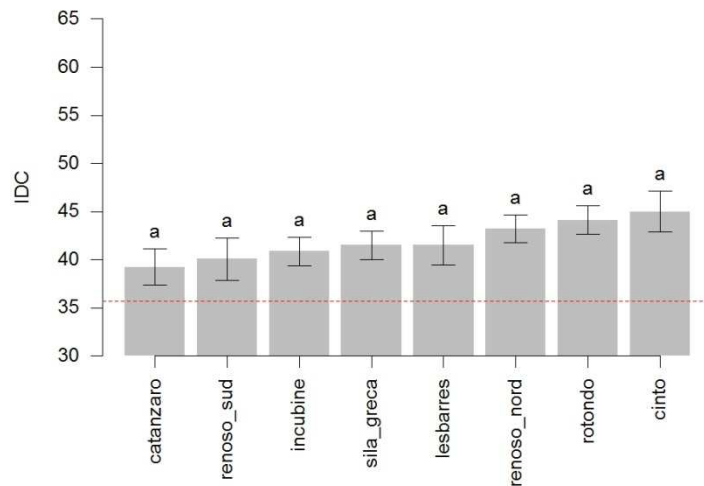


Figure 46 : Effet massif sur l'IDC. Tests de provenances du Rousset (33) et d'Orléans (45) regroupés. La ligne rouge figure la moyenne ajustée.

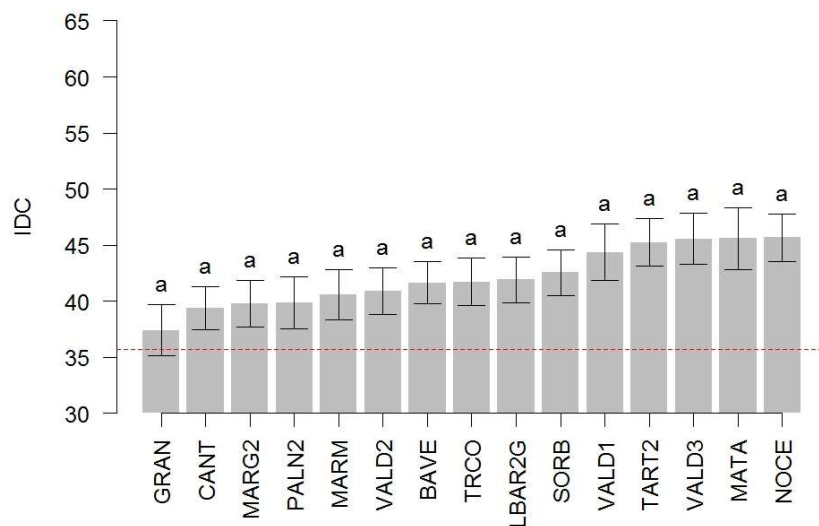


Figure 47 : Effet provenance sur l'IDC. Tests de provenances du Rousset (33) et d'Orléans regroupés. La ligne rouge figure la moyenne ajustée.

2.4.5 Analyse de la variabilité au sein de l'espèce collective *Pinus nigra*

Le travail de thèse de Guia Giovannelli (2017) s'est aussi attaché à relier résistance à la maladie des bandes rouges et origine géographique des lignées. Le tableau 32 résulte d'une évaluation de rameaux récoltés en avril 2015 sur la plantation comparative de pin noir de Pomet dans les Hautes-Alpes. La figure 48 montre des échantillons de ces rameaux, provenant de quatre sous-espèces de pin noir : les individus sont tous affectés par la maladie de bandes rouges, mais à des niveaux différents. A cette date, la prévalence de la maladie était forte : aussi, même si le protocole utilisé ne correspond pas à celui, classique, du DSF, il peut donner une idée du niveau de sensibilité par origine géographique et donc, par lignée évolutive.

Le niveau de sensibilité pour les quatre lignées testées, s'étage de 29% (*P.n. salzmannii*) à 68% (*P.n. laricio*) avec des niveaux intermédiaires à 48% pour *P.n. nigra* et 58% pour *P.n. pallasiana*. Le niveau provenance/lignée évolutive pourrait donc être pertinent pour la gestion forestière et l'aménagement. La comparaison entre sous-espèces de pin noir mériterait cependant d'être répétée dans d'autres dispositifs et pour un plus grand nombre de provenances par sous-espèce de pin noir.

Tableau 32 : Fréquence de classement des rameaux selon la provenance et la présence de symptômes de la maladie des bandes rouges.

Test de provenances de pin noir de l'INRA de Pomet (Hautes Alpes). Oui = individu malade, non= individu non malade, ? = incertitude de classement.

| | observateur A | | | observateur B | | | observateur C | | | effectif |
|-------------------------------|---------------|-------------|-------------|---------------|-------------|-------------|---------------|-------------|-------------|------------|
| | ? | oui | non | ? | oui | non | ? | oui | non | |
| <i>P.n. laricio</i> | 15.4 | 52.6 | 32.1 | 2.6 | 67.9 | 29.5 | 14.1 | 55.1 | 30.8 | 78 |
| Aspromonte | 13.0 | 65.2 | 21.7 | 8.7 | 73.9 | 17.4 | 13.0 | 69.6 | 17.4 | 23 |
| Cosenza | 20.7 | 55.2 | 24.1 | 0.0 | 72.4 | 27.6 | 17.2 | 58.6 | 24.1 | 29 |
| Valdoniello | 11.5 | 38.5 | 50.0 | 0.0 | 57.7 | 42.3 | 11.5 | 38.5 | 50.0 | 26 |
| <i>P.n. nigra</i> | 9.2 | 39.2 | 51.5 | 0.0 | 38.5 | 61.5 | 16.9 | 30.8 | 52.3 | 130 |
| Doblhoff | 29.6 | 37.0 | 33.3 | 0.0 | 63.0 | 37.0 | 37.0 | 37.0 | 25.9 | 27 |
| Perithorion | 0.0 | 85.2 | 14.8 | 0.0 | 74.1 | 25.9 | 22.2 | 55.6 | 22.2 | 27 |
| Studenica | 12.0 | 12.0 | 76.0 | 0.0 | 0.0 | 100.0 | 8.0 | 12.0 | 80.0 | 25 |
| Thaso | 3.8 | 46.2 | 50.0 | 0.0 | 42.3 | 57.7 | 15.4 | 34.6 | 50.0 | 26 |
| Tzarvaritza | 0.0 | 12.0 | 88.0 | 0.0 | 8.0 | 92.0 | 0.0 | 12.0 | 88.0 | 25 |
| <i>P.n. pallasiana</i> | 14.6 | 43.7 | 41.7 | 1.9 | 45.6 | 52.4 | 19.4 | 37.9 | 42.7 | 103 |
| Ayancik | 39.1 | 21.7 | 39.1 | 4.3 | 30.4 | 65.2 | 34.8 | 26.1 | 39.1 | 23 |
| Mugla | 24.0 | 28.0 | 48.0 | 0.0 | 44.0 | 56.0 | 20.0 | 28.0 | 52.0 | 25 |
| Popova Livada | 0.0 | 66.7 | 33.3 | 0.0 | 59.3 | 40.7 | 18.5 | 48.1 | 33.3 | 27 |
| Yalta_Aluchtin | 0.0 | 53.6 | 46.4 | 3.6 | 46.4 | 50.0 | 7.1 | 46.4 | 46.4 | 28 |
| <i>P.n. salzmannii</i> | 19.2 | 9.6 | 71.2 | 0.0 | 21.9 | 78.1 | 16.4 | 12.3 | 71.2 | 73 |
| Fresneda | 20.8 | 8.3 | 70.8 | 0.0 | 20.8 | 79.2 | 20.8 | 8.3 | 70.8 | 24 |
| Gagnieres | 20.8 | 8.3 | 70.8 | 0.0 | 20.8 | 79.2 | 12.5 | 16.7 | 70.8 | 24 |
| Priego | 16.0 | 12.0 | 72.0 | 0.0 | 24.0 | 76.0 | 16.0 | 12.0 | 72.0 | 25 |
| Moyenne | 13.8 | 37.5 | 48.7 | 1.0 | 43.2 | 55.7 | 16.9 | 34.1 | 49.0 | |



Figure 48 : Exemple de photographies de rameaux de *Pinus nigra* collectés dans le dispositif de Pomet en avril 2015 et diversement atteints par la maladie des bandes rouges

2.5 Discussion

Nous avons étudié l'impact de l'origine génétique des pins laricio sur leur sensibilité à la maladie des bandes rouges sur 11 sites différents, répartis dans deux régions. Nous avons exploré différents niveaux d'organisation de la diversité génétique (variété (Corse ou Calabre), provenance, descendance, clone), évaluant ainsi près de 2000 arbres et 66 unités génétiques différentes. Ce travail est conséquent, mais le nombre d'arbres par unité génétique ou le nombre de sites par unité génétique restent, l'un comme l'autre, globalement faibles.

Comparé au nombre de sites expérimentaux d'amélioration génétique existant pour le pin laricio, l'échantillonnage utilisé dans ce projet est très partiel. Il constitue un compromis de faisabilité, résultant de la lourdeur des protocoles utilisés et des contraintes biologiques inhérentes à la notation elle-même (conditions de visibilité des symptômes et présence effective de ceux-ci sur la durée du projet).

Nous avons systématiquement pris en compte la dimension des arbres dans les analyses, révélant ainsi l'effet de l'origine génétique à dimension constante. Dans le cas où il existerait un effet significatif de l'origine génétique sur la dimension, il pourrait en résulter une confusion de facteur entre dimension et origine génétique.

Quel que soit le type de dispositifs analysés, une relation significative et négative existe au niveau individuel entre le niveau de la maladie et la circonférence à 1,30 m (nous reviendrons plus précisément sur ce point dans la partie 3). Des résultats similaires entre vigueur et sensibilité à la maladie des bandes rouges ont déjà été mis en évidence, par exemple avec la hauteur pour le pin sylvestre en Grande-Bretagne (Fraser et al. 2015a). S'il est difficile pour l'instant d'expliquer cette relation, plusieurs hypothèses ont été formulées (Fraser et al. 2015a). Sur le plan génétique, Kennedy (2014) en a déduit que sélectionner les origines sur la vigueur devrait ainsi permettre une amélioration sur le critère de résistance à la maladie des bandes rouges.

Pour le critère de sensibilité à la maladie des bandes rouges, la variabilité se trouve essentiellement au niveau de l'individu, quels que soit son origine génétique et le type d'unité génétique concernée (provenance, descendance, clone). Ce résultat est en accord avec la littérature (Perry et al. 2016). Ce n'est pas un facteur facilitant la sélection génétique, mais on peut lui attribuer des points positifs, en considérant que dans une population donnée, une haute variabilité entre individus constitue une source potentielle d'adaptation et de résilience (Perry et al. 2016).

Les tests génétiques comparant dans les mêmes conditions pédoclimatiques les deux variétés Corse et Calabre, nous apportent des résultats contrastés selon les sites. Lorsque les deux variétés ont des sensibilités significativement différentes à la maladie des bandes rouges, le pin laricio de Calabre est en moyenne moins sévèrement infecté que le pin laricio de Corse. Il faut néanmoins noter qu'au sein de chacune des variétés, la variabilité est elle-même très importante et qu'ainsi certaines provenances de pin laricio de Calabre peuvent être plus sévèrement touchées que certaines provenances de pin laricio de Corse. Lorsque des différences significatives existent entre provenances, celles-ci sont cependant assez modérées et ont été classées négligeables d'un point de vue pragmatique dans 99% des cas. Enfin, lorsque l'on compare les résultats analysés site par site, on constate un classement des provenances particulièrement instable. Il est donc hors de question de favoriser aujourd'hui la substitution aveugle du pin laricio de Corse par le pin laricio de Calabre. Des études complémentaires seraient bienvenues afin de multiplier les sites de comparaison et poursuivre l'évaluation de la stabilité des résultats des deux variétés au niveau provenance notamment. Nous pouvons imaginer également d'analyser les données en utilisant d'autres facteurs, tels l'altitude ou les paramètres climatiques des régions d'origine des populations.

La forte variabilité intra-variété ainsi que la fragilité des différences que nous constatons entre les deux variétés Corse-Calabre trouvent sans doute leur explication dans l'histoire évolutive du pin noir, *Pinus nigra* Arnold. Le pin noir d'Europe, appartient à la section *Pinus* et au sous-genre *Pinus* de la famille des Pinacées (Eckert et Hall 2006). Son aire de répartition est large et discontinue. Elle s'étend depuis ses occurrences isolées de l'Afrique du Nord à la Méditerranée septentrionale, vers l'est jusqu'à la Mer Noire et la Crimée (Gausson et al. 1964, Barbéro et al. 1998, Isajev et al. 2004). Le pin noir tolère et s'adapte à plusieurs types de sol et de conditions topographiques, de même qu'une grande variété de climats dans son aire géographique. Il pousse à des altitudes allant du niveau de la mer à deux mille mètres, le plus souvent entre 800 et 1 500 mètres d'altitude. Le pin noir est l'un des conifères indigènes les plus importants du point de vue économique en Europe méridionale et centrale et l'une des espèces les plus utilisées dans les programmes de reboisement européens depuis le XIXe siècle et tout au long du XXe siècle (Isajev et al. 2004). Historiquement, plusieurs sous-espèces géographiques sont décrites mais la taxonomie de l'espèce est toujours considérée comme non résolue (Rubio-Moraga et al. 2012). Ainsi différents référentiels taxonomiques coexistent et reconnaissent entre 2 et 8 sous-espèces.

Un travail de phylogéographie initié au cours de la thèse de Guia Giovannelli, et maintenant publié dans la revue *Tree Genetics & Genomes* (Scotti-Saintagne, Giovannelli et al. 2019), précise l'histoire évolutive de ce pin. Alors que les espèces dont l'aire de répartition est géographiquement fragmentée montrent souvent une différenciation génétique significative entre populations et une faible diversité génétique au sein des populations, les résultats de ce travail montrent que la diversité actuelle de *Pinus nigra* et sa faible structure génétique spatiale résultent de la fragmentation récente, au Pléistocène supérieur ou à l'Holocène inférieur, d'une lignée ancestrale en six lignées génétiques modernes, distinctes. Le flux de gènes entre les différentes lignées modernes est important et de nombreuses populations actuelles sont faites de mélanges génétiques entre les lignées. Les pins laricio de Corse et de Calabre sont ainsi classés dans la même lignée. Les auteurs suggèrent de reconnaître ces six lignées comme des taxons de rang infra-spécifique : *Pinus nigra salzmannii* (Afrique du Nord, Espagne, France continentale), *P.n. laricio* (Corse, Calabre), *P.n. nigra*

(Italie, Autriche, ex-Yougoslavie, Roumanie), *P.n. dalmatica* (littoral Croate), *P.n. pallasiana* (Grèce, Turquie, Crimée), *P.n. caramanica* (Chypre).

Si l'on s'en tient aux matériels forestiers de reproduction (MFR) produits dans les vergers de l'Etat, le pin laricio de Calabre issu du verger de clones de Sivens (code MFR : PLA-VG-002 Les Barres-Sivens-VG) se révèle moins attaqué que le pin laricio de Corse, qu'il soit d'origine Centre (PLO-VG-001 Sologne- Vayrières-VG) ou Île de Beauté (PLO-VG-002 Corse-Haute-Serre-VG). Les analyses mettent en évidence une corrélation négative entre la maladie et l'accroissement, mais cette thématique sera plus développée dans la partie 3 de ce rapport. Les résultats montrent aussi que les provenances issues des Barres (verger de Calabre de Sivens et ancien verger de Calabre de Bout dans l'Allier) atteignent systématiquement de meilleures circonférences moyennes, confirmant ainsi la supériorité de la population artificielle des Barres en termes de vigueur, déjà mise en évidence par Roman-Amat et Arbez en 1985. L'utilisation des MFR issus de Sivens pourrait ainsi être préférée dans les conditions plus favorables au développement de la maladie. Il faut toutefois rester vigilant du fait des risques de dommages causés par *Diplodia pinea*, le Sphaeropsis des pins, 2^e pathogène d'importance pour le pin laricio (Nageleisen et Piou 2018). *Diplodia pinea* est un pathogène opportuniste pouvant provoquer des infections sévères sur des arbres physiologiquement stressés, notamment à l'occasion de conjonction de facteurs prédisposant, tels que la sécheresse et la grêle. La probabilité de mortalité peut ainsi être beaucoup plus élevée dans le cas d'une infection par *Diplodia pinea* que dans le cas d'une infection par *Dothistroma*, agent de la maladie des bandes rouges (cf partie 3). Or, la prévalence de *Diplodia pinea* est plus forte chez le pin laricio de Calabre que chez le pin laricio de Corse d'après la base de données de signalements du DSF (Pierangelo et al. 2017, Husson et Gaudry communications personnelles 2019). L'information relative à cette différence entre les deux variétés de pin laricio mériterait cependant d'être analysée plus en détail : il pourrait s'agir d'un effet de répartition géographique des variétés, dans des zones pédoclimatiques ou des milieux plus ou moins favorables, plutôt que d'une différence de sensibilité à *Diplodia pinea* entre les deux pins, puisque le pin laricio de Calabre est généralement introduit dans les milieux plus contraignants, donc plus stressants, que le pin laricio de Corse.

Concernant la composition du verger de pin laricio de Calabre de Sivens, l'analyse de la structuration génétique (sur 95 clones, soit la totalité des clones encore présents dans le verger) indique que 75 % des arbres sont des pins laricio et 25 % sont des arbres hybrides entre des laricio et des nigra (10.5%) ou bien des laricio et des dalmatica-pallasiana (13.6%), ou encore des laricio et des Salzmänn (1%). Au sein des laricio, les marqueurs génétiques permettent d'identifier quatre provenances : Corse, Aspromonte, et deux provenances inconnues (prov1 et prov2) qui étaient absentes de la base de données externe des arbres de références de l'INRA. La proximité génétique entre Aspromonte et les deux provenances 1 et 2 semble indiquer une origine Calabraise de ces deux provenances propres au verger à graines de Sivens.

La sensibilité à la maladie des bandes rouges a été observée en 2015 et 2017 sur 45 clones du verger : elle s'avère très variable selon les clones. Les différences clonales sont significatives pour l'ensemble des types de symptômes, et la maladie impacte négativement la croissance des arbres.

Lorsque l'information taxonomique est prise en compte, nous pouvons montrer que les laricio (35 arbres) ont une croissance entre 2015 et 2017 significativement plus importante que les arbres introgressés par d'autres espèces (laricio/nigra ou laricio/dalmatica-pallasiana). Ces différences d'accroissement sont à mettre en relation avec l'attaque de la maladie des bandes rouges en 2015 dont l'effet a été marginalement significativement plus important sur les arbres hybridés que les laricio. La différence entre les laricio et les arbres hybridés restent marginalement significative pour l'indice de dégât cumulé mesuré en 2017 et cette différence est due aux hybrides laricio/dalmatica-pallasiana.

Pour ce verger, une moindre sensibilité à la maladie des bandes rouges pourrait être obtenue en éliminant les clones les moins résistants. Le faible effectif nécessite de rester vigilant sur nos

conclusions mais une éclaircie génétique contre les arbres hybrides pourraient être envisagée dans le verger à graines de clones de Sivens. Nous n'avons malheureusement pas de données issues d'un 2^e site afin de vérifier la stabilité des résultats selon les clones.

Les notations de dégâts effectuées dans les différents vergers de pin laricio de Corse, composés de familles de demi-frères, ne permettent de discriminer qu'un faible nombre d'unités génétiques extrêmes. Seules les unités génétiques présentant des indices de dégâts les plus diamétralement opposés apparaissent significativement différentes. Ainsi, la grande majorité des familles ne diffèrent pas significativement les unes des autres. On observe néanmoins une relative stabilité de classement des familles d'origine Corse dans les différents sites analysés (verger et tests de descendances associés), lorsque les niveaux de symptômes notés sont conséquents. Les classements concernant le verger de pin laricio de Corse d'origine Centre apparaissent par contre particulièrement instables.

La suppression dans les vergers concernés des familles les plus sensibles pourraient ainsi être envisagée. Il ne faut néanmoins pas en espérer une amélioration radicale du niveau de résistance des MFR qui seraient ultérieurement issus de ces vergers, compte-tenu du faible nombre de familles concernées, de la grande variabilité interindividuelle déjà évoquée et des incertitudes concernant l'héritabilité du caractère de résistance à la maladie des bandes rouges.

Une amélioration de la résistance des MFR via la sélection des familles les plus performantes ne semble par ailleurs pas souhaitable. En effet, les distinctions entre familles sont trop ténues d'une part et le nombre de familles significativement classées plus performantes est bien trop faible d'autre part. Une telle stratégie pourrait ainsi conduire à une réduction drastique de la diversité génétique du produit du verger sans gain substantiel avéré pour la résistance à la maladie, alors que les capacités d'adaptation d'une espèce dans un environnement changeant reposent pour beaucoup sur sa diversité, génétique et phénotypique (Perry et al. 2016).

La décision de la suppression dans les vergers de certaines familles compte-tenu de leur sensibilité à la maladie des bandes rouges doit en outre absolument prendre en considération leur niveau de sensibilité à *Diplodia pinea*. Dans le verger de pin laricio de Corse d'origine Centre, nous avons détecté une légère corrélation positive entre les niveaux de sensibilité à ces deux pathogènes. Les niveaux de sensibilité varient donc en moyenne dans le même sens, mais cela n'exclut pas qu'une famille bien classée vis-à-vis de la maladie des bandes rouges soit très sensible à *Diplodia* ou vice-versa. Koltay (2007) obtient un résultat inverse pour des clones de pins noirs en Hongrie, la meilleure résistance à l'un des pathogènes s'accompagnant ainsi d'une plus grande sensibilité à l'autre. Dans notre étude, nous utilisons des niveaux d'infection observés à plusieurs années d'écart sur des échantillons d'individus différents, contrairement à l'étude hongroise qui évalue les symptômes des deux pathogènes au même moment et sur les mêmes individus, ce qui pourrait expliquer cette divergence de résultats.

Les notations réalisées dans les vergers et tests homologues associés, n'ont pas clairement mis en évidence d'effet peuplement ou massif d'origine sur la sensibilité à la maladie des bandes rouges. Ce résultat est d'autant plus vrai pour le pin laricio de Corse d'origine Centre. Il résulte probablement de l'histoire de l'introduction du pin laricio en France continentale. Les peuplements sélectionnés en Sologne, dont descendent les familles composant le verger Sologne-Vayrières, ont probablement une origine proche, du fait de l'approvisionnement en graines à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e siècle. Rappelons à cet égard que Philippe-André de Vilmorin a été l'un des moteurs de l'introduction du pin laricio dans les plaines de France continentale. Face à la lenteur d'expansion des résineux exotiques en France du fait en particulier des difficultés d'approvisionnement en graines, l'Administration Forestière favorisera par la suite la multiplication des beaux arbres du Domaine des Barres pour qu'une large distribution de jeunes plants et graines, notamment de pin sylvestre et de laricio soit faite tant dans les bois de l'Etat qu'auprès des propriétaires (anonyme 1868, Dubreuil 1878, Durand 2016).

Pour le pin laricio de Corse d'origine Île de Beauté, l'effet massif d'origine est également rarement significatif, et plutôt de faible ampleur lorsqu'une différence significative n'est détectée. Seule l'analyse multi-site permet de détecter ces différences. Là encore, la forte variabilité interindividuelle et la faiblesse des effectifs notés expliquent sans doute ces résultats (Portefaix 1989).

Des résultats analogues ont été obtenus dans les années 1980 dans le cadre du programme d'amélioration génétique du pin laricio, sur des critères de vigueur ou de forme : Roman-Amat (1984) relevait par exemple des stabilités différentes selon les provenances, la sensibilité du pin laricio de Corse à l'interaction entre provenance et station et la forte variabilité inter-familles qui se manifeste dans chaque provenance. Portefaix (1989) montre par ailleurs qu'aucun caractère à lui seul ne permet de différencier les peuplements et qu'une combinaison de caractères est nécessaire.

2.6 Conclusions, perspectives concernant l'effet de l'origine génétique du pin laricio sur sa sensibilité à la maladie des bandes rouges

La forte variabilité au niveau individuel et la faible structuration génétique de la sensibilité à la maladie des bandes rouges sont les principaux résultats obtenus.

L'unité génétique (famille de demi-frères, provenance ou massif d'origine) explique ainsi peu la variabilité de sensibilité à la maladie des bandes rouges. Des différences significatives sont mises en évidence, mais également des interactions site-unité génétique. Ces résultats restent inchangés en prenant en compte un plus grand nombre d'origines génétiques, via l'étude de tests de provenances, ce qui laisse peu de perspectives de trouver du matériel plus performant dans la ressource d'origine.

Par ailleurs, un potentiel d'évolution élevé de la population pathogène détériore les perspectives de l'amélioration génétique du critère de résistance ou des stratégies de contrôle de la maladie (Drenkhan et al. 2013). Ceci a déjà été considéré comme un frein à la mise en place d'un programme d'amélioration génétique pour le pin laricio au Royaume-Uni (Brown et Webber 2008, in Fraser et al. 2015). Au Royaume-Uni, l'impact de la maladie des bandes rouges sur le pin laricio de Corse est particulièrement fort, avec des niveaux de mortalité significatifs (Brown et Webber 2008) et un enjeu de conservation d'une espèce native, le pin sylvestre en Ecosse (Caledonian pine, Scottish Highlands), à laquelle la maladie des bandes rouges s'est finalement propagée (Brown et Clayden 2012). Ces différentes considérations ont conduit à l'abandon pur et simple de l'espèce dans la stratégie forestière du pays.

En France, et plus précisément en Bretagne, Mullett et al (2015) ont mis en évidence une forte diversité génétique, ainsi qu'une forte richesse allélique des agents pathogènes de la maladie des bandes rouges, et suggèrent que la recombinaison sexuelle a sans doute lieu, même si les formes sexuées n'ont pas été observées. Ces différents éléments montrent qu'il existe un fort potentiel évolutif de la maladie en France.

Les voies d'amélioration des vergers de pin laricio de Corse pour le critère de résistance à la maladie des bandes rouges paraissent donc limitées, même si quelques pistes peuvent être données.

Sur le plan génétique, les actions suivantes pourraient être entreprises en vue de réduire la sensibilité des pins laricio, sans qu'il soit possible de quantifier les gains espérés.

- Procéder à une éclaircie génétique du verger de pin laricio de Calabre de Sivens afin de réduire ou supprimer les effectifs des clones les plus sensibles, moyennant les réserves émises auparavant concernant l'incertitude sur l'héritabilité du caractère et la nécessité de maintenir une forte diversité génétique au sein du verger.

- Envisager la suppression des familles les plus sensibles dans les vergers de pin laricio de Corse, sous réserve qu'elles soient également les plus sensibles à *Diplodia pinea*, afin de ne pas dégrader la qualité du matériel vis-à-vis de ce critère également. Cette information n'est cependant disponible que pour l'un des vergers, et des études complémentaires seraient bienvenues afin de mieux connaître le comportement des deux pathogènes l'un vis-à-vis de l'autre. Les mêmes réserves que pour le verger de pin laricio de Calabre de Sivens peuvent être émises.
- Au moment des récoltes de graines dans les vergers, renoncer à récolter les cônes sur les arbres présentant des symptômes importants de la maladie des bandes rouges (et de *Diplodia pinea*) et privilégier au contraire les arbres les plus sains.
- Dans les conditions de boisement ou reboisement très contraignantes et lorsque le risque d'infection par la maladie des bandes rouges est plus élevé que le risque d'infection par *Diplodia pinea*, préférer les MFR du verger de Calabre de Sivens plutôt que des deux vergers de pin laricio de Corse.

De nombreuses questions restent ouvertes et pourraient faire l'objet de recherches ultérieures, sur l'héritabilité par exemple du trait de sensibilité à la maladie des bandes rouges, ce qui permettrait d'évaluer la pertinence de nouveaux travaux de sélection génétique pour lutter contre la maladie des bandes rouges.

Nous avons montré que les MFR du verger de Calabre de Sivens sont moins sensibles que les MFR des vergers de Corse. Mais nous n'expliquons pas aujourd'hui d'où provient cette différence. Bien qu'appelée officiellement pin laricio de Calabre, nous savons depuis longtemps qu'il s'agit très probablement d'une population contenant un certain niveau d'hybridation Corse x Calabre (Pardé et Turpin 1959, Roman-Amat 1984). On pouvait même suspecter de l'hybridation avec d'autres pins noirs, présents à proximité de la population d'origine sur les Barres au moment des récoltes de graines. Les analyses génétiques confirment ces hypothèses puisque 25 % du verger est composé d'hybrides entre des laricio et des nigra, et que les 75 % restant appartiennent à 4 provenances différentes de pin laricio (de Corse et de Calabre). Cette provenance dite 'artificielle des Barres' est réputée pour sa vigueur, la qualité de sa forme, son niveau de production et la stabilité inter-site de ses résultats (Durel 1992). Les expériences ultérieures d'hybridation contrôlée réalisées par l'INRA n'ont jamais donné de tels résultats (Durel 1992). La population d'origine Calabraise plantée par de Vilmorin aux Barres en 1826 était sans aucun doute de qualité exceptionnelle (Pourtet et Turpin 1955, Pardé et Turpin 1959).

Même si nous n'avons que peu d'éléments sur la comparaison entre sous-espèces de pins noirs, les premiers résultats révèlent un positionnement intéressant du pin de Salzmänn vis-à-vis de la maladie des bandes rouges. Celui-ci présente par ailleurs une bonne adaptation à des conditions de milieu très difficiles, ce qui est d'autant plus intéressant dans le cadre du changement climatique. Ainsi, l'utilisation du pin de Salzmänn en boisements ou reboisements au titre de diversification des essences serait peut-être à expérimenter hors zone méditerranéenne, même si sa qualité de forme et sa branchaison sont inférieures à celle des autres pins noirs. De nouvelles expériences d'hybridation contrôlée pourraient également être envisagées. L'approvisionnement en plants reste aujourd'hui une difficulté, et il ne faut pas perdre de vue qu'au titre d'espèce autochtone, la priorité d'utilisation de la ressource disponible, en graines ou en plants, devrait viser les régions d'autochtonie, ni que le pin de Salzmänn ne doit pas être introduit dans les zones d'autochtonie des autres sous-espèces de pin noir.

3 EFFETS DES PRATIQUES SYLVICOLES SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES

3.1 Contexte

La maladie des bandes rouges est un problème forestier sanitaire d'envergure internationale. De nombreux travaux et résultats ont été obtenus à l'étranger sur divers résineux, en particulier sur pin radiata en Nouvelle-Zélande, mais les deux espèces de champignons incriminées montrent une grande variabilité (Barnes et al. 2008). Les situations sont donc très hétérogènes d'une essence forestière à l'autre et entre pays. L'EFSA soulignait en 2013 le très faible nombre de données documentées disponibles en Europe sur l'impact de la DNB (*Dothistroma* Needle Blight) ainsi que l'absence de clarté concernant la faisabilité, l'acceptabilité et l'efficacité de mesures (sylvicoles, chimiques...) visant à réduire l'impact de la maladie. Pour ces différentes raisons, les résultats acquis sur une essence donnée dans une région donnée sont difficilement extrapolables.

3.2 Objectifs

L'objectif de ce volet du projet est d'analyser les liens respectifs entre maladie des bandes rouges et densité des peuplements et leurs conséquences croisées sur la croissance des arbres et des peuplements.

Nous avons notamment visé à :

- i) étudier les paramètres de niveau peuplement et de niveau arbre permettant d'expliquer la variabilité des dégâts observés,
- ii) quantifier l'impact de la maladie sur la croissance au niveau arbre et la production au niveau peuplement,
- iii) tester l'effet de la densité du peuplement de pin laricio sur l'impact de la maladie des bandes rouges.

3.3 Matériels et méthodes

3.3.1 Stratégie d'échantillonnage

L'étude porte sur une sélection de 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole existants (figure 49), parmi lesquels :

- 2 dispositifs de démonstration installés par le CRPF d'Île de France et du Centre – Val de Loire,
- 5 dispositifs sylvicoles du réseau expérimental d'Irstea,
- Et les 10 dispositifs du GIS coopérative des données (GIS coop) situés dans la moitié nord de la France. 3 autres dispositifs du GIS coop ont été écartés de l'étude car situés dans un contexte climatique jugé trop différent (départements de l'Ardèche, de la Corse et de l'Aude).

Dans chaque dispositif, deux à trois placettes de densités contrastées ont été sélectionnées. Sur la base des scénarios sylvicoles expérimentés dans le réseau pin laricio du GIS coop et exprimés en facteur d'espacement, les scénarios les plus extrêmes (<15% et >56%) et un scénario moyen (29%) ont été retenus lorsqu'ils étaient testés. Dans le cas contraire, le contraste maximum entre les scénarios a systématiquement été recherché.

Dans chaque placette, un échantillon de 25 arbres a été défini, en sélectionnant aléatoirement 5 arbres dans 5 classes de même amplitude de circonférence, de sorte à couvrir uniformément la diversité des positions sociales au sein du peuplement.

L'échantillon compte ainsi au total 1190 arbres répartis dans 48 placettes. Le tableau 33 présente les principales caractéristiques aux différents niveaux (peuplements, placettes, arbres).

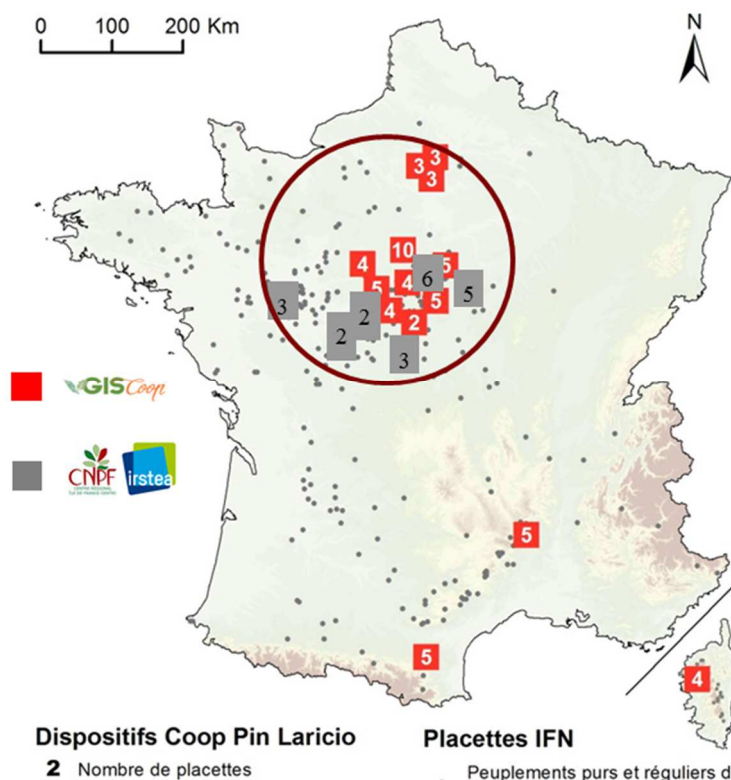


Figure 49 : Localisation des dispositifs d'expérimentation sylvicole répertoriés pour le pin laricio. Les points gris figurent les peuplements purs et réguliers de pin laricio inventoriés par l'IGN

Tableau 33 : Principales caractéristiques dendrométriques des placettes et des arbres échantillons utilisés dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole.

Les données correspondent toutes à fin 2014.

| variable | Echantillon total | | pin laricio de Corse | | pin laricio de Calabre | |
|------------------------------|---------------------|-------------|----------------------|-------------|------------------------|-------------|
| | Moyenne (min - max) | | | | | |
| nombre de dispositifs | 17 | | 11 | | 6 | |
| nombre de placettes | 48 | 2 - 3* | 30 | 2 - 3* | 18 | 3* |
| âge total | 38.8 | 15 - 49 | 38.8 | 15 - 49 | 41.3 | 17 - 48 |
| N/ha | 780 | 92 - 2264 | 902 | 92 - 2264 | 575 | 107 - 1620 |
| G/ha | 32.8 | 8.0 - 70.9 | 31.2 | 8.0 - 69.8 | 35.5 | 17.0 - 70.9 |
| S% | 26.7 | 11.4 - 59.3 | 24.8 | 11.4 - 59.3 | 30.3 | 13.1 - 52.9 |
| Hdom | 19.1 | 8.8 - 24.3 | 18.9 | 8.8 - 24.3 | 19.4 | 8.9 - 23.6 |
| Ddom | 33.1 | 15.8 - 48.4 | 30.2 | 15.8 - 41.2 | 37.9 | 23.6 - 48.4 |
| nombre d'arbres échantillons | 1190 | 50 - 82* | 749 | 50 - 82* | 441 | 66 - 78* |
| Circ à 1.30m | 85.1 | 13 - 170 | 76.0 | 13 - 141 | 100.4 | 16 - 170 |

* par dispositif

3.3.2 Protocoles de mesures

Notations des symptômes de la maladie des bandes rouges

Les symptômes de la maladie des bandes rouges ont été notés en application du protocole mis au point et utilisé par le DSF (annexes 2 et 3).

Les notations de chaque arbre ont été réalisées au printemps (entre mars et juin), pendant 3 années consécutives (2015, 2016 et 2017). Compte-tenu de la taille et de la dispersion géographique de l'échantillon, les notations ont été majoritairement réalisées par les correspondants-observateurs (CO) du DSF, ou par des personnes spécifiquement formés. Les dispositifs ont été répartis entre les

CO en fonction de leur domaine géographique d'activité. Chaque année, une réunion d'intercalibration a été organisée en début de période de notation afin d'harmoniser les notations. Les valeurs des deux types de symptômes de la maladie des bandes rouges notées dans le houppier fonctionnel (déficit foliaire et proportion de coloration rouge anormale) ont été associées pour construire un indice de dégâts cumulé (IDC (1), tel que défini par Mullet et al. 2016). Il représente ainsi la proportion totale de houppier notable non fonctionnel (ou perdu) (du fait de la maladie).

$$IDC = defol + \frac{colrou}{100} \times (100 - defol) \quad (1)$$

Avec *defol*, la proportion de déficit foliaire et *colrou*, la proportion de coloration rouge, exprimés en % dans le houppier fonctionnel.

Mesures dendrométriques

Au titre de dispositifs préexistants insérés dans des réseaux d'expérimentations (internes aux établissements, ou réseau du GIS coop), de nombreuses et anciennes données sont déjà disponibles pour la plupart des dispositifs et répondent à des protocoles et calendriers de mesures précis (Seynave et al. 2018, Meredieu et Perret 2012). Pour les besoins spécifiques du projet, des mesures dendrométriques complémentaires ont été réalisées afin de disposer des inventaires complets des 48 placettes sélectionnées en fin de végétation des années 2014 et 2017. Les accroissements des arbres et du peuplement sur une période de 3 ans peuvent ainsi être calculés et analysés en lien avec les notations des symptômes de la maladie des bandes rouges.

Les 1190 arbres échantillons ont été mesurés chaque année en circonférence afin de suivre l'évolution annuelle de l'accroissement (en mm). Des mesures de hauteur totale, hauteur d'insertion de la branche vivante la plus basse et hauteur de la base du houppier fonctionnel ont également été réalisées en fin de végétation de l'année 2014 pour tout l'échantillon et en fin de végétation de l'année 2017 sur une partie de l'échantillon.

Les données utilisées regroupent de ce fait des variables descriptives du peuplement telles que la hauteur dominante, la variété, l'âge du peuplement en 2014 (au début de l'étude), l'indice de fertilité moyen de la placette et le facteur d'espacement. Elles regroupent également des variables descriptives à l'échelle de l'arbre comme la circonférence, la hauteur totale, la hauteur du houppier, la hauteur de première branche vivante, l'accroissement radial et son état sanitaire.

Descriptions pédologiques

Treize fosses pédologiques ont été décrites, entre 2015 et 2017 dans les dispositifs du GIS Coop selon le protocole du GIS Coop (Seynave et al. 2016). Des descriptions plus anciennes, sur fosses ou simplement par sondages à la tarière pédologique, ont été réalisées pour les dispositifs hors GIS Coop (entre 1986 et 2013). Les paramètres pédologiques sont donc issus de sources multiples et pour cette raison, les niveaux de description sont variés. Ces paramètres regroupent la texture et la profondeur du premier horizon, la nature de l'argile, lorsqu'elle est présente, ainsi que la profondeur d'apparition de cette argile, la proportion d'éléments grossiers sur les 50 premiers centimètres, la profondeur d'apparition d'un horizon comportant plus de 50% d'éléments grossiers, un indicateur de l'intensité de l'hydromorphie, la profondeur à partir de laquelle l'hydromorphie devient moyenne et la réponse au test d'effervescence (1 s'il est positif, 0 sinon). Le pH, la réserve utile maximale (RUM), le rapport carbone/azote et un indicateur d'engorgement temporaire ont été également calculés. Ces dernières variables ont été extraites de couches SIG spatialisées à une résolution de 1 km (ou 500m pour la RUM), permettant d'avoir une méthode d'estimation commune à tous les dispositifs (Base de données DIGITALIS, Laboratoire SILVA (Université de Lorraine-AgroParisTech-INRA) (Gégout et al. 2005, Piedallu et al. 2011).

Données climatiques

Les données climatiques ont été obtenues à l'aide du modèle SAFRAN (Système d'analyse fournissant des renseignements atmosphériques à la neige) couplé à la plateforme analytique ISBA (Météo-

France, Durand et al. 1993). Les variables quotidiennes, calculées à une résolution de 8 km x 8 km (Lemaire et al. 2015), ont été agrégées par mois, saisons, années et pour diverses périodes pluriannuelles pour chaque maille correspondant à un ou plusieurs des dispositifs (11 mailles au total). Ces variables concernent les paramètres suivants : vent moyen, précipitations solides et liquides, température, humidité spécifique et relative, rayonnements visible et atmosphérique, nébulosité, évapotranspirations réelle et potentielle et indice moyen d'humidité des sols (Soubeyroux et al. 2008).

3.3.3 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été conduites sous R. Différentes méthodes ont été utilisées et sont décrites succinctement dans les paragraphes concernés.

3.4 Résultats

3.4.1 Evolution annuelle de la maladie de 2015 à 2017

Au printemps 2015, le niveau général de dommages liés à la maladie des bandes rouges est élevé. Au déficit foliaire moyen de 40%, s'ajoute plus de 15% de coloration rouge anormale dans le houppier fonctionnel (figure 50). L'Indice Cumulé de Dégâts atteint ainsi 47.1% en moyenne pour l'ensemble des arbres suivis. Les deux années suivantes sont caractérisées par des niveaux de coloration rouge beaucoup plus faibles, révélant des niveaux d'infection par la maladie des bandes rouges beaucoup plus faibles au cours de l'année 2015. Au printemps 2016, les déficits foliaires restent encore élevés et résultent des niveaux de dégâts constatés au printemps 2015. Au printemps 2017, les niveaux de déficit foliaire sont ainsi en baisse et l'IDC résultant baisse également de manière significative (figure 51).

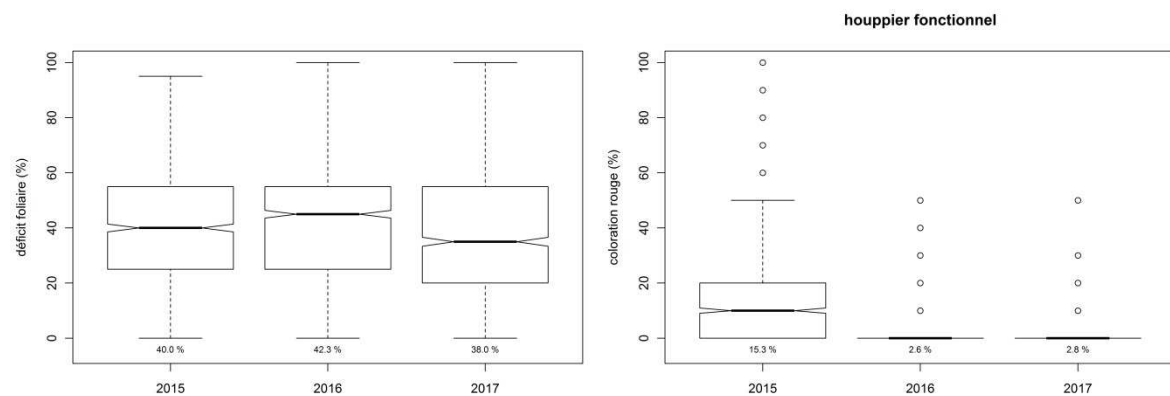


Figure 50 : Evolution moyenne des symptômes de la maladie notés de 2015 à 2017 au niveau arbre.

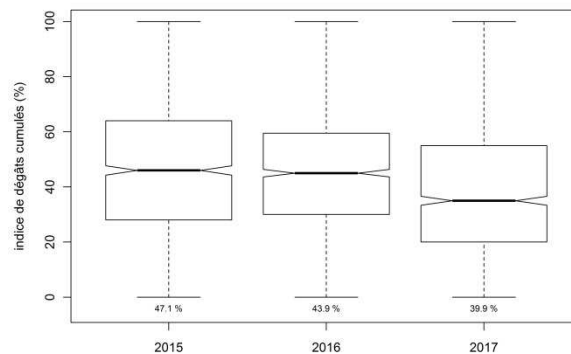


Figure 51 : Evolution moyenne de l'Indice de Dégâts Cumulés notés de 2015 à 2017 au niveau arbre.

3.4.2 Variabilité des symptômes de la maladie des bandes rouges

Il existe une variabilité très forte entre peuplements, quelle que soit l'année d'observation de la maladie.

Au printemps 2015, deux peuplements seulement paraissent presque indemnes de maladie, avec plus de 80 % des arbres notés classés en arbres sains (figure 52). A l'opposé, 7 des 17 peuplements présentent un état sanitaire très inquiétant, avec plus de 60 % (60 à 87 %) des arbres notés classés dans les catégories arbre atteint ou arbre très atteint et aucun arbre classé dans la catégorie arbre sain.

La variabilité au sein du peuplement est très importante quel que soit le symptôme analysé. Pour le déficit foliaire par exemple, elle représente 61.7 % de la variance totale, les valeurs extrêmes au niveau arbre (au sein des 48 placettes confondues) s'échelonnant de 10 % à 95 % du houppier fonctionnel.

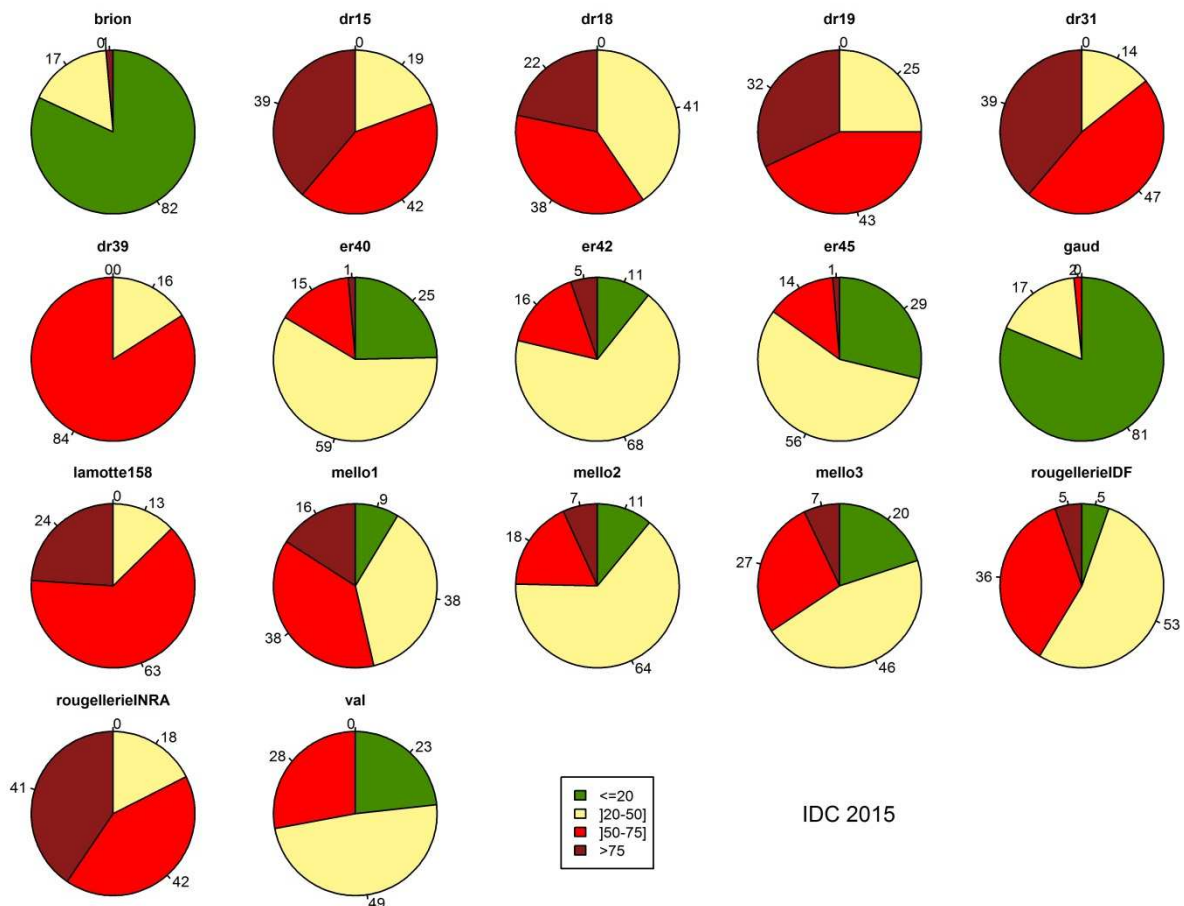


Figure 52 : Répartition des arbres notés au sein des 17 peuplements sélectionnés en fonction de la sévérité des symptômes de la maladie des bandes rouges notés dans le houppier fonctionnel au printemps 2015. Exprimée en pourcentages. En vert : les arbres sains (de 0 à 20% d'IDC), en jaune : les arbres peu atteints (entre 20 et 50 % d'IDC), en rouge : les arbres atteints (de 50 à 75% d'IDC) et en marron : les arbres très atteints (plus de 75% d'IDC).

3.4.3 Analyse des facteurs expliquant le développement de la maladie des bandes rouges

Coloration rouge anormale du houppier fonctionnel

Pour rechercher les facteurs expliquant la proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel, nous avons ajusté des modèles linéaires généralisés mixtes sur les données des arbres échantillons collectées au printemps 2015, année de plus forte attaque sur la période étudiée. 1158 arbres ont été retenus pour cette analyse, après exclusion des arbres non notés ou morts durant la période.

L'ajustement retient comme variables explicatives le statut social de l'arbre, exprimé relativement au diamètre dominant de la placette (Dbh/Ddom) et la variété (Corse ou Calabre).

Un second ajustement a été testé retenant ces 2 mêmes variables ainsi que 2 variables pédo-climatiques - la profondeur du 1^{er} horizon textural et l'évapotranspiration potentielle du 1^{er} trimestre 2015 (figure 53).

Ces 2 ajustements n'expliquent qu'une faible proportion de la variabilité, mais représentent tout de même correctement les tendances. Les procédures suivies nous permettent ainsi d'avancer que la proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel au niveau de l'arbre ne dépend pas de la sylviculture appliquée, qu'elle est significativement différente selon qu'il s'agisse de pin laricio de Corse ou de pin laricio de Calabre et dépend significativement de paramètres pédo-climatiques. Leurs effets sont cependant de magnitude beaucoup plus faible que ceux de la position sociale de l'arbre dans le peuplement ou de la variété, comme l'illustre la figure 53.

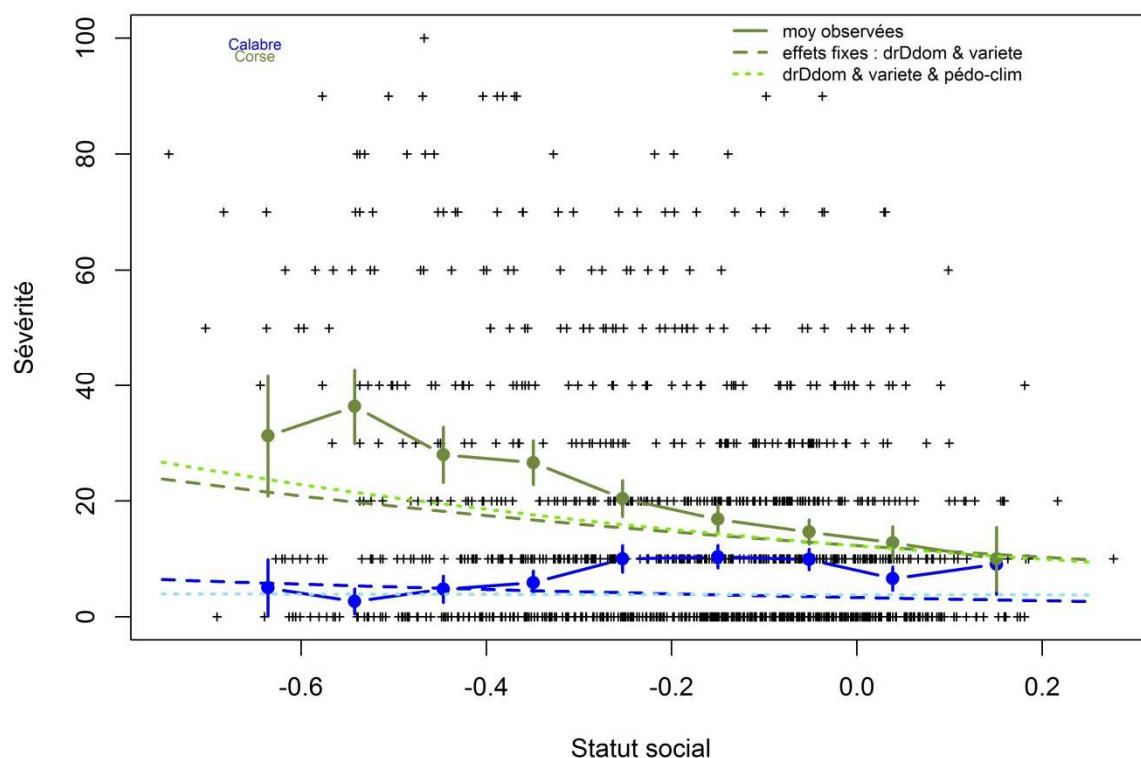


Figure 53 : Proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel au printemps 2015 en fonction du statut social des arbres (variable centrée).

Les + figurent les arbres. Les points représentent les moyennes calculées par catégories de statut social (les lignes verticales correspondent à \pm l'erreur-type). Les courbes en tirets sont les prédictions du modèle intégrant la variété (Corse ou Calabre) en plus du statut social (effets fixes seulement). Les courbes en pointillés sont les prédictions du modèle intégrant deux variables pédo-climatiques en plus de la variété et du statut. Le pin laricio de Corse est figuré en vert et le pin laricio de Calabre en bleu.

Indice de Dégâts Cumulés du houppier fonctionnel

Pour rechercher les facteurs expliquant la proportion de dégâts cumulés (IDC) dans le houppier fonctionnel, nous avons ajusté un modèle linéaire mixte sur les données des arbres échantillons collectées au printemps 2015, en utilisant les variables dispositifs et placettes en effets aléatoires pour prendre en compte la structuration géographique de l'échantillon.

Les facteurs explicatifs retenus sont la variété, le statut social de l'arbre au sein du peuplement et trois variables descriptives des conditions pédoclimatiques : l'évapotranspiration potentielle du mois de mars 2015, la profondeur d'apparition d'une hydromorphie d'intensité moyenne et l'épaisseur du 1^{er} horizon textural (tableau 34).

La densité du peuplement n'a pas été retenue : elle n'a pas d'effet significatif sur la sévérité des dégâts cumulés de la maladie des bandes rouges au niveau de l'arbre.

Comme l'illustre la figure 54, la variété et la position sociale des arbres ont également des magnitudes d'effets beaucoup plus importantes que les facteurs pédoclimatiques.

Tableau 34 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification du modèle linéaire mixte de l'indice de dégât cumulé pour l'année 2015.

P-value <0.05 (*), p-value <0.01 (**), p-value <0.001 (***)

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|--|-------------|-------------|---------|
| constante | 48,26 | 1,81 | *** |
| Variété (Calabre) | -20,09 | 2,90 | *** |
| Statut social relatif | -35,30 | 5,49 | *** |
| ETP mars 2015 (mm) | 7,04 | 1,33 | *** |
| Profondeur d'apparition d'une hydromorphie moyenne | 4,40 | 1,41 | ** |
| Epaisseur du 1 ^{er} horizon | 3,75 | 1,27 | ** |

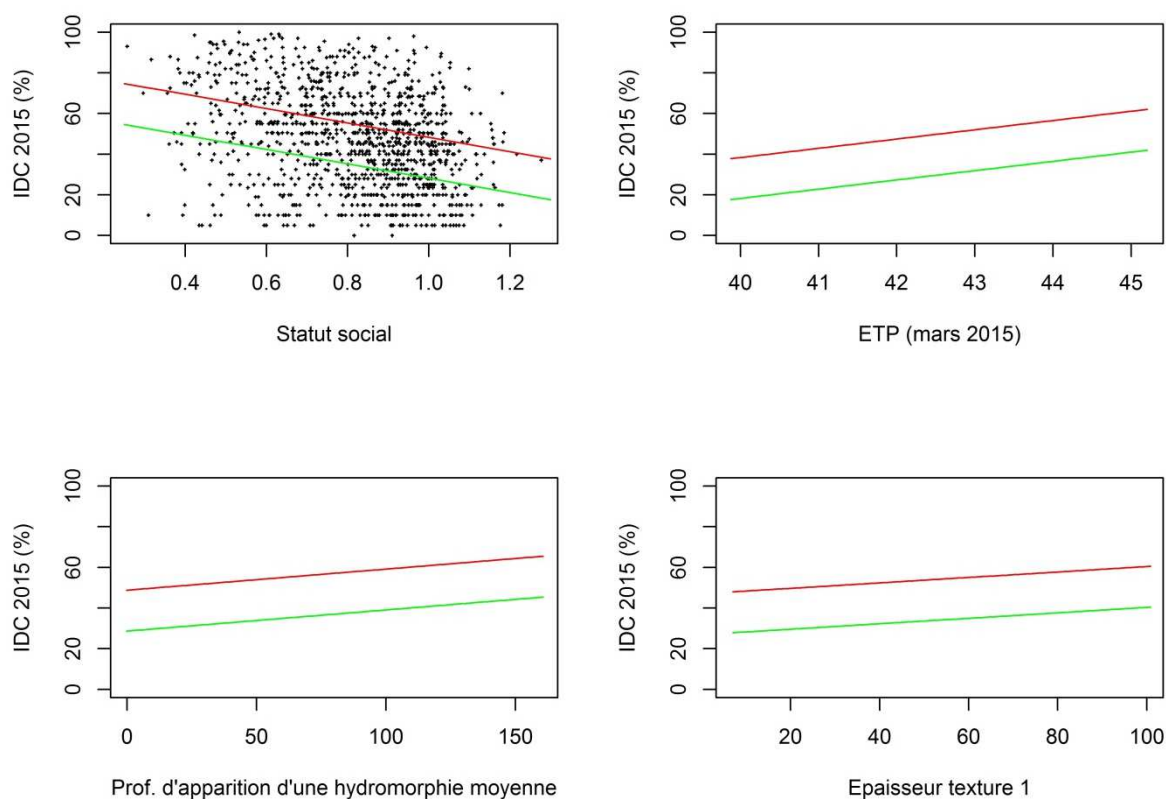


Figure 54 : Magnitude des effets des différents facteurs expliquant la proportion de dégâts cumulés de la maladie des bandes rouges à l'échelle de l'arbre.

En rouge, pour le pin laricio de Corse, en vert pour le pin laricio de Calabre. Dans le graphique en haut à gauche, les points figurent chacun des arbres (1158 arbres retenus).

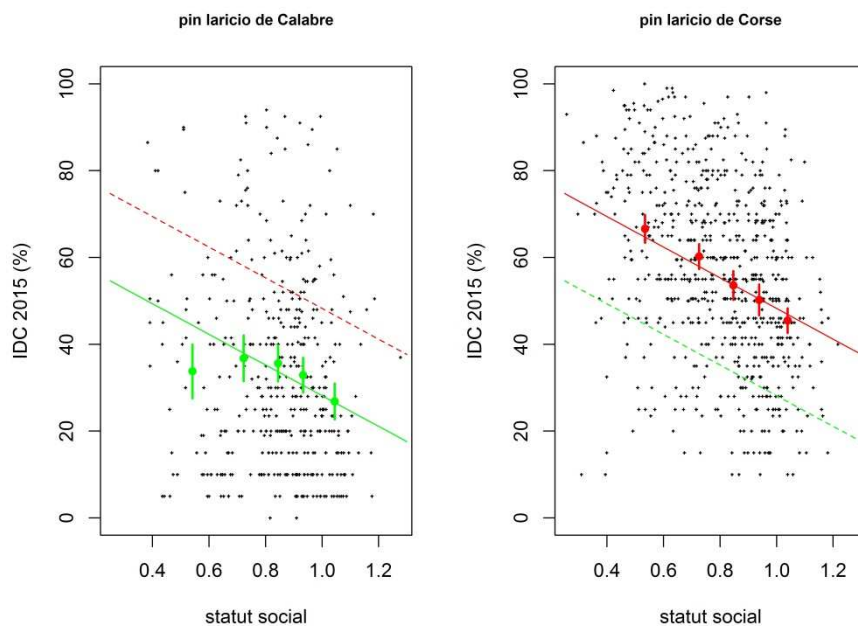


Figure 55 : Comparaison des prédictions du modèle (effets fixes) avec les valeurs moyennes observées par catégories de statut social.

En rouge, le pin laricio de Corse, en vert le pin laricio de Calabre. Les ronds correspondent aux moyennes observées par quantiles et les barres verticales figurent l'intervalle de confiance au seuil de 95%. Pour chacun des graphiques, les points correspondent aux individus de la variété concernée. La droite en pointillée représente les prédictions de l'autre variété.

Lien entre symptômes de la maladie et position sociale de l'arbre

Comme le montre l'analyse des différents symptômes de la maladie (paragraphes précédents), la position sociale de l'arbre dans le peuplement semble avoir un rôle central sur sa vulnérabilité à la maladie. Dès lors, on peut s'interroger sur le lien constaté entre position sociale et symptômes : la sévérité des symptômes résulte-t-elle de la position sociale défavorable des arbres ? Ou les arbres ont-ils acquis une position défavorable du fait d'atteintes sévères et répétées de la maladie des bandes rouges ?

Pour tenter de répondre à cette interrogation, nous avons analysé l'évolution des rangs sociaux des arbres au cours du temps. Les rangs sociaux sont calculés pour une année donnée à partir de la liste des diamètres de tous les arbres vivants triés en ordre croissant. L'échelle relative permet de comparer des années ou des placettes malgré l'évolution du nombre d'arbres restants. Les arbres ont été classés en fonction de la sévérité des symptômes notés en 2015 en 4 catégories d'état sanitaire. Les arbres présentant des niveaux de symptômes inférieurs à 20% ont été considérés sains (catégorie 1). A l'opposé, au-delà de 75% de dégâts, les arbres ont été classés très atteints (catégorie 4). La figure 56 montre l'évolution moyenne des rangs sociaux relatifs pour chacune des catégories d'état sanitaire. On constate ainsi que les rangs sociaux relatifs moyens sont strictement hiérarchisés sur les catégories d'état sanitaire (figure 56). Ils sont également plutôt stables dans le temps : les arbres très atteints (catégorie 4) avaient un rang social relatif très moyen avant l'apparition de la maladie dans les régions concernées. Les catégories les pires (3 et 4) ont cependant une évolution plus négative de leur statut social. On peut donc avancer que la maladie n'est pas responsable de la position sociale des arbres dans le peuplement et ne provoque pas de bouleversement important dans la hiérarchie sociale des arbres. Par contre, il est clair qu'elle touche préférentiellement ou plus sévèrement les arbres en situation sociale plus défavorable.

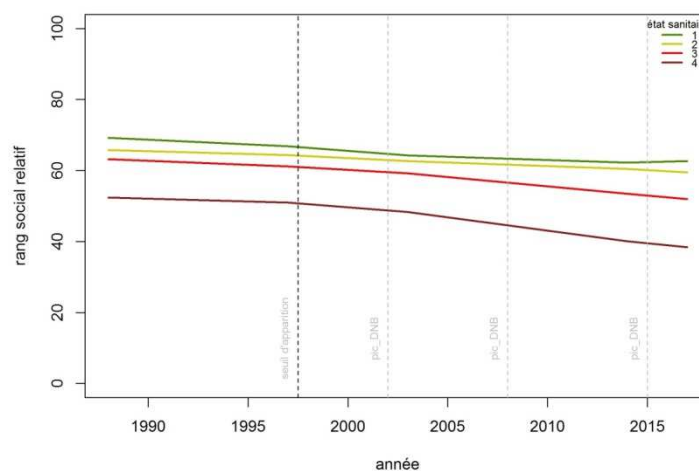


Figure 56 : Evolution de la position sociale des arbres au sein du peuplement selon le niveau d'atteinte par la maladie des bandes rouges en 2014, toutes placettes confondues.

3.4.4 Impact de la maladie des bandes rouges sur la survie des pins laricio

Taux de mortalité enregistrés

Sur les trois années de suivi (2015 à 2017), 33 arbres morts ont été répertoriés au sein des 1190 arbres échantillons, ce qui représente un taux de mortalité cumulée de 2.77 % ou un taux annuel de mortalité de moins de 1% (0.92%).

A l'échelle du peuplement, incluant tous les arbres du peuplement en fin d'année 2014, on enregistre un taux moyen de mortalité cumulée de 5.19%, soit 1.73% par an.

Le taux de mortalité de l'échantillon, nettement plus faible donc que celui du peuplement, reflète bien la structuration de l'échantillon : l'échantillon n'est effectivement pas représentatif de la distribution des circonférences au sein du peuplement, puisque la distribution de l'échantillon est uniforme.

A l'échelle du peuplement, la mortalité sur la période précédente (2010/2012 à 2014 selon les dispositifs) atteint 0.98% par an : la mortalité annuelle enregistrée entre 2014 et 2017 a donc doublée par rapport à la période précédente.

On observe évidemment une grande variabilité entre dispositifs et entre placettes (figure 57). La mortalité cumulée sur les 3 ans varie ainsi de 0 à près de 18% en fonction des placettes, et de 0 à plus de 13% (13.44%) selon les dispositifs.

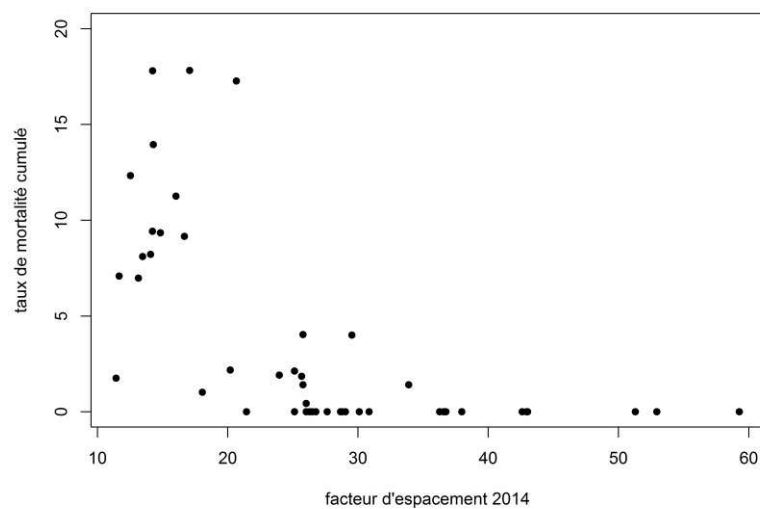


Figure 57 : Taux de mortalité cumulée enregistrés sur la période de 3 ans à l'échelle du peuplement en fonction du facteur d'espacement en début de période (2014).
Les points représentent les 48 placettes.

Facteurs expliquant la mortalité à l'échelle de l'arbre

La mortalité affecte différemment les arbres selon leur position sociale au sein du peuplement et selon le niveau de compétition agissant au niveau du peuplement (figures 58 et 59).

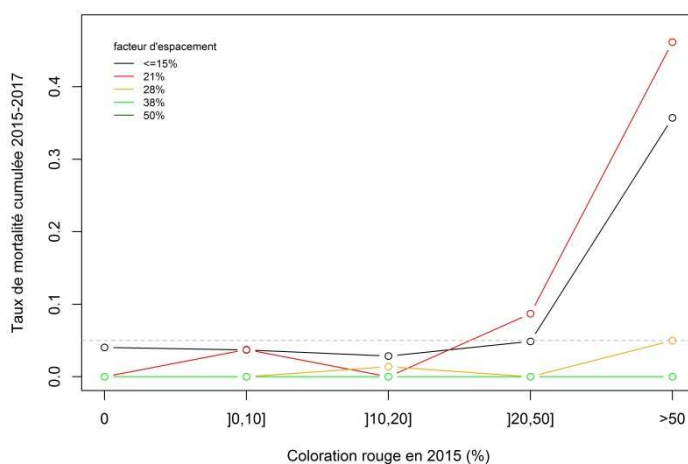


Figure 58 : Taux de mortalité cumulée de l'échantillon en fonction de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel en début de période (2014) pour différentes classes de facteur d'espacement (NB : Les valeurs de la classe 50% sont toutes à 0 et sont donc masquées par la classe 38%).

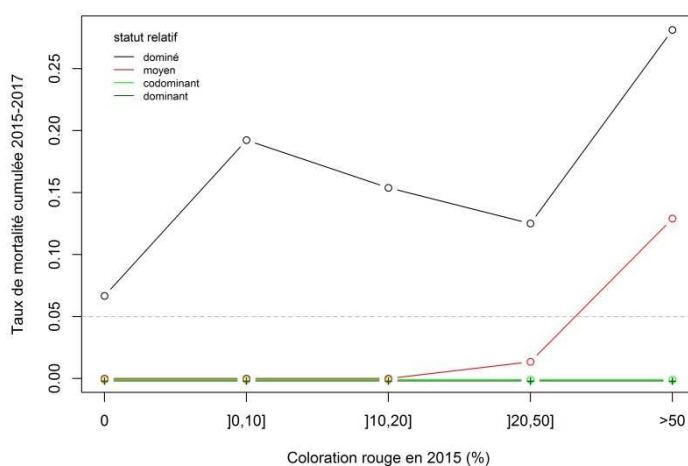


Figure 59 : Taux de mortalité cumulée de l'échantillon en fonction de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel en début de période (2014) pour différentes classes de statut social.

Afin de tester si la maladie des bandes rouges intervient dans le processus de mortalité, nous avons ajusté un modèle linéaire généralisé mixte sur les données des arbres échantillons. En effets fixes, la densité des peuplements (facteur d'espacement), le statut social des arbres (ratio dbh/Dg), le taux de dégâts lié à la maladie des bandes rouges dans le houppier fonctionnel (IDC ou coloration rouge), ainsi que l'occurrence et la sévérité d'autres problèmes sanitaires potentiellement relevés sur les arbres ont été testés. Le dispositif et la placette au sein du dispositif sont utilisés en effets aléatoires pour rendre compte de la structuration spatiale de l'échantillon. 14 arbres, pour lesquels on ne disposait pas de la notation des symptômes de la maladie des bandes rouges, ont été exclus de l'analyse.

Le statut social des arbres, la proportion de coloration rouge et le facteur d'espacement ont été retenus par la procédure de modélisation (tableau 35). Pour le facteur d'espacement, l'effet n'étant pas linéaire, une forme en droite segmenté a été adoptée, rendant ainsi compte d'une inflexion de l'effet pour un facteur d'espacement de 21%.

Ni l'incidence, ni la sévérité des autres problèmes éventuellement relevés sur les arbres n'ont été retenues : elles n'ont pas d'effet significatif sur la mortalité au sein de l'échantillon des 1176 arbres utilisés.

Tableau 35 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle de mortalité.

P-value <0.05 (*), p-value <0.01 (**), p-value <0.001 (***)

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|-----------------------------|-------------|-------------|---------|
| constante | 3,581 | 1,334 | ** |
| Statut social relatif | -9,677 | 2,025 | *** |
| Proportion coloration rouge | 0,044 | 0,011 | *** |
| Facteur d'espacement | -0,723 | 0,233 | ** |

Comme attendu, la probabilité de mortalité dépend étroitement de la position sociale au sein du peuplement (effet négatif du statut social : plus le statut est favorable, plus la probabilité de mortalité est faible) et du niveau de compétition agissant au niveau du peuplement (effet négatif du facteur d'espacement : la probabilité de mortalité diminue lorsque le facteur d'espacement augmente au-delà du seuil de 21%). Par contre, la sévérité des dommages liés à la maladie des bandes rouges accroît la probabilité de mortalité des arbres (figure 60). Les analyses ne relèvent aucun effet d'interaction entre ces différents facteurs.

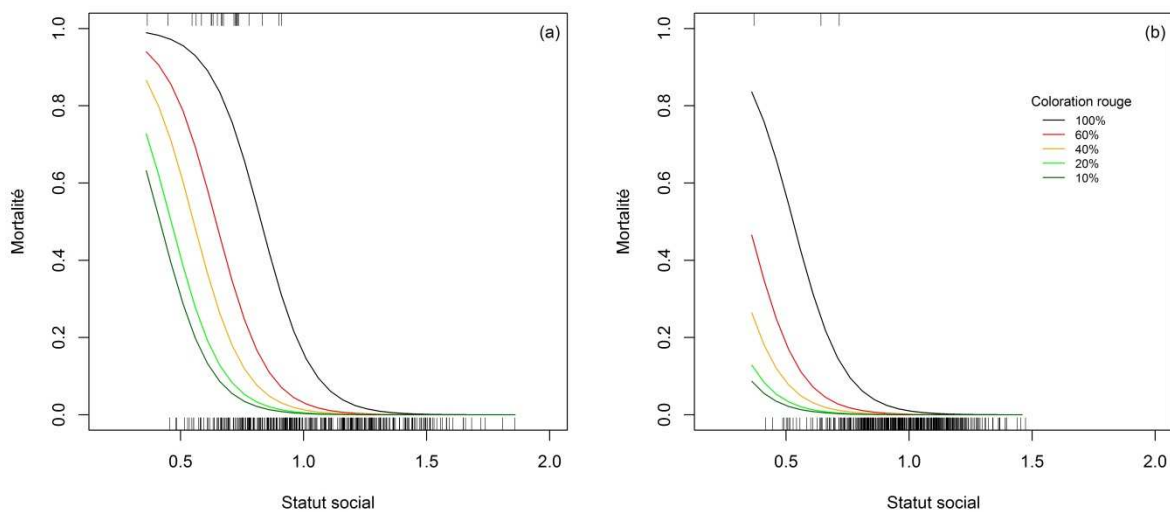


Figure 60 : effet de la proportion de coloration rouge du houppier fonctionnel sur la probabilité de mortalité des arbres : (a) dans les peuplements très denses (S%=15) et (b) dans les peuplements éclaircis modérément (S%=25).

Courbes issues du modèle ajusté. Les tirets aux ordonnées 0 et 1 figurent respectivement les arbres vivants et morts réellement observés dans les modalités sylvicoles correspondantes.

Néanmoins, s'il existe bien un effet significatif de la maladie des bandes rouges sur la mortalité des pins laricio, celui-ci reste très modéré sur la période étudiée. Dans les peuplements les plus denses (S%=15), une augmentation de la proportion de coloration rouge dans le houppier fonctionnel de 10 à 60% accroît la probabilité de mortalité de 50% pour les arbres les plus dominés (statut social de 0.5) mais seulement de 2.8% pour l'arbre moyen (statut social de 1), ce qui est négligeable. Dans les peuplements modérément éclaircis (S% =25), le risque de mortalité des dominés progressent de 16%, quand il reste nul pour l'arbre moyen.

3.4.5 Impact de la maladie sur la croissance radiale à l'échelle de l'arbre

Afin d'évaluer l'impact de la maladie des bandes rouges sur la croissance radiale à l'échelle de l'arbre, nous avons ajusté un modèle linéaire mixte sur les données d'accroissement individuel mesurées entre 2014 et 2017 en utilisant les packages lme4 et nlme sous R, ce qui permet de prendre en compte la structuration hiérarchique emboîtée de l'échantillon (les arbres appartiennent à des placettes regroupées dans des dispositifs). La variable analysée est l'accroissement sur le rayon de chaque arbre cumulé pendant les 3 années de suivi. Les principaux facteurs expliquant généralement la croissance des arbres sont le niveau de compétition dans le peuplement, la position sociale des arbres au sein du peuplement, l'âge du peuplement et le niveau de fertilité, pouvant dépendre des conditions pédologiques et climatiques. Nous avons donc intégré ces différents facteurs, en retenant le facteur d'espacement et le rapport Dbh/Dg pour décrire respectivement le niveau de compétition du peuplement et le statut social de l'arbre. Concernant la fertilité, nous avons à la fois testé l'indice de fertilité (hauteur dominante pour un âge de référence) comme indicateur synthétique et les différentes variables pédoclimatiques mesurées ou calculées. Pour tester l'effet de la maladie des bandes rouges, nous avons calculé et utilisé pour chaque arbre un indice moyen de dégâts sur les 3 années de suivi (printemps 2015, printemps 2016 et printemps 2017).

Pour l'ajustement, seuls les arbres ayant été notés et mesurés pendant toute la période ont été conservés. Les arbres présentant des dommages autres que la maladie des bandes rouges et susceptibles d'impacter la croissance ont également été écartés. Ainsi seuls 16 dispositifs sur les 17 ont été retenus. Le dispositif de Brion dans l'Indre comportait en effet un nombre trop élevé d'arbres présentant des déficits foliaires causés par la processionnaire du pin.

Le modèle retenu au terme de la procédure d'ajustement a été validé par l'examen de l'homoscédasticité des résidus et de leur normalité. Il est présenté dans le tableau 36. Cinq variables principales sont retenues ainsi que 3 interactions de variables deux à deux. La figure 56 illustre l'effet individuel de chaque variable retenue, en fixant les autres facteurs à leur niveau moyen. Les effets fixes du modèle expliquent 75,9 % de la variance de l'accroissement (90,4 % en utilisant les effets aléatoires). Les résidus ne montrent pas de différence selon la variété, Corse ou Calabre.

L'accroissement radial cumulé sur 3 ans au niveau de l'arbre atteint en moyenne 5.25 mm, soit 1.75 mm par an pour l'ensemble de l'échantillon. D'après le modèle ajusté, en fixant tous les facteurs à la moyenne observée de l'échantillon hormis le niveau de la maladie (IDC), l'accroissement radial de l'arbre moyen en l'absence de maladie serait de 3.05 mm et seulement de 1.53 mm pour un niveau de dommages de 50% (figure 61).

Comme attendu, l'accroissement radial au niveau de l'arbre est étroitement dépendant du niveau de densité du peuplement et de son statut social au sein du peuplement (figure 61). Ni la variété, ni l'âge, ni l'indice de fertilité du peuplement n'ont été retenus. Cependant, deux variables environnementales explicites expliquent l'accroissement, l'une climatique – la température moyenne quotidienne - et l'autre pédologique – la proportion en éléments grossiers sur les 50 premiers centimètres du sol. Elles influencent toutes les deux négativement la croissance radiale des pins laricio sur les 3 années étudiées. Leur impact sur la croissance reste cependant nettement moins important que celui des autres facteurs (figure 61).

Enfin, l'Indice de Dégâts Cumulés explique très fortement la croissance radiale : la magnitude de son impact est la plus importante de tous les facteurs étudiés. Ainsi, la croissance radiale perd en moyenne 0.92 mm en 3 ans par tranche de 10 points d'IDC (Figure 61).

Les interactions montrent que :

- L'influence du statut social sur l'accroissement varie en fonction du facteur d'espacement :
- L'influence du statut social sur l'accroissement varie en fonction du niveau de dommages de la maladie des bandes rouges :
- Et de même l'influence du facteur d'espacement varie en fonction du niveau de dommages de la maladie.

Ainsi, l'accroissement radial au niveau de l'arbre dans des conditions d'espacement ou de statut social plus favorables est toujours supérieur à celui obtenu dans les conditions plus contraignantes, c'est à dire dans des peuplements plus denses ou pour des arbres plus dominés. L'accroissement est également toujours plus fort lorsque le niveau de dommages de la maladie est plus faible. L'existence d'une interaction (négative) entre les variables signifie que l'effet du facteur d'espacement (ou du statut social de l'arbre) sur l'accroissement diminue lorsque le niveau de dommages de la maladie augmente (figure 62, les pentes des droites sont différentes selon le niveau de dommages de la maladie). Néanmoins, exprimé en valeurs relatives, c'est-à-dire en proportion de croissance (et non en mm), le résultat est inversé : la proportion d'accroissement gagné en appliquant une sylviculture plus claire est plus forte lorsque l'IDC est plus élevé.

Si l'on raisonne en niveau de dommages (IDC), l'effet du niveau de dommages sur l'accroissement augmente lorsque le facteur d'espacement (ou le statut social des arbres) augmente : sur la figure 58, la pente des courbes est plus forte aux forts espacements. Cependant, la proportion d'accroissement perdu est plus faible lorsque le facteur d'espacement est élevé, c'est-à-dire dans les peuplements plus clairs.

Ainsi, les différences de croissance (en mm) sont toujours plus fortes dans les conditions les moins contraignantes, quel que soit le facteur considéré (peuplements clairs, statut social plus dominant, ou niveau de dommages faible). Mais c'est dans les conditions de niveaux de dommages les plus élevés, que l'impact de la gestion sylvicole peut être jugé le plus utile car elle entraîne de meilleure performance en terme de proportion d'accroissement maintenue (figure 62).

Tableau 36 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle d'accroissement individuel.

P-value <0.05 (), p-value <0.01 (**), p-value <0.001 (***)*

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|--------------------------------------|-------------|-------------|---------|
| constante | 5,073 | 0,193 | *** |
| IDC | -1,698 | 0,091 | *** |
| Facteur d'espacement | 1,560 | 0,195 | *** |
| Statut social relatif | 1,275 | 0,102 | *** |
| Température moyenne | -0,582 | 0,154 | ** |
| Proportion EG 50 cm | -0,381 | 0,146 | * |
| IDC * facteur d'espacement | -0,195 | 0,090 | * |
| IDC * statut social relatif | -0,373 | 0,058 | *** |
| Facteur d'espacement * statut social | 0,217 | 0,109 | * |

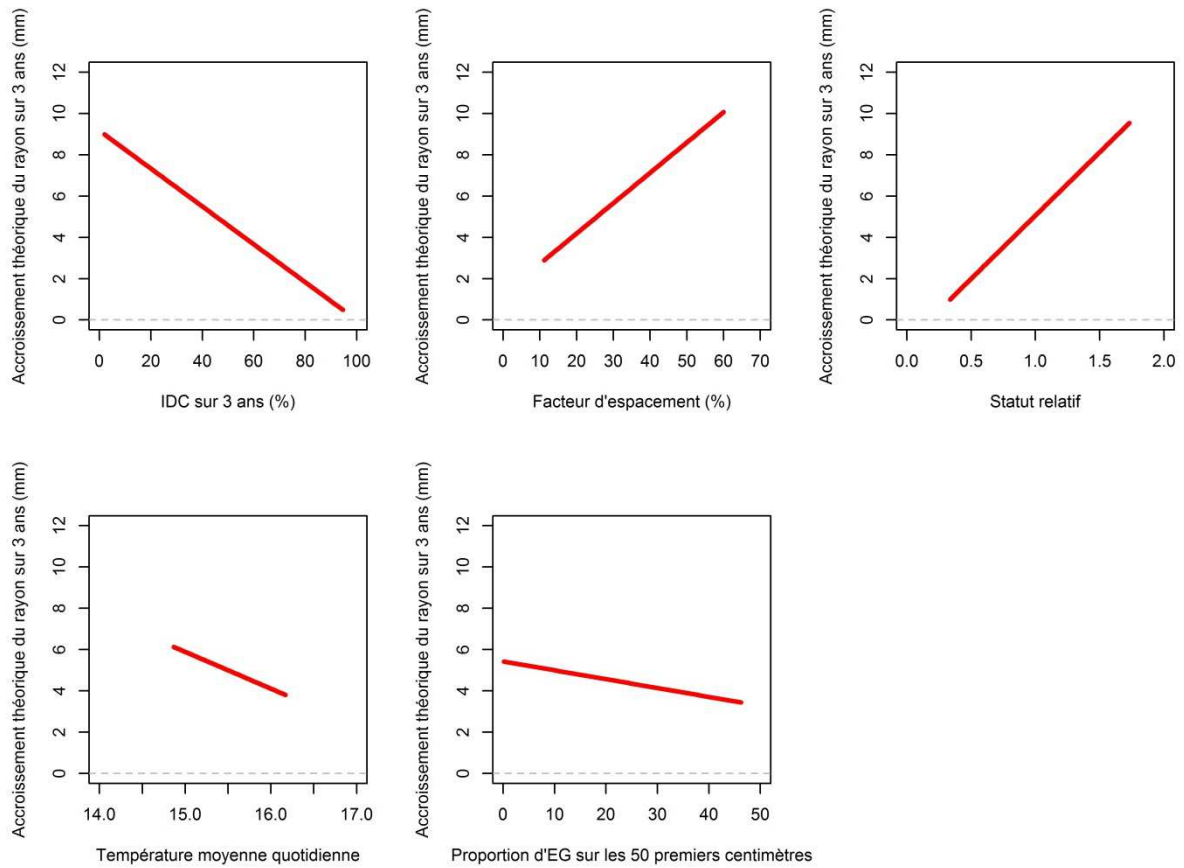


Figure 61 : Magnitude des effets des différents facteurs retenus dans le modèle

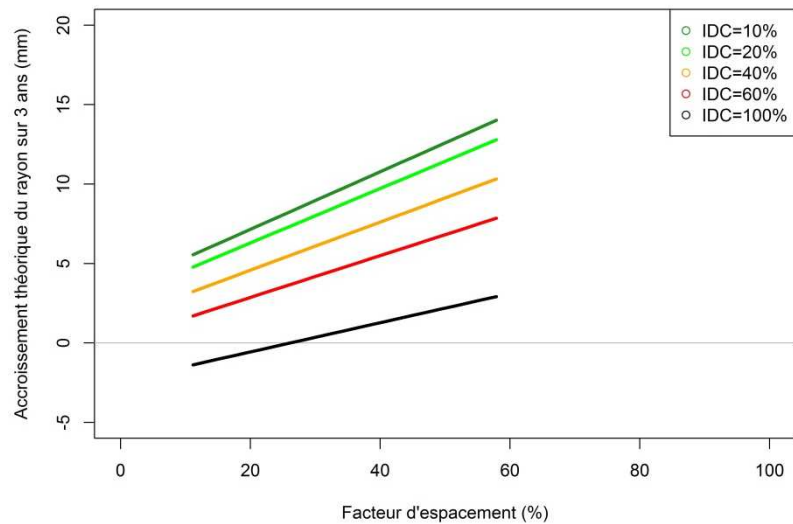


Figure 62 : Influence de l'interaction entre IDC et facteur d'espacement sur l'accroissement cumulé sur le rayon

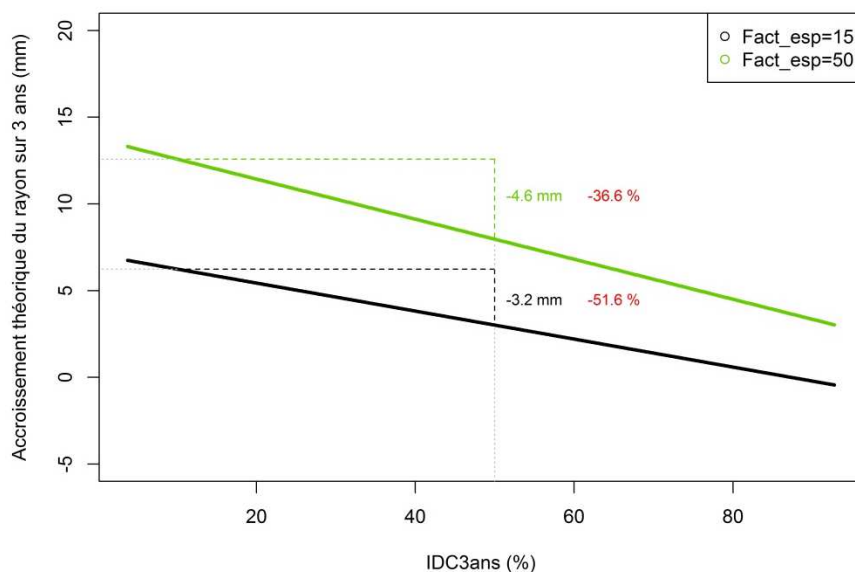


Figure 63 : Influence de l'interaction entre IDC et facteur d'espacement sur l'accroissement cumulé sur le rayon. Les textes en noir ou vert représentent la variation d'accroissement en mm entre 10 et 50 % d'IDC et les textes en rouge la proportion de l'accroissement perdu.

3.4.6 Impact de la maladie sur la croissance à l'échelle du peuplement

Estimation des dommages à l'échelle du peuplement

Méthode d'estimation

L'échantillonnage des arbres notés (1190 arbres) a été conçu de sorte à représenter l'ensemble des positions sociales des arbres à l'intérieur du peuplement. La distribution des arbres de l'échantillon pour une placette est donc plutôt de type uniforme et ne rend absolument pas compte de la distribution réelle des arbres du peuplement complet.

Par ailleurs, les notations des symptômes de la maladie des bandes rouges sont exprimées en pourcentage du houppier fonctionnel. Selon la taille ou position sociale de l'arbre, un pourcentage donné de perte ne représente donc pas une quantité de feuillage ou masse foliaire identique.

Pour ces raisons, une moyenne des indices notés sur les arbres échantillons ne représenterait pas fidèlement l'état au niveau du peuplement.

La procédure suivante est donc suivie pour passer du niveau arbre au niveau peuplement.

Qu'il s'agisse du peuplement complet ou de l'échantillon des 25 arbres notés, les arbres sont regroupés en catégories de circonférence de 10 cm d'amplitude. Une correspondance peut ainsi être faite entre les classes du peuplement complet et l'échantillon. Etant donné que l'ensemble des classes du peuplement ne sont pas directement représentées par des arbres de l'échantillon, un ajustement a été réalisé de sorte que tous les arbres trouvent leur correspondance. Les arbres des classes extrêmes sont rapprochés des classes précédentes ou suivantes (selon leur position dans l'histogramme). Pour les arbres de classes intermédiaires, les valeurs moyennes des classes encadrantes sont utilisées.

L'Indice de Dégâts Cumulés (IDC) est calculé au niveau du peuplement sur la base des sommes de biomasses foliaires individuelles plutôt que sur la base d'une moyenne d'indices individuels. Il s'agit donc du rapport de la somme des biomasses perdues à la somme des biomasses théoriques. La biomasse foliaire individuelle est estimée par la relation (1), forme la plus couramment utilisée (Elfving et al. 2017, Muukkonen 2007, Xiao et al. 2003), avec DBH le diamètre à 1.30 m en cm, et a et b les paramètres de la relation.

$$BF = a \cdot DBH^b \quad (1)$$

Il n'existe pas de relation spécifique disponible pour le pin laricio. A partir des exemples de la littérature, nous avons donc testé différents paramétrages et vérifié que les résultats étaient peu sensibles à leur variation. Le paramètre a , s'annulant dans le calcul, n'est pas concerné. Nous avons finalement fixé le paramètre b à 2.5.

Au niveau individuel, nous n'avons pas connaissance des lois de répartition de la biomasse foliaire entre les parties de houppiers fonctionnelle et non fonctionnelle. Nous avons donc choisi d'utiliser l'équation (1) sans modification. Nous faisons ainsi l'hypothèse, soit d'une répartition identique entre les arbres, soit de la validité de la forme de l'équation (1) pour rendre compte directement de la biomasse du houppier fonctionnel. Dans le cas contraire, la méthode employée entraînerait un biais pour le calcul de l'IDC à l'échelle du peuplement.

Pour chaque classe de circonférence de l'échantillon, nous avons ainsi calculé l'IDC de la classe, ainsi que la biomasse foliaire théorique et la biomasse foliaire perdue.

Pour chaque classe de circonférence du peuplement, nous pouvons donc calculer la biomasse foliaire théorique, et, à partir des valeurs d'IDC pour la classe calculées d'après l'échantillon, la biomasse foliaire perdue. L'IDC du peuplement correspond à la somme totale des BF perdues (tenant compte des effectifs par classe) sur la somme des BF théoriques.

IDC estimés au niveau peuplement

Sur les 48 placettes de l'échantillon, l'IDC du peuplement vaut en moyenne 45.4% mais la variabilité est importante, les valeurs extrêmes allant de moins de 7% de dégâts à près de 80% (tableau 37, figure 64).

Tableau 37 : Indices de Dégâts Cumulés (IDC) estimés au niveau peuplement dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole.

| Variables | Pin laricio | Corse | Calabre | Min - max | Ecart-type |
|-----------------------|-------------|-------|---------|-------------|------------|
| Nombre de dispositifs | 17 | 11 | 6 | | |
| Nombre de placettes | 48 | 30 | 18 | | |
| IDC (P2015) | 45,4 | | | 6,4 – 78,1 | 17,8 |
| S% | 26,9 | | | 11,4 – 59,3 | 11,3 |
| Indice de fertilité | 18,3 | | | 15,1 – 22,1 | 1,8 |
| Age en 2014 | 39,8 | | | 15 - 49 | 10,8 |

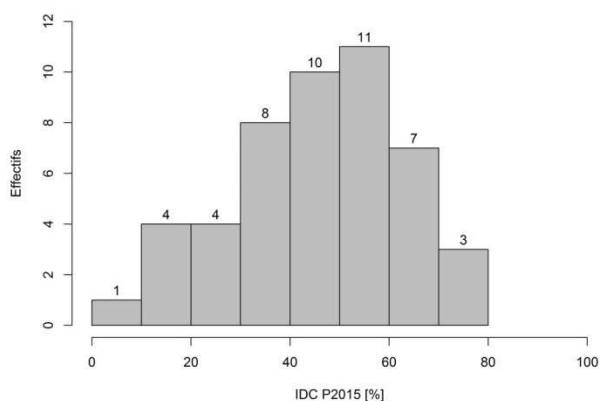


Figure 64 : Distribution des placettes selon l'IDC peuplement au printemps 2015.

Facteurs explicatifs de l'IDC à l'échelle du peuplement

Trois facteurs sont retenus pour expliquer l'Indice de Dégâts Cumulés à l'échelle du peuplement (tableau 38 et figure 65) :

- La variété : l'IDC est nettement plus faible dans les peuplements de pin laricio de Calabre (22% d'IDC en moins pour un facteur d'espacement moyen, soit un écart relatif de -41.4% par rapport au pin laricio de Corse),
- Le niveau de densité du peuplement, exprimé en facteur d'espacement : l'IDC est plus faible dans les peuplements plus clairs (à large espacement). Sur le jeu de données utilisé, aucun effet quadratique ou non linéaire de la densité n'a pu être mis en évidence,
- L'indice de fertilité du peuplement : l'IDC est plus élevé dans les stations moins favorables à la culture du pin laricio.

Aucune interaction entre ces différents facteurs ne s'est révélée significative.

Concrètement, l'IDC au niveau peuplement vaut en moyenne 53.7 % dans le cas du pin laricio de Corse dans les conditions moyennes de densité et de fertilité de l'échantillon (respectivement 27 % d'espacement et 18 m de hauteur dominante à 30 ans d'âge à 1.30 m). Dans les mêmes conditions, il vaut seulement 31.4 % dans le cas du pin laricio de Calabre.

L'IDC perd 3.9 points pour une augmentation du facteur d'espacement de 10%.

L'IDC perd 2.9 points pour une augmentation de 1 m d'indice de fertilité, ou 14.7 points pour 5 m d'indice de fertilité.

Tableau 38 : Estimation des paramètres, erreurs type et niveaux de signification des effets fixes du modèle de l'indice de dégât cumulé pour l'année 2015 à l'échelle peuplement.

p-value <0.05 (), p-value <0.01 (**), p-value <0.001 (***)*

| Variables | Coefficient | Erreur type | p-value |
|----------------------|-------------|-------------|---------|
| constante | 53.69 | 3,78 | *** |
| Variété (Calabre) | -22,25 | 6,36 | ** |
| Facteur d'espacement | -4,44 | 1,01 | *** |
| Indice de fertilité | -5,37 | 2,07 | * |

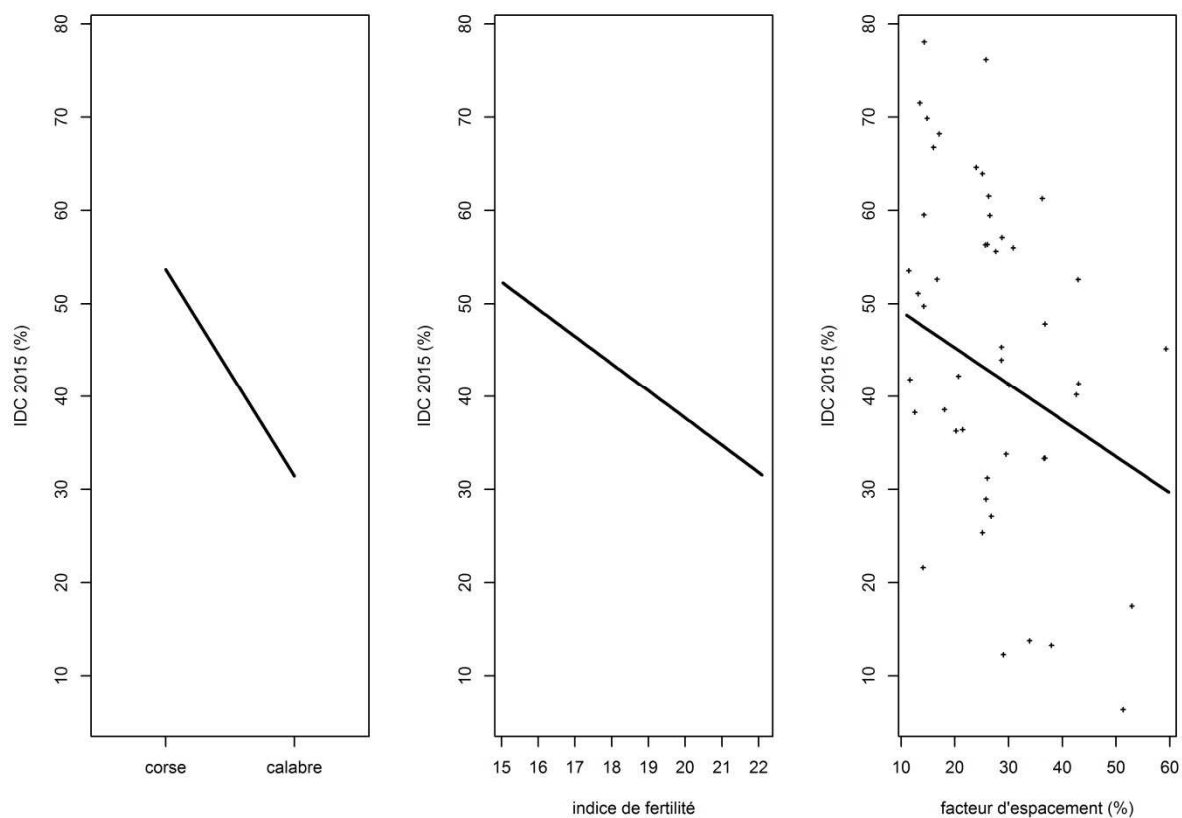


Figure 65 : Magnitude des effets des différents facteurs expliquant l'indice de dégâts cumulés (IDC) au printemps 2015 à l'échelle du peuplement.
Les points dans le graphique de droite représentent les 48 placettes de l'étude.

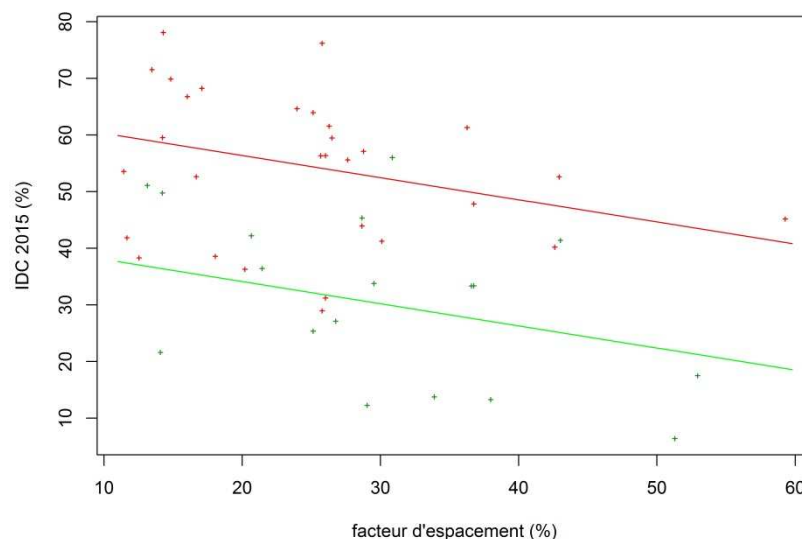


Figure 66 : Effet de la variété sur l'indice de dégâts cumulés (IDC) au printemps 2015 à l'échelle du peuplement.
En rouge, le pin laricio de Corse et en vert, le pin laricio de Calabre. Les points représentent les 48 placettes de l'étude.

Variabilité de croissance à l'échelle du peuplement

Le tableau 39 ainsi que la figure 67 illustrent l'importance de la variabilité de la croissance au niveau placette. L'accroissement annuel en surface terrière semble clairement impacté par la sévérité de la maladie des bandes rouges.

Tableau 39 : Accroissement radial et accroissements en surface terrière mesurés dans les 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole sur la période de suivi de 3 ans..

| Variables | PL | Corse | Calabre | Min - max | Ecart-type |
|----------------------------------|------|-------------|-------------|--------------|------------|
| Nombre de dispositifs | 17 | 11 | 6 | | |
| Nombre de placettes | 48 | 30 | 18 | | |
| Cerne annuel (mm, 2015-2017) | 1,81 | 1,37 (0,69) | 2,54 (1,11) | 0,41 – 5,18 | 1,04 |
| BAI brut (m ² /ha/an) | 0,81 | 0,67 (0,30) | 1,04 (0,47) | 0,21 – 2,18 | 0,41 |
| BAI net (m ² /ha/an) | 0,48 | 0,31 (0,68) | 0,77 (0,75) | -1,69 – 2,18 | 0,74 |

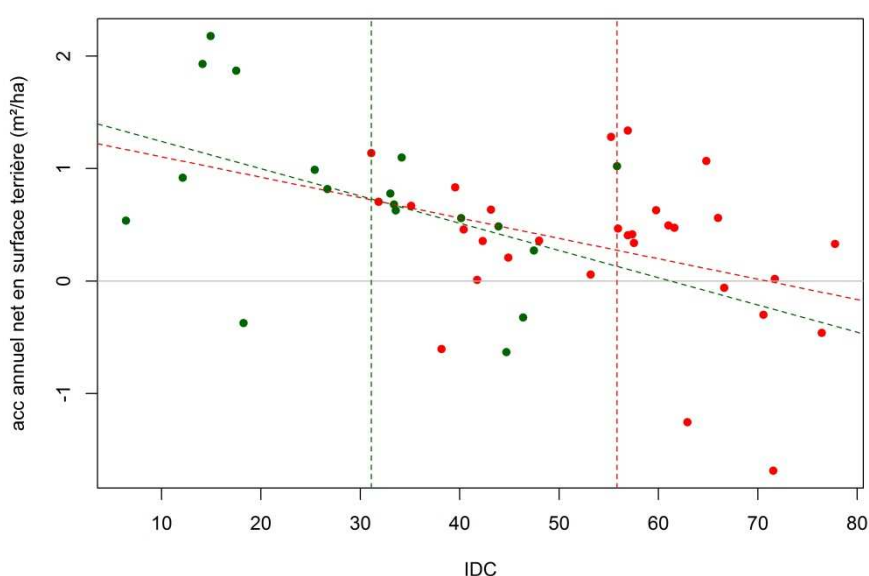


Figure 67 : Effet de l'IDC au niveau peuplement sur l'accroissement annuel en surface terrière (m²/ha). Période 2014-2017.

En vert, les pins laricio de Calabre, en rouge les pins laricio de Corse.

Impact des dommages sur la croissance au niveau peuplement

Méthodologie de passage du niveau arbre au niveau peuplement pour évaluer les pertes de croissance à l'échelle du peuplement

Nous avons évalué d'une part l'incidence et la sévérité de la maladie des bandes rouges sur un panel de 25 arbres au sein de chaque peuplement (paragraphes précédents).

A partir de cet échantillon, nous pouvons estimer le niveau moyen de maladie des bandes rouges du peuplement, en extrapolant les notations réalisées au niveau arbre à la distribution complète des arbres du peuplement. Nous pouvons ainsi estimer pour chaque classe de dimension du peuplement un niveau moyen de dégâts.

Nous avons par ailleurs analysé l'impact de la maladie des bandes rouges sur la croissance radiale au niveau arbre, en utilisant l'ensemble des arbres notés et ne présentant pas de dommages autres que la maladie des bandes rouges susceptibles d'avoir affecté sa croissance (20-25 arbres par placette, dans 48 placettes). Nous disposons ainsi d'une équation permettant de prédire la croissance annuelle d'un arbre en fonction du niveau moyen de compétition au sein du peuplement, de la position

sociale de l'arbre dans le peuplement et du niveau de dommage de son houppier du fait de la maladie des bandes rouges.

A partir de cette équation, nous pouvons donc estimer un accroissement théorique normal, attendu en l'absence de symptômes de maladie des bandes rouges. Nous pouvons de même estimer l'accroissement de l'ensemble des arbres à partir du niveau moyen de maladie calculé pour chaque classe de dimensions, et reflétant donc le niveau actuel de sévérité de la maladie. L'écart entre ces deux estimations quantifie la perte de croissance imputable à la maladie des bandes rouges pour le niveau de dommages observés.

A l'échelle du peuplement, la proportion de l'accroissement brut en surface terrière perdu du fait de la maladie des bandes rouges dépend linéairement de la sévérité des dégâts : les pertes d'accroissement dépassent légèrement les 10% de l'accroissement attendu en absence de maladie pour 10 % de dégâts (figure 68). Pour un niveau de dégâts donné, la proportion d'accroissement perdu semble légèrement plus forte dans les peuplements de pin laricio de Corse que dans les peuplements de pin laricio de Calabre (figure 69), mais cet effet n'est pas significatif. Elle diminue fortement et linéairement lorsque le facteur d'espacement augmente, en interaction avec le niveau de dégâts : dans les peuplements les plus clairs, les pertes relatives d'accroissement sont plus faibles, et ce d'autant plus que l'IDC est élevé (figure 70). On notera bien qu'il n'existe pas d'effet variété sur cette relation : la tendance qui transparaît dans la figure 71 (les placettes Calabre sont en moyenne bien en dessous des placettes Corse) est directement et strictement liée à un plus faible niveau de dégâts de la maladie relevé sur les pins laricio de Calabre (0.33 en moyenne, contre 0.48 pour les pins laricio de Corse, effet représenté par les 2 droites).

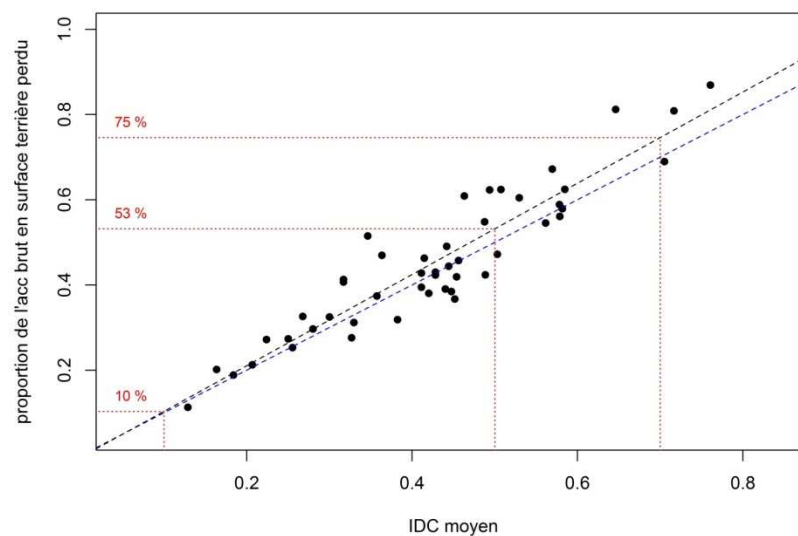


Figure 68 : Proportion de l'accroissement annuel en surface terrière perdu en fonction de l'IDC (estimé au niveau peuplement).

La droite en pointillés bleus représente la bissectrice, celle en pointillé noire la régression linéaire sur les points.

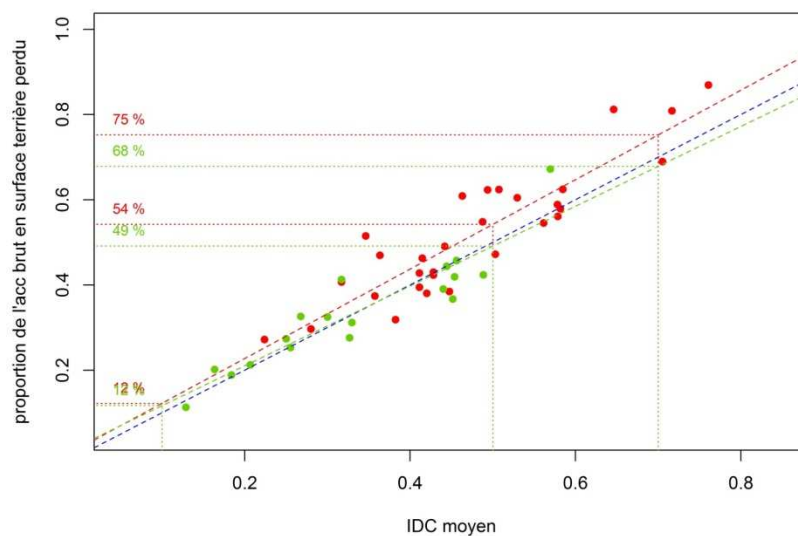


Figure 69 : Effet de la variété sur la proportion de l'accroissement en surface terrière perdu en fonction de l'IDC (estimé au niveau peuplement).
 La droite en pointillés bleus représente la bissectrice, celle en pointillés rouges la régression linéaire sur les points pour la variété Corse et celle en pointillés verts la régression linéaire sur les points pour la variété Calabre.

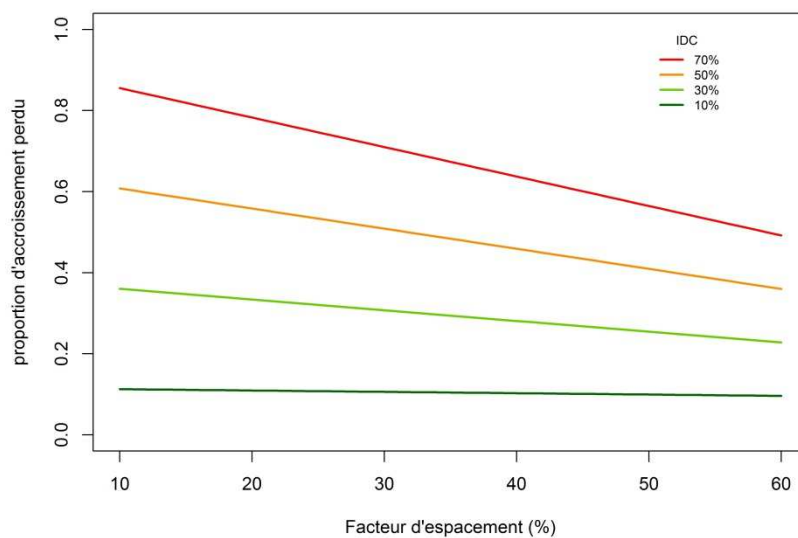


Figure 70 : Effet de l'interaction entre l'IDC et le facteur d'espacement sur la proportion de l'accroissement en surface terrière perdu.

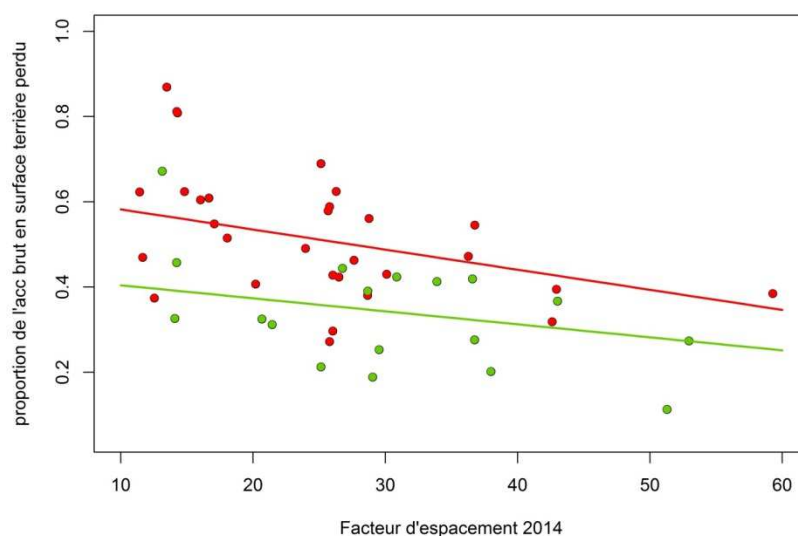


Figure 71 : proportion de l'accroissement annuel en surface terrière perdu en fonction du facteur d'espacement en début de période (estimé au niveau peuplement).
 En rouge, les placettes de pin laricio de Corse, en vert celles de pin laricio de Calabre. Les droites correspondent à l'effet de l'interaction entre IDC et facteur d'espacement, en fixant l'IDC à la valeur moyenne mesurée pour la variété (48% pour le Corse et 33 % pour le Calabre).

3.5 Discussion, perspectives pour la gestion sylvicole des peuplements de pin laricio

Réparties dans 17 dispositifs expérimentaux, un panel de 48 placettes a été utilisé afin d'étudier les dégâts de la maladie des bandes rouges et leurs conséquences en lien avec la densité du peuplement. L'échantillon présente une large gamme de facteur d'espacement, allant de 11,4% dans des peuplements témoin jamais éclaircis depuis la plantation jusqu'à 59,3% dans les scénarios sylvicoles les plus intensifs. 1190 arbres, à raison de 25 arbres par placette répartis uniformément dans l'histogramme des circonférences, ont été mesurés individuellement pendant 3 années consécutives. Les dispositifs utilisés ont été plantés avec l'une des deux variétés de pin laricio, mais dans des proportions déséquilibrées au profit du pin laricio de Corse (11 dispositifs sur 17). Si la variété plantée est assurément connue dans l'ensemble des dispositifs, il n'en est pas de même de l'origine génétique exacte du matériel planté. Une recherche approfondie auprès des gestionnaires serait intéressante à conduire dans ce sens, mais il est probable que l'information ne puisse pas être retrouvée pour les peuplements les plus anciens (14 des 17 dispositifs ont plus de 40 ans en 2019). L'absence de cette information rend difficile la comparaison avec les résultats du volet génétique de ce projet.

La première année de notation des symptômes de la maladie des bandes rouges (printemps 2015) est intervenue dans un contexte de fortes infections successives de la maladie. Il s'agit en effet de l'année de plus fort signalement de la maladie par les Correspondants-Observateurs du DSF (DSF 2016). Les 2 années suivantes, a contrario, sont caractérisées par des symptômes beaucoup moins exprimés, de coloration rouge anormale en particulier. Le déficit foliaire, indicateur plus intégrateur dans le temps, reste bien visible, même s'il a diminué progressivement sur les deux années suivantes.

L'analyse des symptômes confirme en premier lieu la très importante variabilité des situations, entre peuplements d'une part, et au sein du peuplement d'autre part : la variabilité au niveau individuel est très largement majoritaire.

L'incidence et la sévérité des symptômes au niveau de l'arbre sont en premier lieu expliquées par le statut social de l'arbre dans le peuplement, même si la part de variabilité expliquée reste généralement faible. Les arbres présentent ainsi d'autant moins de symptômes qu'ils sont dans une position sociale favorable dans le peuplement : les plus gros sont donc en moyenne moins touchés. Ce résultat est en accord avec la littérature existante. Travaillant à partir de dispositifs expérimentaux existants et suivis depuis de longues années, nous avons pu montrer également que l'apparition de la maladie des bandes rouges à la fin des années 1990 dans les régions étudiées ne modifie pas la hiérarchie sociale au sein du peuplement. Les arbres en situation sociale défavorable sont en moyenne plus touchés par la maladie des bandes rouges mais ils occupaient déjà une situation sociale similaire bien avant l'apparition de la maladie (10 ans avant). Les arbres présentant peu ou pas de symptômes aujourd'hui occupent une situation sociale plutôt dominante ou co-dominante, mais ne le doivent pas à une plus grande sensibilité des autres arbres. A ce stade, nous ne savons toujours pas expliquer s'il s'agit d'un effet physique et microclimatique ou d'un effet intrinsèque de l'arbre lié à sa vigueur et qui renforcerait ses capacités de résistance. Sur la durée de l'étude, nous montrons aussi que globalement les arbres les plus touchés par la maladie la première année restent les plus touchés trois ans après. Les attaques sur des années successives semblent donc concerner les mêmes arbres, mais nous ne pouvons pas être assurés qu'il en serait de même sur une période de suivi plus longue (10 ans, par exemple).

Nous avons également mis en évidence un effet significatif de la variété sur la sensibilité à *Dothistroma* : le pin laricio de Calabre est ainsi significativement moins sensible à la maladie des bandes rouges que le pin laricio de Corse, avec en moyenne des Indices de Dégâts Cumulés (IDC) respectifs à 31 et 54 % à l'échelle du peuplement. Avec une magnitude d'effet beaucoup moins importante, des facteurs pédoclimatiques contribuent également à expliquer une part de la variabilité observée. Dans notre étude, l'intégration de ces facteurs dans les analyses permet d'affirmer que la différence de comportement relevée entre les deux variétés ne provient pas de différences pédoclimatiques, mais bien d'un comportement différent des deux variétés vis-à-vis de *Dothistroma* sp à l'échelle des 17 dispositifs sylvicoles utilisés. Cette différence très nette entre pin laricio de Corse et pin laricio de Calabre s'oppose ainsi aux résultats plutôt flous obtenus dans les tests génétiques. Comme indiqué précédemment, nous ne disposons pas d'informations suffisamment précises sur l'origine génétique de ces 17 peuplements pour pouvoir établir une comparaison solide avec les résultats du volet génétique. Ces conclusions apparemment contradictoires sont à nouveau l'expression de la très grande variabilité existant au sein de chacune des variétés de pin laricio.

A l'échelle du peuplement, nous montrons également que l'intensité des dégâts est d'autant plus importante que la densité du peuplement est forte : une sylviculture dynamique permet donc de la réduire.

Concernant les conséquences des dégâts causés au feuillage par la maladie des bandes rouges, nous avons successivement analysé la mortalité individuelle des arbres, l'accroissement radial individuel des arbres et l'accroissement en surface terrière à l'échelle du peuplement.

Sur la durée de notre étude, nous montrons que la mortalité est faible mais que la sévérité des dégâts liés à la maladie des bandes rouges augmente de façon significative la probabilité de mortalité des arbres. Le risque accru (et inquiétant) de mortalité ne concerne heureusement que des arbres dominés au sein de peuplements de densité élevée. Les risques restent insignifiants dès lors qu'on s'intéresse aux arbres de statut intermédiaire (ou non dominés) et que les peuplements bénéficient d'une sylviculture avec des éclaircies régulières.

L'accroissement radial des arbres est très lourdement impacté par la maladie des bandes rouges. La sévérité des dégâts est le facteur expliquant la plus grande part de l'accroissement. A l'échelle

individuelle, des dégâts sévères viennent plus que contrebalancer les gains de croissance obtenus par l'application d'une sylviculture raisonnée. Avec un IDC de 50%, l'arbre moyen dans un peuplement à large espacement (50% de facteur d'espacement) ne croit pas plus vite que l'arbre moyen indemne d'un peuplement en sylviculture conservatrice (21% de facteur d'espacement). Néanmoins, c'est bien en appliquant une sylviculture avec des densités plus faibles qu'on maintient un niveau d'accroissement individuel suffisant même en cas d'infection. En effet, en l'absence de sylviculture, dans des peuplements denses, les arbres sous l'influence sévère de la maladie ne poussent plus en circonférence.

A l'échelle du peuplement, la maladie des bandes rouges provoque d'importantes pertes de production. Elles sont proportionnelles à la sévérité des dégâts. Sur la période des 3 années étudiées, par rapport à l'accroissement en surface terrière attendu pour un peuplement indemne, on perd plus de 10% d'accroissement par tranche de 10% de dégâts. Pour un niveau moyen de dégâts de 70%, les pertes atteignent ainsi en moyenne 75% de l'accroissement attendu en l'absence de maladie. L'application d'une sylviculture plus dynamique permet de réduire la proportion des pertes d'accroissement, et ce d'autant plus que la sévérité de la maladie est importante. Une sylviculture dynamique entraîne néanmoins une production plus faible à l'hectare. Il faut donc viser un compromis entre la production attendue en l'absence de maladie et la limitation des pertes liées à la maladie. A chacune des étapes de nos analyses, nous avons mis en évidence un effet linéaire de la densité du peuplement sur le développement de la maladie ou ses conséquences sur la croissance. Ainsi, plus les peuplements sont clairs, moins les dégâts sont importants.

Les pertes de production calculées précédemment ne prennent pas en compte la mortalité. Elles seront donc potentiellement plus importantes dans le cas où un phénomène de mortalité intervient. Même si la mortalité induite par la maladie des bandes rouges reste faible et circonscrite aux arbres dominés ou de faibles dimensions (comparés à l'arbre moyen) dans les peuplements les plus denses, elle aggraverait mécaniquement les pertes de production.

Il faut conclure en soulignant les résultats intéressants pour les gestionnaires en termes de production pour le pin laricio de Calabre dans cette situation de forte prévalence de la maladie des bandes rouges. Ils résultent exclusivement des moindres dégâts notés pour cette variété car nous n'avons pas mis en évidence d'effet direct de la variété sur l'accroissement.

4 EFFETS DES CONDITIONS MICROCLIMATIQUES SUR LA MALADIE DES BANDES ROUGES

4.1 Introduction

La plupart des études portant sur la maladie des bandes rouges mettent en évidence une forte corrélation entre dimension des arbres et résistance à la maladie des bandes rouges (Kennedy et al. 2014, Fraser et al. 2015a). Les variables retenues peuvent être le diamètre des arbres (Kennedy et al. 2014) ou leur hauteur. Ainsi, Fraser et al (2015a) ont trouvé une corrélation avec la hauteur pour le pin sylvestre, et formule différentes hypothèses pour l'expliquer, dont la variation du taux d'humidité à hauteur du feuillage ou la variation du taux d'inoculum.

Les travaux présentés précédemment dans ce rapport confirment la forte corrélation entre le diamètre des arbres et les niveaux de symptômes de la maladie, à la fois dans les dispositifs expérimentant des facteurs génétiques et dans les dispositifs sylvicoles.

La question se pose de savoir si cette corrélation entre sévérité de la maladie et dimension des arbres relève plutôt de la physiologie de l'arbre, sous la dépendance de sa vigueur, ou de son exposition à des conditions microclimatiques contrastées du fait de la structuration verticale du peuplement.

Sur l'un des sites étudiés dans le volet sylvicole du projet, nous avons installé une expérimentation afin de suivre les conditions microclimatiques à différents niveaux dans la canopée. Les différentes données visées sont en particulier la durée d'humectation et la température, deux facteurs clé pour l'infection d'une part et sa sévérité d'autre part (Fraser et al. 2016).

4.2 Matériels et méthodes

4.2.1 Dispositif expérimental

Le dispositif sélectionné (lamotte158) a été planté en 2001 en pin laricio de Corse. Dans deux placettes de densités contrastées (A et B, figure 72), plantées respectivement à 833 et 2500 tiges/ha, 10 arbres ont été sélectionnés parmi l'échantillon de 25 arbres défini pour le suivi pendant 3 années consécutives de la maladie des bandes rouges. Ces 10 arbres par placette sont répartis en 5 arbres sains et 5 arbres atteints par la maladie des bandes rouges, à raison de 1 arbre dans chacune des 5 classes de dimensions de la placette. La sélection des arbres a été réalisée à partir de la notation de la maladie des bandes rouges réalisée au printemps 2015.

Chaque arbre a été équipé de 2 capteurs d'humectation (figure 73a), et de 2 thermo-hygromètres (figure 73b). Les capteurs sont installés dans le tiers inférieur du houppier fonctionnel de l'arbre, fixés sur des supports tendus entre les arbres voisins (figure 74), de sorte à se situer à la périphérie du houppier. Les capteurs sont installés de manière systématique au nord et au sud. Chaque placette est équipée de 2 capteurs de lumière PAR auto-nivelant. La hauteur d'installation correspond au tiers inférieur du houppier des 2 plus gros arbres échantillonnés. Ils sont positionnés au sud-est de l'arbre, au sommet d'un mât de mesure permettant un accès rapide au capteur pour les opérations de maintenance (figure 73c).

Une station météo de référence a été installée en plein découvert dans une parcelle agricole privée à 2,5 km de distance à vol d'oiseau de la parcelle de pin laricio. Elle comporte un pluviomètre, un capteur de lumière PAR, un pyranomètre, un capteur de lumière de type BF3 permettant de quantifier la proportion de lumière diffuse, un thermo-hygromètre et un capteur d'humectation. Hormis ce dernier, l'ensemble des matériels est relié à une centrale d'acquisition Campbell (CR800), fonctionnant sur batterie à gel (figures 73d et e).



Figure 72 : Dispositif expérimental en FD de Lamotte-Beuvron (parcelle 158).

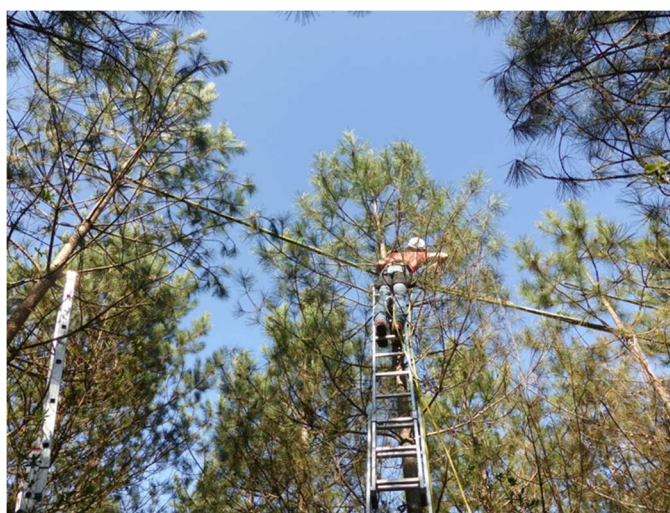
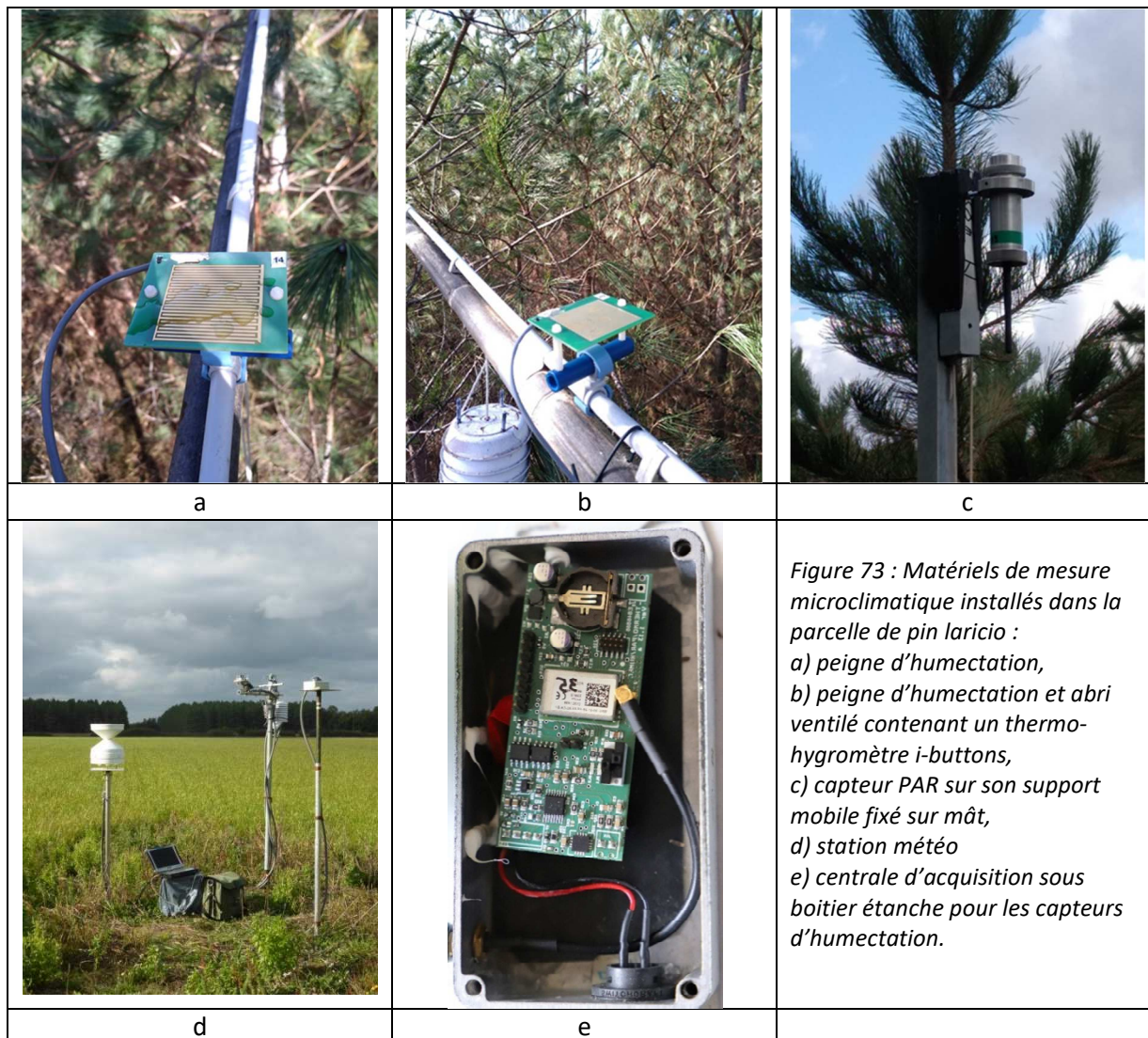


Figure 74 : Mise en place des matériels de mesures microclimatiques dans les pins laricio du dispositif expérimental (GIS coop) installé en parcelle 158, FD de Lamotte-Beuvron.

4.2.2 Données microclimatiques

Les données ont été enregistrées à un pas de temps de 10 minutes pour l'humectation et de 15 minutes pour les autres variables. Le tableau 40 présente les valeurs moyennes et gammes de valeurs enregistrées sur des périodes de 15 jours.

Tableau 40 : Données microclimatiques acquises sur la période du 09 mars au 06 décembre 2018. Données moyennées sur des périodes de 15 jours

| | Modalité claire | | | Modalité dense | | |
|---|-----------------|------|-------|----------------|------|-------|
| | Moyenne | Min | Max | Moyenne | Min | Max |
| Rayonnement (Somme mol/m ²) | 23.36 | 2.01 | 39.07 | 18.75 | 4.10 | 33.57 |
| Température (°C) | 17.7 | 14 | 21.9 | 17.7 | 14 | 21.9 |
| Hygrométrie (%) | 70.0 | 63.1 | 82.9 | 70.0 | 63.1 | 82.9 |
| Humectation Pluie (Nombre heures) | 53 | 1 | 125 | 50 | 1 | 117 |
| Humectation Rosée (Nombre heures) | 52 | 15 | 94 | 35 | 7 | 72 |
| Pluie (Nombre de jours) | 12 | 0 | 23 | 12 | 0 | 23 |

Les données brutes enregistrées ont été évaluées afin de supprimer les erreurs provenant de défaillances du matériel. Les données validées ont été agrégées afin d'être analysées à différentes échelles de temps.

Concernant l'humectation, le signal renvoyé par le capteur correspond à une tension en millivolts. Cette information permet de connaître l'état d'humectation du capteur (sec ou mouillé) mais pas de quantifier le volume d'eau présent sur le capteur. A partir de tests réalisés en laboratoire, un seuil a été défini : le capteur est considéré mouillé lorsque le signal est supérieur à 0.19 mV. L'agrégation des données d'humectation correspond ainsi à un calcul de durée exprimée en heure.

L'humectation due à la pluie est par ailleurs séparée de l'humectation due à la rosée à l'aide des données relevées de pluviométrie par la station météo de référence.

4.2.3 Données dendrométriques et sanitaires

Les mesures dendrométriques sont issues des campagnes de mesures conduites dans le cadre du volet sylvicole du projet (voir chapitre précédent). Les notations de la maladie des bandes rouges ont également été réalisées dans ce cadre aux printemps 2015, 2016 et 2017, par le Correspondant-Observateur du DSF affecté à ce secteur géographique (P. Maillet, ONF). Deux notations complémentaires ont été réalisées de sorte à couvrir la période d'enregistrement des capteurs en 2018 (mars et décembre).

4.2.4 Analyses statistiques

Les données ont été moyennées par période de 15 jours selon les modalités sylvicoles CLAIRE et DENSE, et en distinguant les capteurs installés au nord et ceux installés au sud des arbres choisis.

Les corrélations entre variables climatiques ont été analysées en recherchant un effet de la position des capteurs (Nord Vs Sud) et un effet parcellaire (Dense Vs Claire) sous le logiciel StatGraphics. Toutes les relations linéaires obtenues se sont révélées statistiquement significatives à un seuil de 0.05.

La mise en évidence ou non de corrélations entre les variables climatiques et les notations de la maladie a également été effectuée sous le logiciel StatGraphics. Aucune relation statistiquement significative n'a pu être mise en évidence.

4.3 Résultats

4.3.1 Comparaison Nord-Sud

La figure 75 présente des graphes de corrélations entre les données collectées au sud et celles mesurées au nord pour la température de l'air (figure 75a), l'hygrométrie de l'air (figure 75b), et la durée d'humectation totale (figures 75c pour la modalité CLAIRE et 75d pour la modalité DENSE). Pour la température et l'hygrométrie de l'air, seuls les résultats obtenus dans la modalité DENSE sont présentés par soucis de lisibilité et concision, les résultats pour la modalité CLAIRE étant identiques.

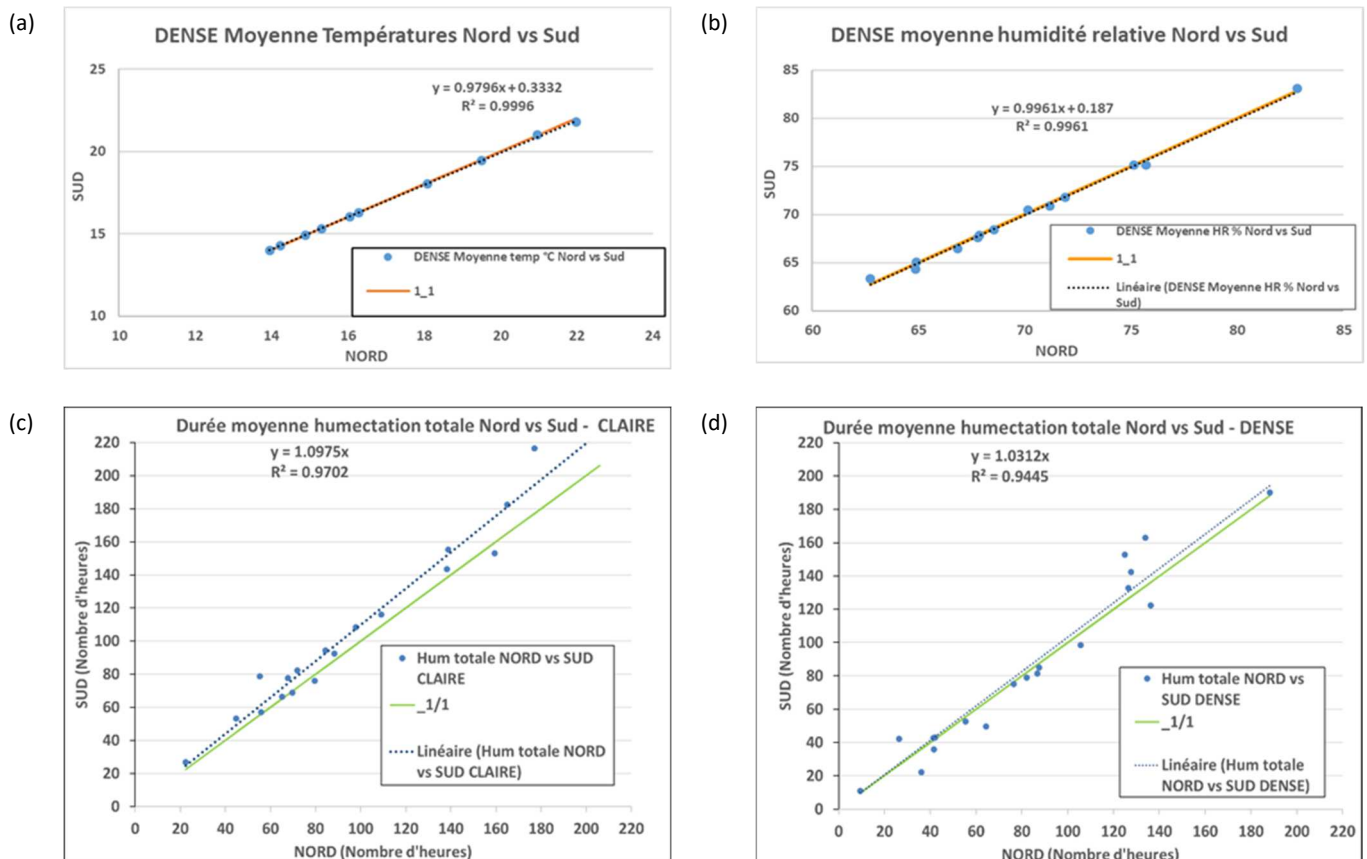


Figure 75 : Relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon leur installation du côté nord ou sud des arbres support pour la température (a), l'humidité relative (b), la durée d'humectation totale (pluie et rosée) pour la modalité CLAIRE (c) et pour la modalité DENSE (d).

Il ressort de ces comparaisons que les variables microclimatiques sont très corrélées entre les côtés Nord et Sud ($R^2 > 0.94$) et aucune différence Nord - Sud n'est mise en évidence pour la température et l'humidité relative, ni dans la parcelle dense, ni dans la parcelle claire puisque les pentes des régressions linéaires sont proches de 1.

Par contre, il semblerait que l'humectation totale au sud soit légèrement plus élevée que l'humectation totale mesurée au nord (écart de pente de 9.75%) dans la modalité CLAIRE.

4.3.2 Comparaison modalités CLAIRE vs DENSE

Afin de comparer les modalités CLAIRE et DENSE, les données Nord et Sud ont été agrégées pour chaque modalité puisqu'il n'est pas apparu de différence significative entre le Nord et le Sud.

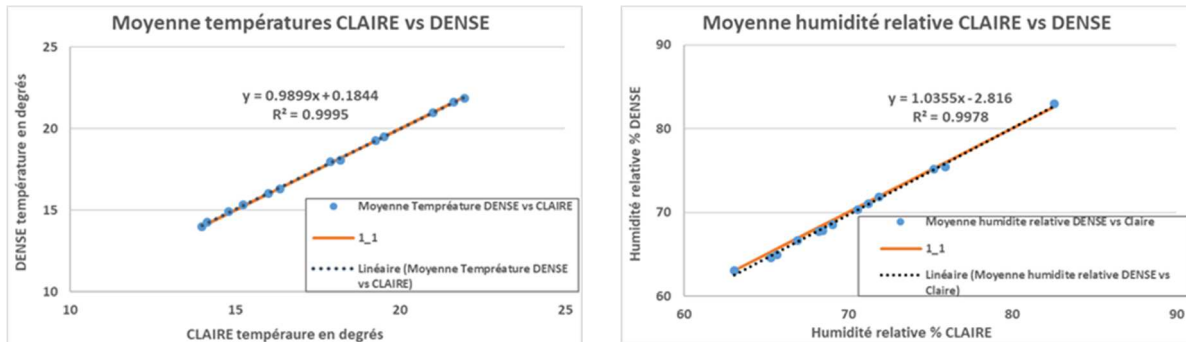


Figure 76 : Relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement, à gauche pour la température, à droite pour l'humidité relative.

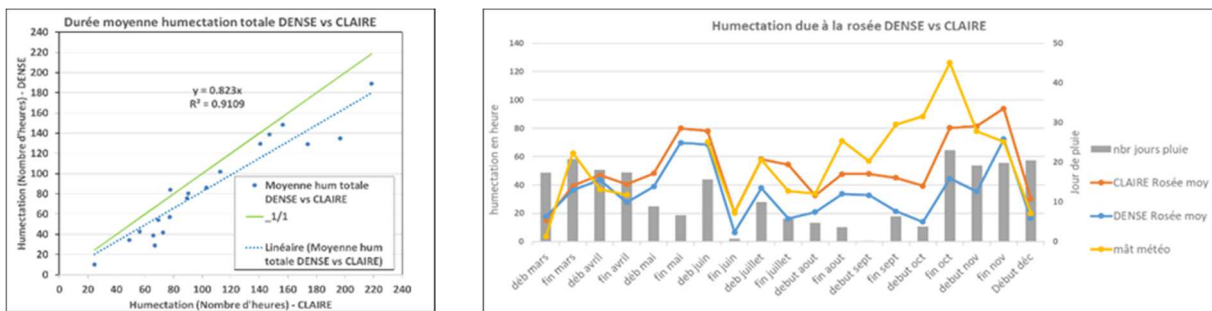


Figure 77 : Durée d'humectation provoquée par la rosée en fonction de la densité du peuplement : à gauche, relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement, et à droite, variation au cours de l'année selon des périodes de 15 jours.

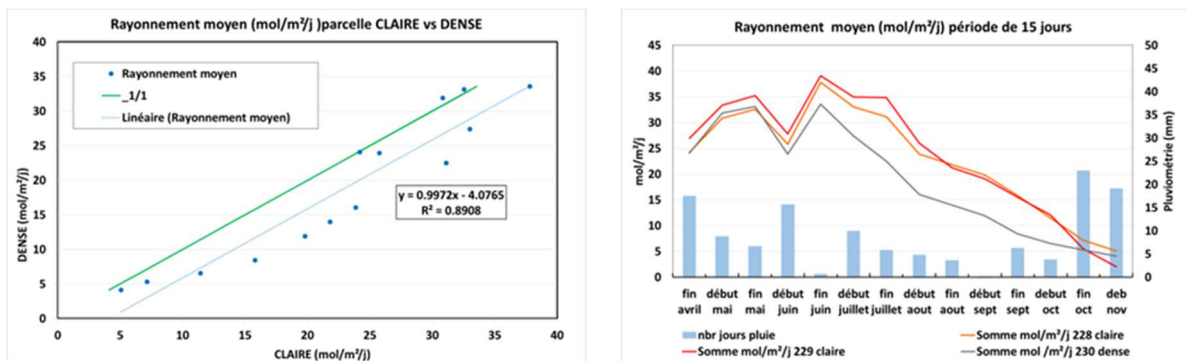


Figure 78 : Rayonnement moyen mesuré selon la densité du peuplement : à gauche, variation selon les périodes de 15 jours, à droite relation entre les valeurs moyennes des capteurs selon la densité du peuplement.

La figure 76 présente les corrélations entre les modalités CLAIRE et DENSE pour la température et l'humidité relative. Il apparaît une très forte corrélation entre les 2 modalités ($R^2 > 0.99$) avec une relation linéaire proche de 1, indiquant aucune différence de température ni d'humidité relative entre ces 2 modalités.

La comparaison de l'humectation totale (rosée et pluie) montre une différence significative entre les modalités CLAIRE et DENSE. L'analyse détaillée des mesures indique que ce constat résulte d'une différence d'humectation liée à la rosée et pas à la pluie (Figure 77). Plus précisément la durée d'humectation liée à la rosée est systématiquement plus faible dans la modalité DENSE comme l'indique la régression présentée sur la Figure 77a. Une vue calendaire (Figure 77b) montre que cet écart est variable au cours de l'année avec des écarts plus importants en été et à l'automne comparativement à la fin de l'hiver et au printemps.

Enfin la comparaison du rayonnement PAR sur les parcelles DENSE et CLAIRE mesuré au niveau des arbres dominants est présentée en Figure 78. Les rayonnements moyens reçus sont très corrélés ($R^2 \approx 0.89$) et la relation est linéaire avec un coefficient de linéarité proche de 1. Par contre le rayonnement moyen reçu dans la modalité DENSE est en moyenne $4.07 \text{ mol/m}^2/\text{j}$ inférieure au rayonnement moyen reçu par les capteurs sur la placette CLAIRE (Figure 78a). Une vision temporelle du rayonnement reçu montre que l'écart s'établit à partir de fin juin (Figure 78b) et perdure jusqu'à fin octobre. Cette dynamique s'explique par la croissance des houppiers qui vont ombrer les capteurs de rayonnement. Cet ombrage est logiquement plus important dans la modalité DENSE. La dynamique temporelle met également en évidence la baisse, à partir de fin juin, du rayonnement total reçu par jour par les capteurs en lien avec la diminution de la dynamique saisonnière du soleil dont la hauteur maximale dans le ciel diminue après le solstice d'été qui a lieu le 21 juin.

4.4 Discussion

4.4.1 Données microclimatiques

L'analyse des mesures microclimatiques effectuées a montré que seuls les durées d'humectation liées au dépôt de rosée et le rayonnement, mesuré à hauteur des houppiers notables, étaient impactés par la densité du peuplement. Le peuplement le plus dense bénéficie d'une durée d'humectation plus courte d'environ 18% et d'un éclairage dans le PAR (400 – 700 nm) moyen plus faible de 4.07 mol/m^2 . Un point important ici est que cette différence s'installe au cours de la saison de végétation avec peu de différences en début du printemps et des écarts plus forts en fin d'été. Cette évolution s'explique par la croissance des houppiers dont l'ombre va impacter plus fortement les capteurs dans le peuplement dense au cours de la saison, du fait de l'espacement plus faible entre les arbres.

4.4.2 Données dendrométriques et sanitaires

Aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les données microclimatiques et les données dendrométriques, ni entre les données microclimatiques et les données sanitaires. Ce résultat est en contradiction avec les résultats obtenus sur d'autres placettes où il a été mis en évidence un effet de la pluviométrie sur la proportion de déficit foliaire et la proportion de coloration rouge anormale dans le houppier notable (voir partie 1 sur les effets des conditions pédoclimatiques sur la maladie des bandes rouges). Néanmoins, les échelles d'observation sont très différentes sur le plan spatial (parcelle forestière, vs régions). La parcelle étudiée est soumise aux mêmes conditions météorologiques, mais on pouvait s'attendre à un effet de la densité du peuplement sur les conditions microclimatiques à l'intérieur du peuplement. Deux hypothèses peuvent être formulées pour expliquer cette absence de résultat. Premièrement, placer les capteurs dans le houppier fonctionnel des arbres revient peut-être à les placer dans un milieu homogène et des différences plus importantes auraient sans doute été détectées plus bas dans le peuplement, soit dans la partie non fonctionnelle du houppier, soit nettement en dessous du houppier. Néanmoins, ce sont bien les conditions microclimatiques dans le houppier auxquelles nous nous intéressons. En deuxième

hypothèse, nous pouvons supposer que d'autres variables que les moyennes calculées sur des périodes de 15 jours pourraient mettre en évidence plus de différences, en particulier les valeurs extrêmes.

L'absence de corrélation entre données microclimatiques et données sanitaires est également en contradiction avec les connaissances sur *Dothistroma* sp, agents responsables de la maladie des bandes rouges, pour lesquels la pluviométrie et la température restent les principaux facteurs de développement. Citée comme primordiale dans la littérature, l'humidité, sous forme de pluie, de brume ou de brouillard, est nécessaire au développement du champignon, à sa reproduction et à la dispersion de ses spores. La température est également impliquée dans la durée de développement des cycles du champignon. La combinaison précipitation-température semble être l'une des clés du développement du pathogène. Desprez-Loustau et al. (2007) et Fabre et al. (2012) ont trouvé que la température influence la présence du pathogène, alors que la pluviométrie explique mieux la sévérité de la maladie. La notion des temps caractéristiques de développement des pathogènes et plus généralement la notion de durée ou de permanence de certaines conditions climatiques sont essentielles.

Sous réserve d'une analyse plus fine des données, explorant des périodes de longueurs différentes et en lieu avec différents seuils d'intérêt vis-à-vis de *Dothistroma*, l'absence de corrélation entre les conditions microclimatiques et les observations sanitaires peut signifier qu'à l'échelle du peuplement les différences de sévérité des dégâts entre les arbres ne sont pas expliquées par des variations microclimatiques. La relation négative entre les dégâts de la maladie et la dimension des arbres (diamètre à 1,30 m) serait donc plutôt directement dépendante de la vigueur des arbres, qui leur conférerait une plus grande résistance à la maladie.

4.5 Perspectives

Ainsi, des analyses complémentaires des données collectées sont nécessaires pour vérifier l'absence de corrélation entre le microclimat au sein des houppiers fonctionnels et les observations sanitaires. La littérature fournit un certain nombre de plages d'optimum pour différentes variables climatiques et obtenues dans des conditions variables, parfois contrôlées, ou des indices de seuil ou stress limitant le champignon. Le champ des variables à explorer est donc assez vaste.

Ces résultats permettront de mieux comprendre la répartition des dégâts entre les arbres du peuplement.

5 ETUDE DE LA VARIABILITE ANNUELLE DE LA CROISSANCE RADIALE DU PIN LARICIO EN LIEN AVEC LE CLIMAT ET LA MALADIE DES BANDES ROUGES

5.1 Contexte

Les protocoles, mesures et notations réalisés dans le cadre du projet Dolar ont permis d'étudier les facteurs déterminants de la maladie des bandes rouges et de quantifier ses impacts sur la croissance des pins laricio, à l'échelle de l'arbre et à l'échelle du peuplement.

Cependant, l'étude ne couvre qu'une courte période de croissance de 3 années (2015 à 2018 inclus), marquée par une année d'attaque exceptionnelle, et n'a pas de qualité générique suffisante.

La dépendance de l'incidence et de la sévérité de la maladie aux conditions climatiques est aujourd'hui établie. Les conditions climatiques sont également déterminantes pour la croissance du pin laricio, dans des conditions phytosanitaires normales (Lebourgeois 1995, Lebourgeois et Becker 1996, Kuhn et al. 2017). Néanmoins, le simulateur de croissance dédié au pin laricio (module pin laricio sous Capsis, Dufour-Kowalski et al. 2012) n'intègre pour l'instant pas les aspects climatiques. Dissocier les effets des conditions climatiques et les effets de la maladie des bandes rouges sur la croissance et la production des pins laricio apparaît aujourd'hui impératif pour bâtir des stratégies sylvicoles durables dans le cadre des changements globaux en cours.

Dans le cadre du projet Dolar, nous avons ainsi initié une nouvelle phase de travaux, visant à implémenter dans le simulateur Capsis de nouvelles équations permettant i) de prédire la croissance des pins laricio en fonction de paramètres explicites de l'environnement et ii) de simuler les pertes de croissance générées par la maladie des bandes rouges. Dans les paragraphes suivants, sont présentés le plan d'échantillonnage établi, ainsi que la méthodologie de prélèvements et préparation des échantillons.

L'analyse des données de croissance annuelle, le développement des équations et leur intégration au simulateur Capsis seront réalisés en 2020-2021, dans le cadre de la convention de recherche liant l'équipe Forhet d'Irstea et l'ONF, et en lien avec les différents partenaires impliqués du projet Dolar et du GIS coopérative des données.

5.2 Stratégie d'échantillonnage

Dans le cadre du projet Dolar, nous avons suivi pendant 3 années consécutives 1190 arbres, répartis dans 48 placettes au sein de 17 dispositifs d'expérimentation sylvicole à raison de 25 arbres par placette.

Pour des raisons technico-financières, nous avons renoncé à carotter les 1190 arbres pour cette nouvelle phase de travail. Un plan d'échantillonnage a donc été construit sur les principes suivants :

- Construire un 1^{er} échantillon, nommé échantillon de référence (code 1), sur lequel pourra être construite une courbe de référence de la croissance annuelle du pin laricio en lien avec les conditions environnementales (sylvicoles, pédologiques et climatiques) et en l'absence de maladie,
- Construire un 2^e échantillon d'arbres atteints par la maladie des bandes rouges, nommé échantillon atteint (code 0) : cet échantillon permettra de quantifier les écarts entre croissance observée et croissance de référence attendue en l'absence de maladie.
- Construire un échantillon complémentaire d'évaluation de la courbe de référence (code 2).

Le plan d'échantillonnage intègre l'ensemble des dispositifs. La variabilité importante de la prévalence de la maladie (nombre de cas à un moment donné) et de la sévérité des dégâts ne permet pas d'échantillonner de manière uniforme dans l'ensemble des placettes et dispositifs. Pour

l'établissement de la courbe de référence, nous avons donc sélectionné les placettes comportant un nombre suffisant d'arbres sains ou d'arbres peu atteints lorsqu'il existe peu d'arbres sains dans la placette, lorsqu'au minimum 2 placettes du dispositif remplissaient ce critère. Pour les arbres malades, nous avons exclu les placettes où très peu d'arbres rentraient dans cette catégorie.

Les 25 arbres suivis par placette sont répartis dans 5 classes de circonférence de même amplitude. A partir de la notation de maladie des bandes rouges réalisée au printemps 2015 (plus forte année d'infection), les arbres ont été classés en 4 catégories d'état sanitaire lié à la maladie des bandes rouges :

- Arbres sains : ≤ 20 % d'IDC (houppier fonctionnel)
- Arbres peu atteints : entre 20 et 50% d'IDC
- Arbres atteints : + de 50 à 75 % d'IDC
- Arbres très atteints : + de 75 % d'IDC

L'échantillonnage par placette vise ainsi à sélectionner :

- 2 arbres sains dans les 5 catégories de circonférence, soit 10 arbres dans les placettes sélectionnées pour l'établissement de la courbe de référence,
- 2 arbres peu atteints dans les 5 catégories de circonférence, soit 10 arbres dans les placettes ne comportant pas suffisamment d'arbres sains,
- 1 arbre atteint dans les 5 catégories de circonférence, dans chaque placette (à l'exclusion des placettes où leur nombre est très réduit),
- 1 arbre très atteint dans les 5 catégories de circonférence, dans chaque placette (à l'exclusion des placettes où leur nombre est très réduit),

L'échantillonnage complémentaire consiste à sélectionner :

- 1 arbre peu atteint dans les 5 catégories de circonférence, soit 5 arbres dans les placettes où les 10 arbres sains ont été sélectionnés,
- 1 arbre sain dans les 5 catégories de circonférence, soit 5 arbres dans les placettes qui ne comportaient pas suffisamment d'arbres sains.

La sélection des individus dans les différentes strates de l'échantillonnage s'est faite de manière aléatoire, après exclusion des arbres porteurs d'autres problèmes sanitaires que la maladie des bandes rouges et susceptibles d'avoir impacté la croissance.

Tableau 41 : Répartition de l'échantillon carotté selon le type d'échantillonnage.

| | Effectif total carotté | Nombre de dispositifs | Effectif par dispositif (min – max) |
|------------------------------|---------------------------|--------------------------|--|
| 0 – échantillon malade | 268 | 15 | 4 - 30 |
| 1 _ échantillon de référence | 319 | 14 | 9 - 30 |
| 2 – échantillon d'évaluation | 122 | 14 | 1 - 18 |

5.3 Acquisition et traitement des échantillons

Les échantillons ont été prélevés par carottage à cœur entre novembre 2018 et mi-avril 2019 au moyen d'une perceuse électrique (de marque Milwaukee). Les prélèvements ont été réalisés à une hauteur de 1,30 m environ, et généralement orienté au nord.

Une seule carotte a été prélevée afin de limiter l'impact sur les arbres. Les trous de sondage ont été rebouchés avec des tourillons de hêtre, préalablement imprégnés avec un traitement fongicide, et la plaie au niveau de l'écorce recouverte de mastic cicatrisant.

Les échantillons ont été rapidement placés en étuve et séchés pendant 48 h à 35°C, puis stockés dans des plaques alvéolaires.

Ils ont été transmis à la plateforme Génobois de l'INRA d'Orléans qui prend en charge le sciage des carottes en planchettes fines (scie jumelle), ainsi que la radiographie des planchettes. Ce traitement permettra l'analyse des largeurs de cernes ainsi que des variations inter et intra annuelles de la densité du bois.

L'échantillon final comporte 705 arbres (figures 79 à 81).

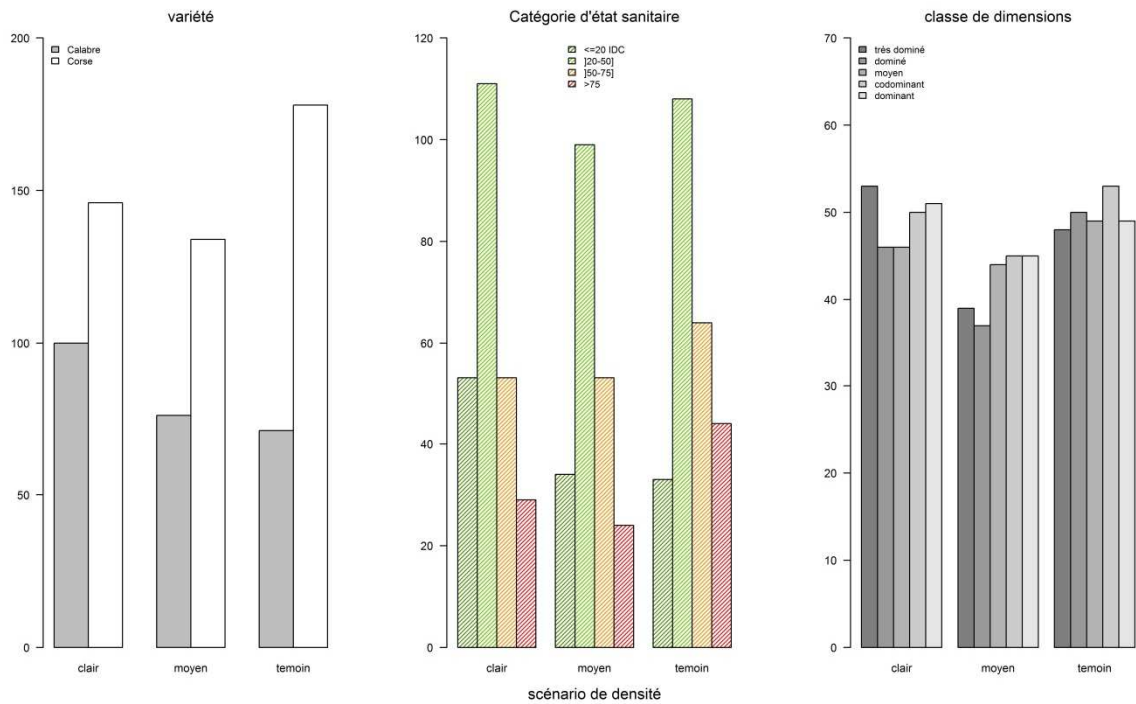


Figure 79 : Répartition de l'échantillon carotté par scénario de densité.

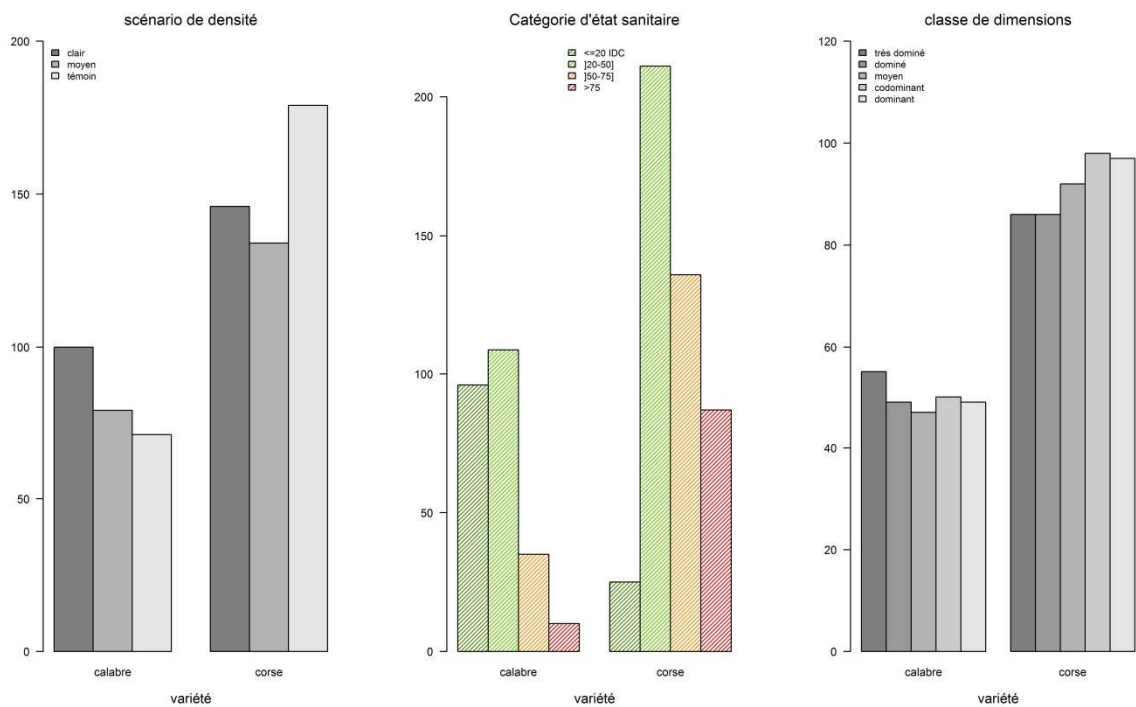


Figure 80 : Répartition de l'échantillon carotté selon la variété

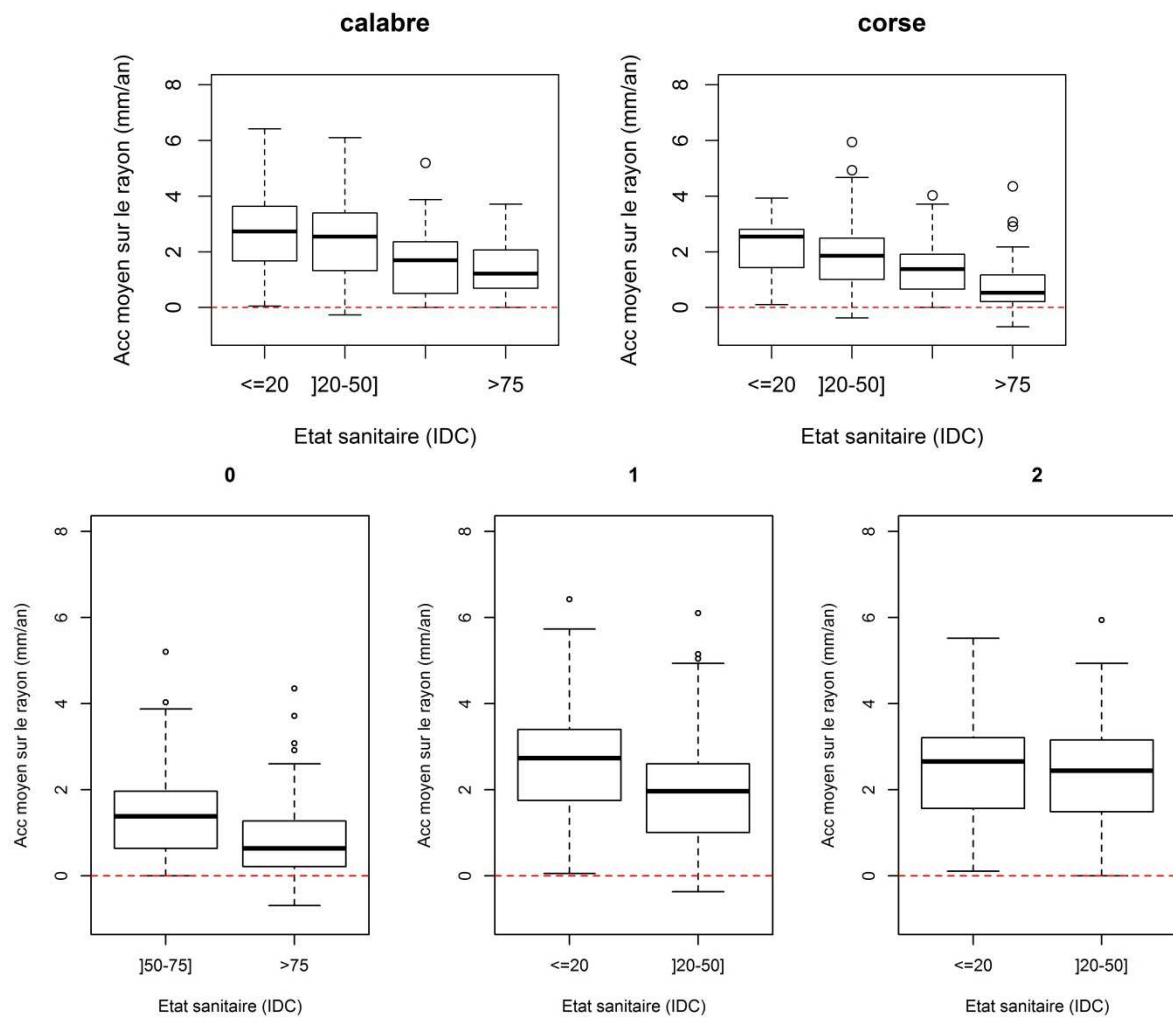


Figure 81 : Accroissement moyen annuel des arbres carottés sur la période 2015-2017 en fonction de leur classement en état sanitaire (IDC au printemps 2015).

En haut, selon la variété. En bas, selon le type d'échantillonnage

: 0 pour les arbres malades, 1 pour l'établissement de la courbe de référence, et 2 pour l'échantillon de validation.

6 CONCLUSIONS GÉNÉRALES, PERSPECTIVES ET RECOMMANDATIONS

6.1 Conclusions générales

L'étude sur la maladie des bandes rouges du pin laricio, menée dans les régions Centre - Val de Loire et Pays de la Loire, confirme l'effet principal des variables climatiques sur le développement de la maladie, et en particulier des variables liées au régime pluviométrique. En analysant les différents symptômes de la maladie, nous avons montré que différentes périodes dans l'année pouvaient être importantes pour la modulation des infections : la fréquence ou l'intensité des pluies en début de saison (dans un sens assez large) sont des facteurs favorables au développement de *Dothistroma* sp, alors que l'augmentation de la fréquence des sécheresses estivales permettrait de freiner fortement la sévérité de la maladie.

Les autres facteurs mis en évidence sont l'effet de l'âge - la maladie augmente avec l'âge des peuplements - et le déficit en azote de la station, dont l'influence est plus faible. Néanmoins, ils révèlent des situations de crise induites par des conditions contraignantes ou stressantes pour les arbres. Le développement de la maladie résulte majoritairement d'une conjonction de facteurs, comme l'illustrent les nombreuses interactions entre facteurs que nous avons mises en évidence.

L'étude confirme en premier lieu la très importante variabilité des situations, entre peuplements d'une part, et au sein du peuplement d'autre part : la variabilité au niveau individuel, c'est-à-dire au niveau de l'arbre, est très largement majoritaire.

L'incidence et la sévérité des symptômes au niveau de l'arbre sont en premier lieu expliquées par le statut social de l'arbre dans le peuplement : ainsi en moyenne, les arbres plus gros sont moins atteints. Mais la variabilité joue également à ce niveau : cela n'empêche tout de même pas des arbres gros d'être atteints.

La sensibilité à la maladie des bandes rouges n'est que peu expliquée par l'origine génétique des pins laricio. Selon les types de dispositifs génétiques analysés, et selon les sites étudiés, nous obtenons une grande variabilité de résultats.

Sur la durée de notre étude, nous montrons que la mortalité est négligeable mais que la sévérité des dégâts liés à la maladie des bandes rouges augmente effectivement la probabilité de mortalité des arbres. Le risque accru de mortalité ne concerne que des arbres dominés au sein de peuplements de densité élevée, et pourrait donc tout à fait être contrôlé par l'application d'une sylviculture adaptée.

Comme attendu, l'accroissement radial des arbres est très lourdement impacté par la maladie des bandes rouges. La sévérité des dégâts est le facteur expliquant la plus grande part de l'accroissement. A l'échelle individuelle, des dégâts sévères viennent plus que contrebalancer les gains de croissance obtenus par l'application d'une sylviculture raisonnée et en l'absence de sylviculture, les arbres sous l'influence sévère de la maladie ont des accroissements en circonférence très faibles voire nuls.

A l'échelle du peuplement, la maladie des bandes rouges provoquent d'importantes pertes de production en surface terrière. Elles sont proportionnelles à la sévérité des dégâts. Sur la période de 3 années étudiées, la proportion perdue de l'accroissement en surface terrière brute dépasse 10% par tranche de 10% de dégâts. Pour un niveau moyen de dégâts de 70%, les pertes atteignent ainsi en moyenne 75% de l'accroissement attendu en l'absence de maladie.

L'application d'une sylviculture plus dynamique permet de réduire la proportion des pertes d'accroissement, et ce d'autant plus que la sévérité de la maladie est importante.

6.2 Perspectives

A partir du matériel collecté (données et échantillons), plusieurs types d'analyses complémentaires vont encore être menés.

Comme indiqué précédemment, nous montrons que les pins laricio sont d'autant moins sensibles qu'ils occupent une bonne position sociale dans le peuplement. Les premières analyses des données microclimatiques mesurées dans l'un des peuplements ne permettent pas de mettre en évidence des différences de conditions microclimatiques au niveau des houppiers entre arbres de statuts sociaux variés. Mais des analyses sur des paramètres microclimatiques plus détaillés sont nécessaires avant de conclure définitivement.

Les carottages effectués en 2019 dans les dispositifs d'expérimentation sylvicole seront par ailleurs analysés afin d'établir un modèle de croissance tenant compte des paramètres climatiques annuels. Ces travaux permettront une mise à jour du module laricio intégré à la plateforme CAPSIS, qui permettra ainsi de réaliser des simulations sylvicoles prenant en compte les effets de la maladie des bandes rouges. Les gestionnaires forestiers (entre autres) bénéficieront ainsi d'un outil d'aide à la gestion actualisé.

D'autres types d'outils d'aide à la gestion pourraient être construits, tels des cartes de risques à partir des données climatiques et des scénarios d'évolution du climat ou des cartes croisant plusieurs facteurs de risques : climat, prévalence des signalements du DSF et conditions pédologiques (en lien avec les cartes prédictives de stations forestières issues du projet PRESTATIO NO du RMT Aforce).

Sur le plan génétique, des analyses complémentaires sur l'héritabilité pourraient être tentées. Il n'est pas exclu non plus que l'analyse des données des essais génétiques en fonction d'autres variables, non prises en compte aujourd'hui, puisse donner des résultats plus concluants.

Nous avons vu que les facteurs intervenants pour expliquer le niveau de maladie des bandes rouges sont nombreux et interagissent souvent. Il serait ainsi très intéressant d'analyser les données collectées en utilisant des méthodes de modélisation structurelle (SEM), basées sur l'étude des liens directs ou indirects entre les facteurs.

Dans les réseaux expérimentaux utilisés pour cette étude, la possibilité de la mise en place d'un suivi permanent de la maladie des bandes rouges sera étudiée, en complément du suivi des placettes d'observation du DSF. Les réseaux eux-mêmes, tel celui géré par le GIS coop, seront amenés à évoluer pour traiter des questions soulevés par le présent travail. La question de la prise en compte des mélanges d'essences, des différences entre pin laricio de Corse et pin laricio de Calabre, ou d'autres espèces de pins, ainsi que de l'effet de l'origine génétique, seront assurément au cœur des prochaines discussions dans les groupes de travail concernés. De nouveaux sites expérimentaux ou de nouvelles formes de tests pourraient voir le jour, telle l'implantation des deux variétés de pin laricio dans les îlots d'avenir issus du projet ESPERENSE du RMT AFORCE.

6.3 Recommandations à destination des gestionnaires forestiers

Dans l'état actuel des connaissances apportées par cette étude, nous pouvons dresser les recommandations suivantes pour la gestion des peuplements de pin laricio.

Le pin laricio doit être maintenu dans la gamme des essences de boisement et reboisement forestier. Dans le contexte actuel des changements globaux, où la recrudescence des épisodes de sécheresse se fait déjà sentir, de graves problèmes de dépérissement sont déjà observés sur plusieurs essences, alors que le pin laricio fait preuve d'une bonne survie, malgré une croissance affaiblie par la maladie des bandes rouges. De plus, si la fréquence des sécheresses s'accroît, la maladie des bandes rouges devrait régresser. Il faudra néanmoins continuer à suivre parallèlement l'évolution de la maladie des bandes rouges et la réactivité du pin laricio, en lien avec l'évolution du climat, et en particulier anticiper en adoptant rapidement des modes de gestion propices au pin laricio plutôt qu'à la maladie des bandes rouges.

Il est difficile aujourd'hui de savoir avec certitude si le climat futur sera plus favorable à la maladie des bandes rouges ou au Sphaeropsis des pins (*Diplodia pinea*). Dans ces conditions, nous considérons qu'il est préférable de **conserver les deux variétés de pin laricio (Corse et Calabre)** dans le panel des essences utilisables en boisement ou reboisement, et d'adopter préférentiellement l'une ou l'autre en fonction des critères cités ci-après.

La décision de planter du pin laricio doit être réservée aux stations qui lui conviennent le mieux. On renoncera donc dans tous les cas limites, en particulier si les conditions climatiques locales (précipitations du mois d'avril, fréquence des épisodes pluvieux en juin) sont favorables à la maladie des bandes rouges ou si leur évolution est susceptible de lui devenir favorable.

Le pin laricio de Corse ne doit pas être planté dans les conditions de très faibles niveaux trophiques entraînant une déficience en azote. Dans ces conditions, le pin laricio de Calabre pourrait être à privilégier.

Nous ne savons pas si l'apport d'un amendement adapté serait susceptible de limiter l'infection par la maladie des bandes rouges dans ce type de milieu. Néanmoins l'apport d'un traitement azoté est reconnu comme favorisant l'expression des symptômes liés à *Diplodia pinea*. Il faut donc bien raisonner cette décision.

Même si dans cette étude, nos résultats ont été peu convaincants quant à l'impact des grandes surfaces boisées en pin, nous recommandons de **ne pas créer de grands massifs en pin laricio** ou de ne pas ajouter de nouvelles superficies dans les zones où le pin laricio serait déjà très abondant afin de limiter localement les taux d'inoculum. Une **diversification des essences, avec l'utilisation d'espèces non sensibles à la maladie**, sera plutôt recherchée. Si les conditions conviennent aux deux variétés de pin laricio, l'introduction de l'une des variétés dans un massif majoritairement composé de l'autre peut être un élément de diversification. L'intérêt du pin de Salzmann en substitution ou diversification est sans doute à expérimenter.

Le pin laricio de Calabre issu du verger à graines de Sivens (PLA-VG-002 Les Barres-Sivens-VG) pourrait être plus fréquemment utilisé, notamment en situation à risques, sauf dans les conditions favorisant plus *Diplodia pinea* (richesse chimique importante notamment en azote, zone de grêle fréquente).

En boisement de terres agricoles, où la prévalence de *Diplodia pinea* est généralement plus importante du fait d'un enrichissement d'origine artificiel en azote, le pin laricio de Calabre devrait être évité.

Il est primordial d'**utiliser des plants indemnes de maladie**, afin de limiter le brassage génétique de l'agent pathogène responsable de la maladie. Les lots de plants présentant des symptômes de la maladie des bandes rouges doivent être refusés (et ils devraient même être détruits). Il s'agit là d'un mode de propagation très fréquent de la maladie, qui alimente la capacité d'adaptation de la maladie et réduit en conséquence les chances d'améliorer la résistance de nos populations de pin

laricio (Mullett et al. 2017, Piotrowska et al. 2018). Mullett et al. (2017) ont révélé également que même s'il est reconnu que la maladie des bandes rouges n'est pas transmise par les graines, le transfert de la maladie d'une région à une autre (ou d'un pays à un autre) peut intervenir via des débris d'aiguilles accompagnant les lots de semences.

La gestion sylvicole des peuplements doit être dynamique, afin de permettre de maintenir un niveau de croissance en circonférence correct. La gestion active des peuplements est par ailleurs la garantie de préserver le peuplement du risque de mortalité induit par la maladie des bandes rouges sur les arbres les plus dominés et affaiblis lorsque la densité est trop élevée. Les arbres les plus vigoureux sont en moyenne moins atteints par la maladie et maintiennent un niveau de croissance plus important. **Les éclaircies doivent donc conserver les arbres les plus gros, ou les arbres dominants**. La désignation d'arbres d'avenir doit également privilégier ces arbres et il ne faut pas hésiter à la remettre en question lorsque des arbres déjà désignés s'avèrent plus petits que leurs voisins ou médiocres sur le plan sanitaire.

La gestion des peuplements infectés par la maladie des bandes rouges ne doit pas être suspendue, mais adaptée à la situation. Les éclaircies doivent être poursuivies afin de maintenir la densité à un niveau favorisant la croissance. Néanmoins, si la dernière éclaircie est récente, on peut allonger un peu la rotation si le peuplement est loin d'être refermé. **L'éclaircie doit prélever en priorité les arbres atteints** ou les plus atteints par la maladie des bandes rouges, puis les arbres dominés et les arbres les moins vigoureux. A dimensions égales, l'arbre le plus atteint doit être prélevé. Les considérations qualitatives doivent passer au second plan.

Une sylviculture dynamique dès le jeune âge doit être appliquée : la sensibilité du pin laricio augmentant avec l'âge, il convient, sinon de réduire, au moins de ne pas repousser l'âge d'exploitabilité du fait des réductions de croissance entraînées par la maladie des bandes rouges et par des conditions climatiques évoluant défavorablement.

Il n'est pas justifié de couper prématurément les peuplements infectés n'ayant pas atteint leur dimension d'exploitabilité. Les niveaux d'infection de la maladie peuvent varier considérablement d'une année à l'autre et nous avons montré que les peuplements conservent un niveau d'accroissement intéressant, même s'il est réduit, dépendant de la densité du peuplement. La croissance est bien entendue réduite par rapport à ce qu'elle devrait être en l'absence de maladie, mais on ne fera sans doute pas mieux avec une autre essence.

Nous ne pouvons pas formuler aujourd'hui de recommandations concernant des schémas d'implantation mélangeant le pin laricio avec des espèces non sensibles à *Dothistroma* sp, ou mélangeant même les deux variétés de pin laricio, Corse et Calabre. Il existe actuellement peu d'exemple de peuplements mixtes à base de pin laricio et nous n'avons pas pu étudier cet aspect dans le cadre de cette étude. Le mélange utilisant une essence pas ou moins sensible à la maladie des bandes rouges pourrait jouer le rôle d'écran entre arbres contre les sources potentielles de pathogènes. En cas d'infection sévère, ce type de mélange apporterait au peuplement une meilleure résilience. Cependant, la seconde essence ne doit pas venir concurrencer la croissance des pins laricio, dont la vigueur, rappelons-le, est un gage de meilleure résistance à la maladie. Or, en peuplement mélangé, les feuillus sont souvent plus concurrentiels que les résineux. La seconde essence ne doit pas non plus entraîner une augmentation de l'hygrométrie au sein du peuplement, ce qui favoriserait *Dothistroma* sp. L'idée de mélanger les espèces est sans doute intéressante, mais sa mise en œuvre doit d'abord être expérimentée et analysée. Elle devrait préférentiellement viser des espèces non sensibles à *Dothistroma* sp afin de limiter les possibilités d'évolution de la population pathogène et d'éviter les risques de transfert de la maladie vers une autre essence.

Quant à l'idée d'introduire de nouvelles essences exotiques, nous nous bornerons ici à mentionner les travaux de Piotrowska et al. (2018) et de Mullett et al. (2017), qui démontrent le risque de réduire, plutôt que d'accroître, la résilience des écosystèmes indigènes par l'introduction concomitante de nouveaux pathogènes ou insectes en l'absence de contrôles stricts.

Bibliographie

Angelier A, Héois B, Philippe G, Baldet P, Plas G, Matz S, 2006. Evaluer les variétés forestières résineuses issues de vergers à graines : un outil commun ONF-Cemagref, les réseaux expérimentaux. *Rendez-Vous techniques*, 13, 9-18.

Anonyme, 1868. Chronique forestière. *Revue des eaux et forêts, Annales forestières* tome VII, Paris.

Aumonier T, 2002. La maladie des bandes rouges toujours en augmentation en 2001. Bilan de la santé des forêts, 2001, 58–60.

Balay D, 2016. Quels sont les déterminants pédoclimatiques de la vulnérabilité du pin laricio de Corse à la maladie des bandes rouges en régions Centre-Val Loire et Pays de la Loire ? Mémoire de M2, AgroParisTech, Nancy, 36p.

Barnes I, Kirisits T, Akulov A, Chhetri DB, Wingfield DB, Bulgakov TS, Wingfield MJ, 2008. New host and country records of the *Dothistroma* needle blight pathogens from Europe and Asia. *Forest Pathology*, 38, 178-195.

Barbéro M, Loisel R, Quézel P, Richardson DM et Romane F, 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In: Richardson DM (ed.) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 153–170.

Brown AV et Webber JF, 2008. Red band needle blight of conifers in Britain. Forestry Commission Research Note 002. Forestry Commission, Edinburgh.

Brown AV, Rose D et Webber JF, 2003. Red Band Needle Blight of Pine. Forestry Commission, Information Note, Edimburgh, UK, 6p.

Brown AV et Clayden H, 2012, Time for action – *Dothistroma* needle blight in Scotland. *Forestry Journal*.

Cheaib A, Badeau V, Boe J, Chuine I, Delire C, Dufrêne E, François C, Gritti ES, Legay M, Pagé C, Thuiller W, Viovy N, Leadley P, 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and qualification of uncertainty. *Ecology Letters*, 15, 533-544. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x

Dale AL, Lewis KJ, et Murray BW, 2011. Sexual reproduction and gene flow in the pine pathogen *Dothistroma septosporum* in British Columbia. *Phytopathology*, 101(1), 68–76.

Decourcelle T, Desprez-Loustau ML et Piou D, 2008. Transmission par les graines d'un parasite invasif : le cas de *Sphaeropsis sapinea*. Synthèse des résultats et perspectives. Rapport technique, INRA Bordeaux.

Desprez-Loustau ML, Robin C, Reynaud G, Déqué M, Badeau V, Piou D, ...Marçais B, 2007. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest-pathogenic fungi. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 29, 101-120.

Drenkhan R, Hantula J, Vuorinen M, Jankovský L et Müller MM, 2013. Genetic diversity of *Dothistroma septosporum* in Estonia, Finland and Czech Republic. *Eur J Plant Pathol*, 136, 71–85.

DSF, 2016. La maladie des bandes rouges sur pin Laricio, le point 2015-2016. Novembre 2016. 5p

Dubreuil, 1878. Catalogue des végétaux ligneux indigènes et exotiques existant sur le domaine forestier des Barres-Vilmorin. Paris, Imprimerie Nationale.

Dufour-Kowalski S, Courbaud B, Dreyfus P, Meredieu C, de Coligny F, 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, 69, 221-233.

Durand Y, Brun E, Mérindol L, Guyomarc'h G, Lesaffre B et Martin E, 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *A. of Glaciol*, 18, 65-71.

Durand R, 2016. Les Vilmorin et les introductions de végétaux ligneux. *La forêt privée*, 349, 51-58.

Durel CE, 1992. Reboisement de pins laricio. Bien choisir son matériel végétal. *Forêt Entreprise*, 83, 37-48.

EFSA Panel on Plant Health (PLH), 2013. Scientific Opinion on the risk to plant health posed by *Dothistroma septosporum* (Dorog.) M. Morelet (*Mycosphaerella pini* E. Rostrup, syn. *Scirrhia pini*) and *Dothistroma pini* Hulbary to the EU territory with the identification and evaluation of risk reduction options. *EFSA Journal*, 11(1), 173 p. www.efsa.europa.eu/efsajournal

Eckert AJ et Hall BD, 2006. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): phylogenetic tests of fossil-based hypotheses. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 40(1), 166-182. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.009>

EFSA Panel on Plant Health (PLH), 2013. Scientific Opinion on the risk to plant health posed by *Dothistroma septosporum* (Dorog.) M. Morelet (*Mycosphaerella pini* E. Rostrup, syn. *Scirrhia pini*) and *Dothistroma pini* Hulbary to the EU territory with the identification and evaluation of risk reduction options. *EFSA Journal*, 11(1), 173 pp, www.efsa.europa.eu/efsajournal.

Eldridge RH, Turner J et Lambert GJ, 1981. *Dothistroma* needle blight in a New South Wales *Pinus radiata* plantation in relation to soil types. *Australian Forestry*, 44, 42-45.

Elfving B, Ulvcróna KA et Egnell G, 2017. Biomass equations for lodgepole pine in northern Sweden. *Can. J. For. Res.*, 47, 89-96, [dx.doi.org/10.1139/cjfr-2016-0131](https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0131).

Evanno G, Regnaut S, Goudet J, 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611-2620.

Fabre B, Ioos R, Piou D et Marçais B, 2012. Is the emergence of pine *Dothistroma* needle blight in France caused by the cryptic species *Dothistroma pini*? *Phytopathology*, 102 (1), 47-54.

Fraser S, Brown AV et Woodward S, 2015a. Intraspecific variation in susceptibility to *Dothistroma* needle blight within native Scottish *Pinus sylvestris*. *Plant Pathology*, 64, 864-870.

Fraser S, Martín-García J, Perry A, Kabir MS, Owen T, Solla A, Brown AV, Bulman LS, Barnes I, Hale MD, Vasconcelos MW, Lewis KJ, Doğmuş-Lehtijarvi HT, Markovskaja S, Woodward S, Bradshaw RE, 2016. A review of *Pinaceae* resistance mechanisms against needle and shoot pathogens with a focus on the *Dothistroma-Pinus* interaction. *Forest Pathology*, 46(5), 453-471, <https://doi.org/10.1111/efp.12201>.

Gadgil PD et Holden G, 1976. Effect of light intensity on infection of *Pinus radiata* by *Dothistroma pini*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 8, 67-71.

- Gausсен H, Haywood VH et Chater AO, 1964. *Pinus*. In: Flora Europaea, Vol.1 (ed. Tutin TG), 32–35. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gégout JC, Coudun C, Bailly G, Jabiol B, 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 257-260. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2005\)016\[0257:EAFSDL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2005)016[0257:EAFSDL]2.0.CO;2).
- Gilbert JM, Chevalier R, Dumas Y, 1996. Autécologie du pin laricio de Corse dans le secteur ligérien. *Revue Forestière Française*, XLVIII-3, 201-216.
- Giovannelli G, 2017. Histoire évolutive et diversité adaptative du pin noir, *Pinus nigra* Arn., à l'échelle de son aire de répartition. PhD thesis, Université d'Aix-Marseille, France.
- Giovannelli G, Roig A, Spanu I, Vendramin GG, Fady B, 2017. A New Set of Nuclear Microsatellites for an Ecologically and Economically Important Conifer: the European Black Pine (*Pinus nigra* Arn.). *Plant Molecular Biology Reporter*, 35, 379–388.
- Isajev V, Fady B, Semerci H et Andonovski V, 2004. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European black pine (*Pinus nigra*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Kennedy SG, Yanchuk AD, Stackpole DJ, Jefferson PA, 2014. Incorporating non-key traits in selecting the *Pinus radiata* production population. *New Zealand J Forestry Science*, 44:12, <http://www.nzjforestryscience.com/content/44/1/12>
- Koltay A, 2007. Susceptibility of different clone groups of austrian pine to *Mycosphaerella pini* E. Rostrup and *Sphaeropsis sapinea* Dyko & Sutton. *Acta Silv. Lign. Hung., Spec. Edition*, 47-51.
- Kuhn E, Seynave I, 2017. Structuration écologique des réseaux du GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers. Rapport.
- Lambert MJ, 1986. Sulphur and nitrogen nutrition and their interactive effects on *Dothistroma* infection in *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Forest Research*, 16, 1055-1062.
- Lebourgeois F, 1995. Etude dendroécologique et écophysiological du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arnold ssp *Laricio* (Poiret) var *Corsicana*) en région Pays-de-la-Loire. Thèse, Université d'Orsay – Paris Sud. 209 p. + annexes.
- Lebourgeois F, Becker M, 1996. Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'Ouest de la France. Evolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Annals of Forest Science*, 53, 931-946.
- Lemaire J, Pigeon G, 2015. Aurelhy, ETPQ, Safran et Digitalis : des données climatiques spatialisées pour un diagnostic de qualité. *Forêt entreprise*, 220, 46-52.
- McDonald BA et Linde C, 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 40(1), 349–379.
- Meredieu C, 1998. Croissance et branchaison du pin laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp. *laricio* (Poiret) Maire) : Elaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois. Thèse, Université Claude Bernard - Lyon 1, 238 p. + annexes.

- Meredieu C et Perret S, 2012. Gis coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers, protocole d'installation et de mesures pour le pin laricio.
- Morelet M, 1967. Une maladie des pins, nouvelle pour la France, due à : *Scirrhia pini* Funk et Parker, et à son stade conidien : *Dothistroma pini* Hulbary. Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, 36, 361-67.
- Mullett MS, Brown AV et Barnes I, 2015. Population structure and reproductive mode of *Dothistroma septosporum* in the Brittany peninsula of France. Eur J Plant Pathol, 143(2), 261-275.
- Mullett MS, Tubby KV, Webber JF et Brown AV, 2016. A reconsideration of natural dispersal distances of the pine pathogen *Dothistroma septosporum*. Plant Pathology, 65(9), 1462-1472. <https://doi.org/10.1111/ppa.12522>
- Mullett MS, Brown AV, Fraser S, Baden R et Tubby KV, 2017. Insights into the pathways of spread and potential origins of *Dothistroma septosporum* in Britain. Fungal Ecology, 26, 85-98.
- Muukkonen P, 2007. Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. Eur J Forest Res, 126, 157–166, DOI 10.1007/s10342-007-0168-4.
- Nageleisen LM et Piou D, 2018. Evolution du paysage sylvo-sanitaire au cours des 30 dernières années. Rev. For. Fr., LXX(6), 279-594.
- Pardé J, Turpin P, 1959. Caractéristiques et production des peuplements de pins laricio du domaine des Barres. RFF (5), 376-391.
- Perry A, Wachowiak W, Brown AV, Ennos RA, Cottrell JE & Cavers S, 2016. Substantial heritable variation for susceptibility to *Dothistroma septosporum* within populations of native British Scots pine (*Pinus sylvestris*). Plant Pathol, 65, 987-996.
- Peterson GW et Walla JA, 1978. Development of *Dothistroma pini* upon and within needles of Austrian and ponderosa pines in eastern Nebraska. Phytopathology, 68 (10), 1422-1430.
- Piedallu C, Gégout JC, Bruand A, Seynave I, 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. Geoderma, 160 (3-4), 355-366. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.10.004>.
- Pierangelo A, Fady B, Matz S, Perret S, 2017. Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : pin laricio de Corse, pin laricio de Calabre. Ministère de l'Agriculture et de l'alimentation. Version 11/10/2017.
- Piotrowska MJ, Riddell C, Hoebe PN et Ennos RA, 2018. Planting exotic relatives has increased the threat posed by *Dothistroma septosporum* to the Caledonian pine populations of Scotland. Evolutionary Applications. 2018, 11:350–363.
- Piou D, Saintonge FX, Marçais B, 2015. Quel avenir pour le pin laricio face à la maladie des bandes rouges ? Forêt Entreprise, 224, 10-17.
- Portefaix C, 1989. Exploration de la variabilité génétique présente dans cinq peuplements naturel de pin laricio de Corse (*Pinus nigra* ssp. *laricio* var. *Corsicana* Loud.). Ann Sci For, 46(3), 217-232.

- Pourtet J, Turpin P, 1955. Quelques enseignements forestiers de l'arboretum des Barres. RFF, 4, 291-303.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959
- Quintana-Segui P, Le Moigne P, Durand Y, Martin E, Habets F, Baillon M, Canellas C, Franchisteguy L, Morel S, 2008. Analysis of Near-Surface Atmospheric Variables: Validation of the SAFRAN Analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 47, 92-107.
- Rodas CA, Wingfield MJ, Granados GM, Barnes I, 2016. *Dothistroma* needle blight: an emerging epidemic caused by *Dothistroma septosporum* in Colombia. *Plant Pathology*, 65 (1), 1-11.
- Roman-Amat B, 1984. Contribution à l'exploration et à la valorisation de la variabilité intraspécifique et individuelle du pin laricio de Corse, *Pinus nigra* Arn, ssp. *Laricio* var. *Corsicana* Loud. Thèse de doctorat, Paris-Sud Orsay.
- Roman-Amat B et Arbez M, 1985. Pins laricio de Corse et de Calabre : quelles provenances choisir ? Le point sur les expériences comparatives de l'INRA. RFF, 37(5), 377-388.
- Rubio-Moraga A, Candel-Perez D, Lucas-Borja ME, Tíscar PA, Viñegla B, Linares JC, Gómez-Gómez L et Ahrazem O, 2012. Genetic Diversity of *Pinus nigra* Arn. Populations in Southern Spain and Northern Morocco Revealed By Inter-Simple Sequence Repeat Profiles. *International Journal of Molecular Sciences*, 13, 5645–5658. DOI:10.3390/ijms13055645.
- Scotti-Saintagne C, Giovannelli G, Scotti I, Roig A, Spanu I, Vendramin G, Guibal F, Fady B, 2019. Recent, late-Pleistocene fragmentation shaped the phylogeographic structure of the European black pine (*Pinus nigra* Arnold). *Tree Genetics & Genomes*, 15, 76-. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1381-2>.
- Seynave I, Richter C, Perret S et Cecchini S, 2016. Gis coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers, protocole pour la caractérisation écologique des dispositifs et des placettes du GIS.
- Seynave I, Bailly A, Balandier P, Bontemps J, Cailly P, Cordonnier T, Deleuze C, Dhôte J F, Ginisty C, Lebourgeois F, Merzeau D, Paillassa E, Perret S, Richter C, Meredieu C, 2018. GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. *Annals of Forest Science*, 75:48, <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z>.
- Soubeyroux JM, Martin E, Franchisteguy L, Habets F, Noilhan J, Baillon M, Regimbeau F, Vidal JP, Le Moigne P, Morel S, 2008. Safran-Isba-Modcou (SIM) Un outil pour le suivi hydrométéorologique opérationnel et les études. *La Météorologie*, 63, 40-45, <https://doi.org/10.4267/2042/21890>.
- Watt MS, Kriticos DJ, Alcaraz S, Brown AV, Leriche A, 2009. The hosts potential geographic range of *Dothistroma* needle blight. *Forest Ecology and Management*, 257, 1505-1519.
- Watt MS, Palmer DJ, Bulman LS, 2011. Predicting the severity of *Dothistroma* on *Pinus radiata* under current climate in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 261, 1792-1798.

Welsh C, Lewis K, Woods A, 2009. The outbreak history of *Dothistroma* needle blight: an emerging forest disease in northwestern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2505-2519.

Welsh C, Lewis KJ, Woods AJ, 2014. Regional outbreak dynamics of *Dothistroma* needle blight linked to weather patterns in British Columbia, Canada. *J. For. Res.*, 44, 212-219.

Woods AJ, Coates D, Hamman A, 2005. Is an Unprecedented *Dothistroma* Needle Blight Epidemic Related to Climate Change? *Bioscience*, 55 (9), 761-769.

Xiao CW, Curiel Yuste J, Janssens IA, Roskams P, Nachtergale L, Carrara A, Sanchez BY et Ceulemans R, 2003. Above-and belowground biomass and net primary production in a 73-year-old Scots pine forest. *Tree Physiology*, 23, 505-516.

Annexes

Annexe 1 : Codification utilisée

% rouge Haut arbre : Proportion de coloration rouge anormale dans le houppier fonctionnel (en %)

% rouge Bas arbre : Proportion de coloration rouge anormale dans le bas du houppier (en %)

% rouge moy : Proportion de coloration rouge anormale moyenne pour l'ensemble du houppier (en %, moyenne des proportions du houppier fonctionnel et du bas du houppier)

Acc relatif : accroissement relatif en circonférence = rapport de l'accroissement en circonférence sur la circonférence initiale de la période considérée (en %)

acc en circ : accroissement annuel en circonférence (en cm/an)

age : Age total

BAI brut : Accroissement annuel brut en surface terrière (m²/ha/an)

BAI net : Accroissement annuel net en surface terrière (m²/ha/an)

Cdom : Circonférence dominante (en cm)

Circ : Circonférence à 1.30 m (en cm)

Cg : Circonférence quadratique moyenne (en cm)

C/N : Rapport carbone sur azote

Dbh : diamètre à 1.30 m (en cm)

Ddom : Diamètre dominant (en cm)

déficit foliaire : Proportion de déficit foliaire du houppier fonctionnel (en %)

drDdom : position sociale de l'arbre dans le peuplement, exprimée par le rapport du diamètre à 1.30 m de l'arbre sur le diamètre dominant du peuplement (de 0 à 1. Si des valeurs sont négatives, alors la variable utilisée a été centrée)

drDg : position sociale de l'arbre dans le peuplement, exprimée par le rapport du diamètre à 1.30 m de l'arbre sur le diamètre quadratique moyen du peuplement (de 0 à 1. Si des valeurs sont négatives, alors la variable utilisée a été centrée)

duree_episodPmm_ : Durée moyenne mensuelle ou saisonnière (en nombre de jours) des épisodes pluvieux (≥ 3 jours consécutifs avec des précipitations non nulles). Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

duree_episodPmm_10C_ : Durée moyenne mensuelle ou saisonnière des épisodes pluvieux sous contrainte de température (≥ 3 jours consécutifs avec des précipitations non nulles et une température > 10°C). D'autres seuils de températures sont testés : 7°, 16° et 18°C.

dureeMoy_episodSEC_ : Durée moyenne mensuelle ou saisonnière (en nombre de jours) des épisodes secs (≥ 3 jours consécutifs avec des précipitations nulles). Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

Epaisseur texture 1 : Epaisseur cumulée des horizons de surface de même texture que le premier horizon (en cm)

ETP_ : Evapotranspiration potentielle (formule de Penman-Monteith) (en mm). Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

freq_episodPmm_ : Nombre moyen mensuel ou saisonnier des épisodes pluvieux (≥ 3 jours consécutifs avec des précipitations non nulles). Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour

janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

freq_episodPmm_10C : Nombre moyen mensuel ou saisonnier des épisodes pluvieux sous contrainte de température (≥ 3 jours consécutifs avec des précipitations non nulles et une température $> 10^{\circ}\text{C}$). D'autres seuils de températures sont testés : 7° , 16° et 18°C .

G/ha : Surface terrière en m^2/ha

Hdom : Hauteur dominante en mètres

Hmoy de la strate arbustive : Hauteur moyenne de la végétation d'accompagnement dont la hauteur totale est comprise entre 2 et 8 m.

Hmoy de la strate arborée : Hauteur moyenne de végétation d'accompagnement de 8 m et plus

IDC : Indice de Dégâts cumulés de la maladie des bandes rouges (en %, méthode de calcul : p 80)

IDC3ans : Indice de Dégâts cumulés moyen sur 3 ans (en %)

Imperméabilité moyenne de l'environnement : Niveau moyen d'entrave à la circulation de l'air généré par l'environnement de la placette (en %, de 0 pour un horizon dégagé à 100 pour un environnement très imperméable)

Indice de fertilité : Hauteur dominante du peuplement à l'âge de référence de 30 ans compté à 1.30 m de hauteur

nb_Pmm_ : Nombre de jours de pluie mensuel ou saisonnier. Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

N/ha : Nombre de tiges par hectare

Nature dominante de l'environnement : Type dominant d'occupation du sol autour de la placette

Note 1 à Note 3 : Note rapide d'évaluation du niveau de dégâts de la maladie des bandes rouges dans le houppier notable, de 1 peu attaqué à 3 très attaqué. Utilisée dans une première phase prospective

Note moy. bande rouge : Moyenne (pour la population) des notes rapides d'évaluation du niveau de dégâts de la maladie des bandes rouges attribuées au niveau de l'individu

P1 à P12 : Précipitations mensuelles cumulées (en mm)

P2015 : printemps de l'année 2015

Pente : Pente de la placette (en %)

Pmm_ : Précipitations mensuelles ou saisonnières cumulées (en mm). Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

Proportion de zones ouvertes de l'environnement : Proportion de l'environnement de la placette classée en zone agricole

Proportion EG 50 cm : Proportion d'éléments grossiers sur l'horizon 0-50 cm de profondeur (en %)

Rang social relatif : classement des arbres dans l'ordre croissant des circonférences à 1.30 m rapporté au nombre total d'arbres du peuplement (en %)

Recouvrement de la strate arbustive : Projection au sol du feuillage de la végétation d'accompagnement dont la hauteur totale est comprise entre 2 et 8 m (en %).

Recouvrement de la strate arborée : Projection au sol du feuillage de la végétation d'accompagnement dont la hauteur totale est de 8m et plus.

Rou_ht : Proportion de coloration rouge anormale dans le houppier fonctionnel (en %)

RUM : Réserve utile maximale (calculée selon la méthode Almajou)

S % : facteur d'espacement de Hart-Becking (en %)

S/T : Taux de saturation en bases échangeables (en %)

Statut social ou statut social relatif : position social de l'arbre dans le peuplement, exprimée par le rapport de la dimension de l'arbre soit à la dimension moyenne du peuplement soit à la dimension dominante du peuplement

Taux de mortalité : Proportion des arbres morts (en %)

TM1 à TM12 : Température moyenne mensuelle ou saisonnière

Tmoy_ : Température moyenne mensuelle ou saisonnière. Les mois et années concernées sont codés avec le n° du mois sur 2 caractères suivi de l'année sur 4 caractères (par exemple 01_2014 pour janvier 2014). Les saisons concernées sont codées avec le n° du mois initial sur 2 caractères, suivi du n° du mois final sur 2 caractères, puis l'année sur 4 caractères (par exemple 0406_2014 pour avril à juin 2014).

VG : Verger à graines

Annexe 2 : Protocole classique de notation de la maladie des bandes rouges

Rappel méthodologique

Le projet DoLar utilise des dispositifs expérimentaux existants, dont le suivi repose sur l'individualisation des arbres. La définition des arbres échantillons et leur mode de sélection sont propres à chaque volet du projet et différent généralement du protocole appliqué en routine par le DSF.

La maladie des bandes rouges est évaluée ou suivie en appliquant au niveau arbre la méthodologie de notation élaborée par le DSF et présentée sous la forme d'un mémento (annexe 3).

Principes de la notation de la maladie des bandes rouges

Les notations de la maladie des bandes rouges sont réalisées sur chaque arbre de l'échantillon sélectionné par placette ou par dispositifs.

Les notations de la maladie des bandes rouges comprennent (pour les définitions, voir plus bas) :

- la hauteur de la base du houppier notable, mesurée en cm ;
- le déficit foliaire dans le houppier notable en pourcentage par classes de 5.
- La présence de branches mortes dans le houppier notable en pourcentage de volume par rapport au volume total du houppier par classes de 10 ;
- la coloration anormale codée ROUGTOT dans le houppier notable si elle est visible en pourcentage du volume des aiguilles présentes par classes de 10 ;
- la coloration anormale codée ROUGTOT hors houppier notable en pourcentage du volume des aiguilles présentes par classes de 10.
- Le diagnostic des autres problèmes sanitaires et leur sévérité (tableau A).

Le houppier notable est situé en pleine lumière. Il est peu affecté par les houppiers des arbres voisins, puisqu'ils sont peu en contact.

Pour la mesure de la base du houppier notable, on considère le feuillage, et non l'insertion au niveau du tronc des branches les plus basses contribuant au houppier notable.

Pour la coloration anormale hors houppier notable, la base du houppier total à prendre en compte correspond à la branche vivante la plus basse, c'est-à-dire comportant des aiguilles vertes, quelle que soit leur quantité.

La quantification de la coloration anormale prend en compte les aiguilles partiellement affectées et celles complètement affectées. La proportion notée correspond au pourcentage du volume des aiguilles présentes, et non du nombre des aiguilles présentes : par exemple, si 80% des aiguilles sont rouges à 50%, alors la proportion de coloration anormale vaut 40%. Par défaut, on admettra que ces symptômes sont produits par la maladie des bandes rouges.

Si d'autres causes sont identifiées, elles devront être signalées et être quantifiées à part (processionnaire du pin pour le déficit foliaire par exemple), en utilisant la grille de notation de sévérité établie par le DSF (Tableau A).

Tableau A : Grille de notation de la sévérité des autres problèmes sanitaires observables

| Classe | Intensité | Fréquence | Nombre | % indicatif |
|--------|-------------------|---------------------------------|-------------------------|-------------|
| 0 | absence ou traces | nulle à très faible | 0 à quelques rares | 0 à 5 |
| 1 | légère | faible | quelques à peu nombreux | 6 à 25 |
| 2 | assez forte | modérée | assez nombreux | 26 à 50 |
| 3 | forte | importante | nombreux | 51 à 75 |
| 3+ | très forte | très importante | très nombreux | 76 à 95 |
| 4 | total | toute la partie notée concernée | total | 96 à 100 |

Période d'observation :

Pour permettre des comparaisons entre les différents dispositifs, on réalise les notations entre mars et avril, en tout cas avant la mise en feuilles s'il y a un sous-étage feuillu.

Annexe 3 : Mémento terrain du DSF pour la notation de la maladie des bandes rouges (Pôle NO 03/03/15)

Mémento terrain : maladie des bandes rouges sur placette

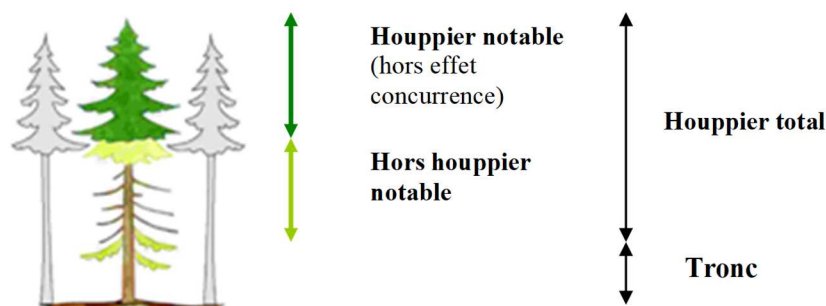
La placette

30 arbres d'avenir (diam > 10cm) numérotés à la peinture avec repère à 1m30 pour suivi des circonférences tous les 3 ans

Installation pour mini 6 ans = attention aux exploitations, pas de remplacement d'arbres

Décrire l'état sanitaire du houppier notable

Noter les branches mortes (classes 10) et le déficit foliaire (classes 5) selon les années d'aiguille. Indiquer les autres problèmes sanitaires et leur sévérité.



Evaluer le niveau de rougissement du houppier

A noter dans le houppier notable + hors houppier notable

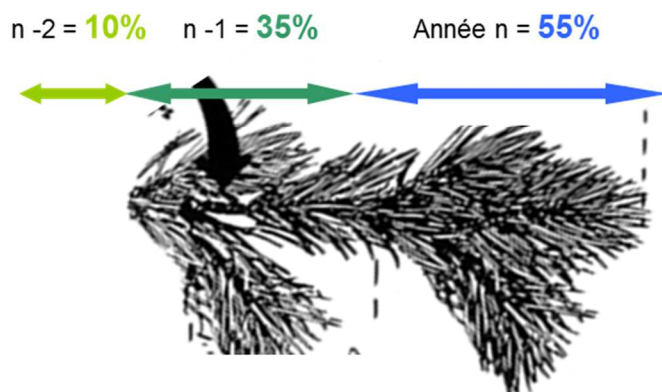


30% de l'aiguille rouge = ROUGTOT = 30%
Ne pas utiliser ROUGPAR

Note ROUGTOT = surface foliaire des aiguilles présentes rouge (classes 10)

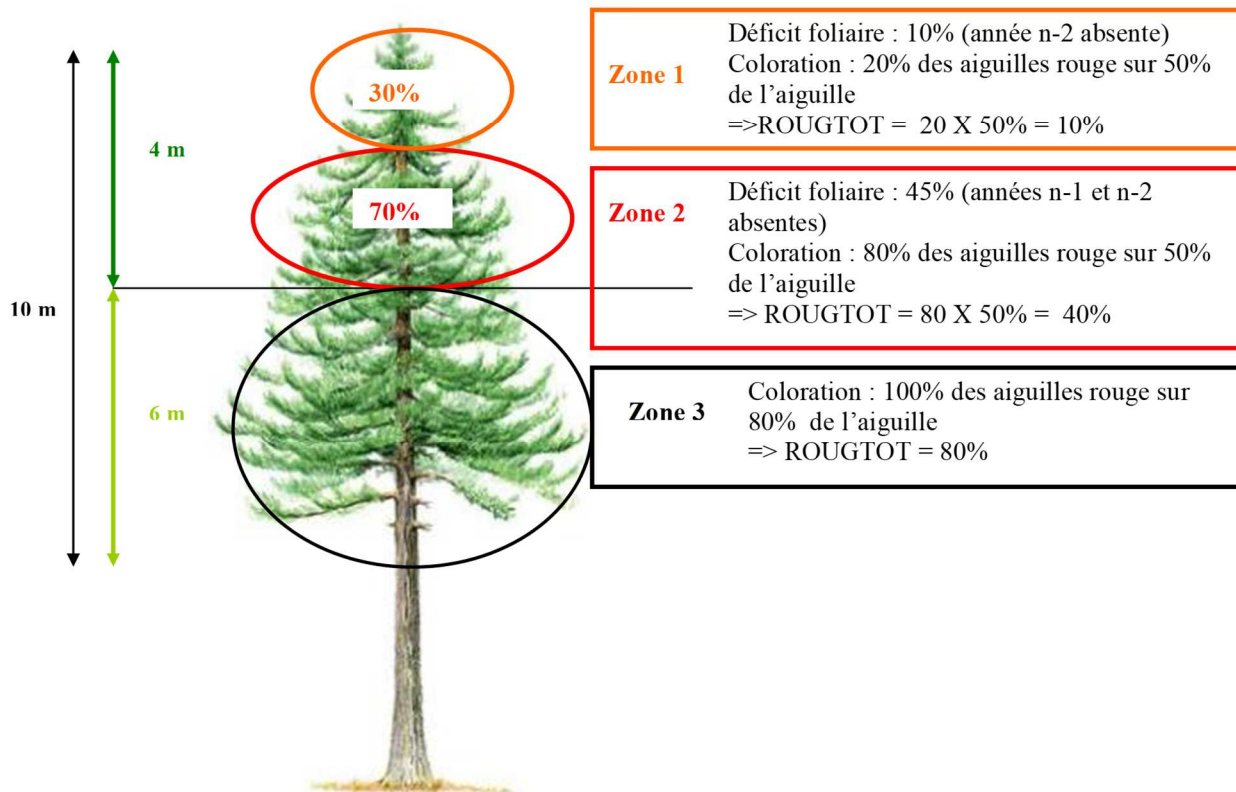
Description de l'arbre de référence

| Houppier | Feuillage |
|--|--|
| Forme pyramidale très dense Tronc visible sur l'ensemble du houppier 1/3 supérieur : ramification principale invisible | 3 années d'aiguilles (Longueur > 8 cm) |



Description d'un arbre étalon

La description complète d'un arbre de la placette permet de se calibrer (idem arbre étalon sur réseau systématique)



Déficit foliaire :

10% des aiguilles manquantes sur 30% du houppier notable + 45% des aiguilles manquantes sur 70% du houppier notable = $10 \times 30\% + 45 \times 70\% = 34,5\% \Rightarrow 35\%$

Coloration anormale :

Dans houppier notable : $ROUGTOT \text{ zone 1} \times 30\% + ROUGTOT \text{ zone 2} \times 70\% = 10 \times 30\% + 40 \times 70\% = 28\% \Rightarrow 30\%$

Hors houppier notable : ROUGTOT = 80%

| Arbres | CIRCONF A 1,30M EN CM | Hauteur du houppier total en mètres | Proportion de houppier notable par rapport au houppier total (4) | Déficit foliaire (5) | Branches mortes dans le houppier notable (6) | Coloration anormale dans le houppier notable (7) | Coloration anormale hors houppier notable (8) | Autres problèmes | Sévérité |
|--------|-----------------------|-------------------------------------|--|----------------------|--|--|---|------------------|----------|
| 1 | 35 | 10 | 40% | 35% | 10% | 30% | 80% | | |
| 2 | | | | | | | | | |

Annexe 4 : Protocole de notation de la maladie des bandes rouges utilisé dans le verger à graines de pin laricio de Calabre de Sivens en 2017.

Grille de notation du déficit foliaire, dans la partie fonctionnelle du houppier

| Note | Description générale | % indicatif | Description des pousses annuelles | |
|------|---------------------------------|-------------|--|--|
| | | | Année n-2 et n-1 | Année n |
| 0 | Pas de déficit foliaire | 0 à 5 % | Année n-2 quasi complète, année n-1 complète | complète |
| 1 | Très faible déficit foliaire |]5 – 10%] | Année n-2 absente année n-1 présente | complète |
| 2 | Déficit foliaire faible |]10 – 25%[| Année n-1 partiellement absente | quasiment normale |
| 3 | Déficit foliaire modéré |]25 – 50%[| Année n-1 partiellement à presque totalement absente | quasiment normale |
| 4 | Déficit foliaire important |]50 – 75%[| absentes | Pousses terminales moyennes à normales Taille des pousses latérales plus ou moins affectée Taille des aiguilles affectée |
| 5 | Déficit foliaire très important |]75 – 90%[| absentes | Pousses terminales courtes Pousses latérales courtes Taille des Aiguilles affectée |
| 6 | Déficit foliaire quasi total |]90 – 100%] | absentes | Pousses terminales et latérales très courtes, aiguilles rares et courtes |

Cette notation est très proche de la notation utilisée par le DSF pour les autres problèmes sanitaires que la DNB.

Grille de notation de la coloration rouge anormale

Utilisée pour la notation dans la partie fonctionnelle du houppier, et dans le bas du houppier.

| Note | Description générale | % indicatif |
|------|----------------------------------|-------------|
| 0 | Pas de coloration rouge anormale | 0 |
| 1 | Très faible | < 10% |
| 2 | Coloration rouge faible |]10 – 25%[|
| 3 | Coloration rouge moyenne |]25 – 50%[|
| 4 | Coloration rouge importante |]50 – 75%[|
| 5 | Coloration rouge très importante |]75 – 90%[|
| 6 | Coloration rouge quasi totale |]90 – 100%] |

Calcul d'un Indice de Dégâts Cumulés (IDC)

Un indice de dégâts cumulés (IDC), associant le déficit foliaire et la proportion de coloration rouge dans la partie fonctionnelle de l'arbre, est calculé selon le même principe qu'avec les données obtenues en appliquant le protocole du DSF, mais en utilisant les valeurs médianes des gammes de dégâts correspondant à la note appliquée :

$$IDC = defol + \frac{colrou}{100} \times (100 - defol)$$

Avec *defol*, la valeur médiane de la gamme de proportions de déficit foliaire correspondant à la note et *colrou*, la valeur médiane de la gamme de proportions de coloration rouge correspondant à la note, et exprimés en % dans le houppier fonctionnel.

Annexe 5 : Analyse de la structuration génétique du verger à graines de clones de pin laricio de Calabre de Sivens.

Des aiguilles des 95 clones encore présents dans le verger de Sivens ont été récoltées en mars 2019 par Irstea. Les échantillons identifiés ont été transmis pour analyse génétique à l'INRA d'Avignon.

Annexe 5.1. Données brutes issues du génotypage des 95 clones du verger de Sivens

| Name | PHA_4783 | PHA_4783_2 | PHA_6062 | PHA_6062_2 | pn1403 | pn1403_2 | pn2153 | pn2153_2 | pn2246 | pn2246_2 | pn4379 | pn4379_2 | pn6175 | pn6175_2 | pn6266 | pn6266_2 | pn6360 | pn6360_2 | pn7754 | pn7754_2 | pn8747 | pn8747_2 | PtTX3107 | PtTX3107_2 | PtTX4001 | PtTX4001_2 |
|------|----------|------------|----------|------------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|----------|------------|----------|------------|
| 378 | 475 | 475 | 454 | 454 | 322 | 328 | 307 | 310 | 364 | 364 | 418 | 418 | 216 | 224 | 301 | 311 | 324 | 326 | 104 | 120 | 280 | 282 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 379 | 475 | 475 | 457 | 460 | 324 | 326 | 308 | 309 | 392 | 394 | 406 | 410 | 216 | 216 | 315 | 315 | 296 | 296 | 110 | 120 | 282 | 284 | 157 | 163 | 200 | 209 |
| 380 | 475 | 475 | -9 | -9 | 310 | 320 | 309 | 310 | 372 | 376 | 418 | 418 | 224 | 224 | -9 | -9 | 318 | 324 | 108 | 120 | -9 | -9 | -9 | -9 | -9 | -9 |
| 382 | 475 | 475 | 448 | 457 | 326 | 326 | 310 | 310 | 370 | 418 | 404 | 410 | 202 | 202 | 301 | 307 | 296 | 324 | 110 | 118 | 280 | 286 | 157 | 157 | 209 | 209 |
| 383 | 472 | 475 | 454 | 454 | 318 | 332 | 309 | 310 | 362 | 362 | 404 | 404 | 216 | 216 | 301 | 311 | 296 | 324 | 104 | 104 | 280 | 282 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 384 | 475 | 475 | 439 | 454 | 310 | 316 | 310 | 310 | 362 | 362 | 410 | 410 | 224 | 224 | 315 | 327 | 292 | 318 | 108 | 110 | 280 | 286 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 386 | 472 | 472 | 454 | 457 | 316 | 330 | 310 | 310 | 364 | 400 | 410 | 410 | 202 | 238 | 301 | 315 | 308 | 320 | 114 | 126 | 278 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 387 | 472 | 475 | 457 | 460 | 318 | 322 | 310 | 310 | 352 | 352 | 404 | 408 | 202 | 202 | 311 | 311 | 292 | 314 | 108 | 118 | 284 | 286 | 160 | 160 | 201 | 205 |
| 390 | 472 | 475 | 454 | 466 | 318 | 328 | 310 | 314 | 366 | 378 | 410 | 424 | 200 | 214 | 313 | 317 | 292 | 314 | 108 | 118 | 278 | 280 | 157 | 160 | 209 | 209 |
| 392 | 475 | 475 | 454 | 460 | 310 | 316 | 310 | 310 | 358 | 362 | 406 | 406 | 210 | 212 | 315 | 315 | 316 | 322 | 104 | 112 | 278 | 278 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 394 | 475 | 475 | 454 | 460 | 310 | 316 | 310 | 310 | 358 | 362 | 406 | 406 | 210 | 212 | 315 | 315 | 316 | 322 | 104 | 112 | 278 | 278 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 397 | 475 | 475 | 439 | 454 | 314 | 322 | 309 | 310 | 362 | 362 | 418 | 424 | 214 | 216 | 313 | 315 | 292 | 326 | 104 | 112 | 278 | 278 | 160 | 160 | 201 | 209 |
| 398 | 472 | 475 | 454 | 457 | 312 | 322 | 310 | 310 | 380 | 414 | 410 | 410 | 210 | 216 | 315 | 315 | 292 | 324 | 108 | 110 | 278 | 284 | 160 | 163 | 209 | 209 |
| 402 | 472 | 475 | 448 | 454 | 310 | 318 | 309 | 310 | 364 | 394 | 404 | 412 | 210 | 216 | 301 | 315 | 296 | 326 | 110 | 116 | 282 | 288 | 160 | 160 | 201 | 209 |
| 403 | 475 | 475 | 439 | 454 | 324 | 328 | 309 | 310 | 362 | 364 | 404 | 420 | 224 | 224 | 315 | 315 | 296 | 296 | 98 | 122 | 278 | 290 | 160 | 163 | 200 | 200 |
| 404 | 475 | 475 | 439 | 454 | 318 | 326 | 310 | 314 | 366 | 372 | 410 | 418 | 196 | 220 | 305 | 315 | 318 | 322 | 108 | 110 | 278 | 284 | 160 | 163 | 209 | 209 |
| 406 | 475 | 475 | 454 | 454 | 320 | 326 | 310 | 310 | 372 | 372 | 442 | 442 | 202 | 204 | 311 | 317 | 292 | 314 | 104 | 104 | 278 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |

| Name | PHA_4783 | PHA_4783_2 | PHA_6062 | PHA_6062_2 | pn1403 | pn1403_2 | pn2153 | pn2153_2 | pn2246 | pn2246_2 | pn4379 | pn4379_2 | pn6175 | pn6175_2 | pn6266 | pn6266_2 | pn6360 | pn6360_2 | pn7754 | pn7754_2 | pn8747 | pn8747_2 | PtTX3107 | PtTX3107_2 | PtTX4001 | PtTX4001_2 |
|------|----------|------------|----------|------------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|----------|------------|----------|------------|
| 407 | 475 | 475 | 457 | 466 | 324 | 324 | 309 | 310 | 364 | 372 | 406 | 418 | 202 | 210 | 311 | 315 | 296 | 296 | 104 | 126 | 280 | 288 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 408 | 472 | 475 | 454 | 454 | 312 | 322 | 309 | 310 | -9 | -9 | 410 | 424 | 204 | 256 | 315 | 315 | 296 | 296 | 110 | 130 | 280 | 286 | 157 | 160 | 209 | 209 |
| 409 | 472 | 475 | 448 | 454 | 322 | 324 | 309 | 310 | 368 | 368 | 404 | 404 | 216 | 216 | 315 | 315 | 296 | 322 | 98 | 118 | 282 | 286 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 410 | 475 | 475 | 439 | 454 | 310 | 310 | 310 | 310 | 394 | 424 | 404 | 406 | 204 | 216 | 315 | 315 | 316 | 322 | 124 | 128 | 278 | 282 | 157 | 160 | 201 | 201 |
| 411 | 475 | 475 | 454 | 460 | 322 | 328 | 310 | 314 | 362 | 366 | 422 | 424 | 216 | 224 | 301 | 315 | 296 | 316 | 104 | 108 | 278 | 280 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 413 | 469 | 475 | 454 | 460 | 316 | 326 | 310 | 314 | 364 | 370 | 424 | 438 | 204 | 224 | 315 | 317 | 292 | 294 | 104 | 104 | 278 | 286 | 163 | 163 | 200 | 207 |
| 415 | 472 | 472 | 454 | 457 | 310 | 318 | 306 | 310 | 386 | 390 | 412 | 424 | 202 | 208 | 301 | 301 | 296 | 314 | 104 | 110 | 280 | 286 | 157 | 157 | 209 | 209 |
| 416 | 475 | 475 | 448 | 457 | 322 | 322 | 309 | 310 | 362 | 390 | 400 | 424 | 206 | 208 | 315 | 319 | 314 | 324 | 104 | 112 | 278 | 278 | 157 | 160 | 207 | 207 |
| 417 | 472 | 475 | 454 | 460 | 326 | 326 | 310 | 310 | 368 | 374 | 406 | 410 | 216 | 216 | 315 | 315 | 292 | 296 | 104 | 110 | 278 | 292 | 151 | 160 | 205 | 207 |
| 420 | 475 | 475 | 448 | 454 | 310 | 310 | 309 | 310 | 360 | 362 | 404 | 412 | 210 | 216 | 315 | 315 | 296 | 316 | 104 | 128 | 282 | 288 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 421 | 475 | 475 | 454 | 454 | 310 | 328 | 310 | 310 | 372 | 392 | 404 | 410 | 202 | 222 | 315 | 319 | 296 | 312 | 114 | 126 | 278 | 278 | 160 | 160 | 205 | 207 |
| 422 | 475 | 475 | 454 | 463 | 310 | 328 | 310 | 310 | 362 | 372 | 410 | 418 | 212 | 236 | 301 | 315 | 296 | 296 | 112 | 126 | 278 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 425 | 472 | 475 | 439 | 460 | 320 | 322 | 310 | 310 | 360 | 368 | 404 | 404 | 216 | 226 | 311 | 313 | 292 | 296 | 108 | 108 | 278 | 286 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 426 | 472 | 475 | 454 | 454 | 320 | 324 | 306 | 310 | 374 | 388 | 404 | 410 | 224 | 224 | 315 | 315 | 256 | 296 | 104 | 110 | 286 | 286 | 160 | 160 | 201 | 209 |
| 427 | 475 | 475 | 448 | 454 | 310 | 322 | 310 | 314 | 360 | 360 | 404 | 412 | 202 | 210 | 301 | 307 | 296 | 296 | 110 | 110 | 280 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 429 | 472 | 475 | 439 | 454 | 316 | 328 | 309 | 309 | 350 | 350 | 418 | 418 | 220 | 224 | 313 | 315 | 296 | 324 | 104 | 104 | 278 | 280 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 430 | 472 | 475 | 454 | 454 | 324 | 324 | 310 | 310 | 372 | 372 | 404 | 404 | 224 | 236 | 313 | 315 | 296 | 316 | 104 | 114 | 284 | 286 | 160 | 160 | 207 | 207 |
| 431 | 472 | 475 | 448 | 454 | 322 | 324 | 310 | 310 | 362 | 382 | 418 | 418 | 224 | 224 | 301 | 315 | 292 | 310 | 108 | 114 | 278 | 288 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 433 | 475 | 475 | 439 | 454 | 322 | 332 | 310 | 310 | 360 | 366 | 412 | 422 | 216 | 238 | 301 | 311 | 296 | 324 | 104 | 110 | 280 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 434 | 475 | 475 | 448 | 457 | 322 | 322 | 309 | 310 | 362 | 390 | 424 | 424 | 206 | 208 | 315 | 319 | 314 | 324 | 104 | 112 | 278 | 278 | 157 | 160 | 207 | 207 |
| 435 | 475 | 475 | 439 | 454 | 324 | 330 | 310 | 310 | 374 | 390 | 404 | 420 | 202 | 224 | 315 | 315 | 256 | 322 | 110 | 116 | 286 | 286 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 436 | 475 | 475 | 454 | 457 | 310 | 328 | 308 | 310 | 368 | 368 | 404 | 410 | 216 | 226 | 315 | 319 | 292 | 296 | 110 | 112 | 282 | 286 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 437 | 472 | 475 | 454 | 454 | 310 | 324 | 309 | 310 | 364 | 366 | 412 | 418 | 194 | 202 | 315 | 315 | 296 | 316 | 108 | 108 | 278 | 288 | 160 | 160 | 200 | 209 |

| Name | PHA_4783 | PHA_4783_2 | PHA_6062 | PHA_6062_2 | pn1403 | pn1403_2 | pn2153 | pn2153_2 | pn2246 | pn2246_2 | pn4379 | pn4379_2 | pn6175 | pn6175_2 | pn6266 | pn6266_2 | pn6360 | pn6360_2 | pn7754 | pn7754_2 | pn8747 | pn8747_2 | PtTX3107 | PtTX3107_2 | PtTX4001 | PtTX4001_2 |
|------|----------|------------|----------|------------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|----------|------------|----------|------------|
| 439 | 475 | 475 | 454 | 454 | 326 | 328 | 310 | 310 | 372 | 384 | 404 | 410 | 202 | 216 | 315 | 317 | 324 | 324 | 118 | 120 | 278 | 284 | 157 | 157 | 201 | 207 |
| 443 | 472 | 475 | 439 | 454 | 310 | 324 | 309 | 310 | 368 | 400 | 404 | 410 | 200 | 212 | 301 | 315 | 296 | 308 | 112 | 114 | 284 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 444 | 475 | 475 | 454 | 454 | 324 | 326 | 310 | 310 | 362 | 364 | 410 | 410 | 224 | 242 | 305 | 315 | 294 | 326 | 114 | 120 | 280 | 282 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 445 | 475 | 475 | 457 | 457 | 310 | 324 | 308 | 310 | 360 | 380 | 410 | 410 | 216 | 224 | 315 | 315 | 296 | 296 | 112 | 126 | 280 | 288 | 151 | 151 | 209 | 209 |
| 446 | 475 | 475 | 454 | 454 | 324 | 324 | 310 | 310 | 362 | 362 | 404 | 410 | 198 | 198 | 313 | 315 | 314 | 318 | 108 | 110 | 284 | 286 | 157 | 160 | 197 | 209 |
| 447 | 472 | 472 | 439 | 454 | 322 | 324 | 308 | 310 | 370 | 370 | 418 | 428 | 194 | 194 | 307 | 311 | 296 | 296 | 104 | 110 | 280 | 280 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 449 | 472 | 475 | 439 | 454 | 316 | 328 | 309 | 309 | 350 | 376 | 418 | 418 | 220 | 224 | 313 | 315 | 296 | 324 | 104 | 104 | 278 | 280 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 450 | 472 | 475 | 439 | 454 | 310 | 322 | 309 | 310 | 366 | 366 | 418 | 424 | 214 | 216 | 315 | 315 | 294 | 316 | 116 | 126 | 278 | 286 | 157 | 160 | 201 | 207 |
| 451 | 475 | 475 | 448 | 454 | 322 | 322 | 310 | 310 | -9 | -9 | 416 | 422 | 216 | 238 | 301 | 311 | 314 | 324 | 104 | 110 | 280 | 282 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 452 | 475 | 475 | 454 | 460 | 326 | 328 | 310 | 310 | 362 | 362 | 404 | 404 | 202 | 216 | 315 | 317 | 292 | 300 | 104 | 130 | 280 | 286 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 453 | 475 | 475 | 457 | 457 | 324 | 326 | 308 | 310 | 358 | 372 | 410 | 410 | 216 | 222 | 315 | 319 | 292 | 296 | 112 | 126 | 288 | 288 | 151 | 157 | 209 | 209 |
| 454 | 472 | 475 | 454 | 460 | 310 | 312 | 310 | 310 | 372 | 372 | 404 | 404 | 212 | 228 | 315 | 315 | 316 | 318 | 104 | 122 | 278 | 278 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 455 | 475 | 475 | 454 | 496 | 324 | 324 | 310 | 314 | 362 | 374 | 410 | 410 | 194 | 224 | 313 | 315 | 292 | 324 | 112 | 120 | 284 | 288 | 160 | 160 | 205 | 209 |
| 457 | 475 | 475 | 448 | 457 | 310 | 320 | 306 | 310 | 362 | 372 | 418 | 422 | 206 | 206 | 315 | 315 | 296 | 318 | 102 | 114 | 280 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 458 | 475 | 475 | 454 | 457 | 326 | 326 | 310 | 310 | 352 | 368 | 410 | 410 | 216 | 234 | 311 | 313 | 296 | 314 | 104 | 110 | 278 | 292 | 157 | 160 | 207 | 207 |
| 459 | 475 | 475 | 454 | 454 | 322 | 328 | 308 | 310 | 364 | 384 | 418 | 418 | 202 | 202 | 301 | 307 | 314 | 326 | 104 | 104 | 278 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 460 | 475 | 475 | 448 | 448 | 310 | 322 | 308 | 310 | 360 | 362 | 406 | 406 | 204 | 238 | 315 | 317 | 308 | 322 | 110 | 120 | 272 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 461 | 475 | 475 | 448 | 454 | 310 | 310 | 300 | 314 | 360 | 372 | 410 | 418 | 220 | 220 | 313 | 315 | 318 | 324 | 108 | 110 | 278 | 284 | 163 | 163 | 207 | 209 |
| 462 | 475 | 475 | 454 | 454 | 322 | 328 | 308 | 310 | 364 | 384 | 418 | 418 | 216 | 224 | 301 | 311 | 324 | 326 | 104 | 120 | 280 | 282 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 464 | 472 | 475 | 442 | 448 | 326 | 326 | 310 | 310 | 370 | 370 | 404 | 404 | 202 | 202 | 301 | 307 | 296 | 324 | 108 | 110 | 278 | 280 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 465 | 475 | 475 | 439 | 457 | 310 | 326 | 310 | 310 | 358 | 362 | 410 | 424 | 210 | 212 | 301 | 315 | 292 | 292 | 104 | 108 | 278 | 286 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 467 | 475 | 475 | 454 | 454 | 310 | 310 | 310 | 310 | 374 | 416 | 410 | 410 | 210 | 220 | 315 | 315 | 314 | 316 | 104 | 110 | 274 | 278 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 469 | 475 | 475 | 454 | 454 | 324 | 326 | 310 | 310 | 364 | 366 | 424 | 428 | 214 | 224 | 315 | 315 | 294 | 296 | 98 | 120 | 280 | 280 | 160 | 160 | 207 | 207 |

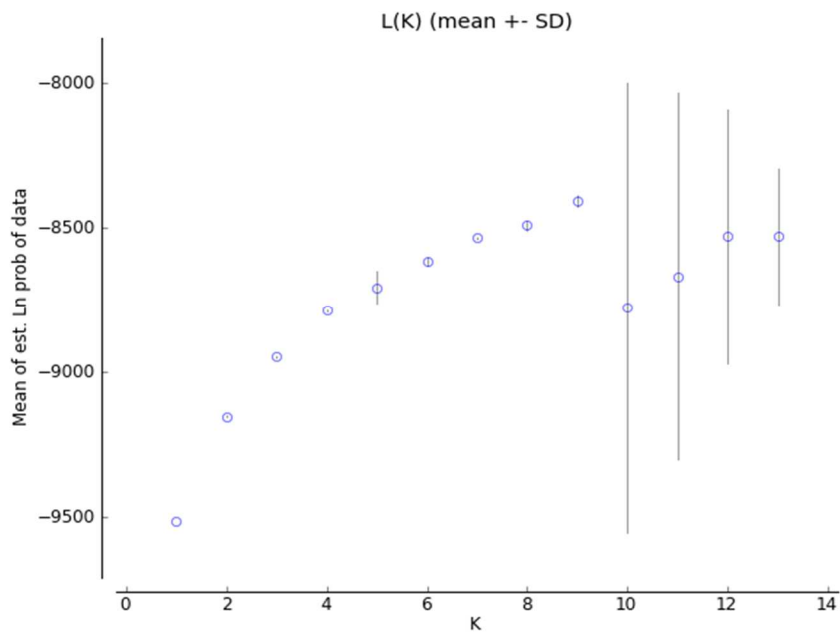
| Name | PHA_4783 | PHA_4783_2 | PHA_6062 | PHA_6062_2 | pn1403 | pn1403_2 | pn2153 | pn2153_2 | pn2246 | pn2246_2 | pn4379 | pn4379_2 | pn6175 | pn6175_2 | pn6266 | pn6266_2 | pn6360 | pn6360_2 | pn7754 | pn7754_2 | pn8747 | pn8747_2 | PtTX3107 | PtTX3107_2 | PtTX4001 | PtTX4001_2 |
|------|----------|------------|----------|------------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|----------|------------|----------|------------|
| 470 | 475 | 475 | 454 | 454 | 324 | 328 | 310 | 314 | 382 | 382 | 418 | 424 | 202 | 202 | 315 | 317 | 292 | 324 | 108 | 110 | 278 | 284 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 471 | 475 | 475 | 454 | 454 | 310 | 326 | 309 | 314 | 368 | 426 | 416 | 440 | -9 | -9 | 311 | 317 | 296 | 314 | 108 | 120 | 280 | 286 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 473 | 475 | 475 | 454 | 466 | 310 | 324 | 310 | 310 | 362 | 374 | 404 | 412 | 212 | 234 | 315 | 315 | 300 | 314 | 98 | 120 | 272 | 290 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 474 | 475 | 475 | 454 | 463 | 310 | 328 | 310 | 310 | 362 | 372 | 410 | 418 | 212 | 238 | 301 | 315 | 296 | 296 | 112 | 126 | 278 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 476 | 472 | 475 | 454 | 454 | 310 | 324 | 309 | 310 | 364 | 366 | 412 | 418 | 194 | 202 | 315 | 315 | 296 | 316 | 108 | 108 | 278 | 288 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 477 | 472 | 475 | 454 | 454 | 310 | 316 | 309 | 314 | -9 | -9 | 424 | 436 | 202 | 206 | 301 | 315 | 296 | 318 | 108 | 110 | 278 | 284 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 478 | 475 | 475 | 454 | 466 | 324 | 326 | 306 | 310 | 360 | 414 | 410 | 418 | 222 | 222 | 301 | 315 | 324 | 324 | 110 | 120 | 280 | 288 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 480 | 475 | 475 | 454 | 466 | 324 | 326 | 306 | 310 | 380 | 414 | 410 | 418 | 222 | 222 | 301 | 315 | 324 | 324 | 110 | 120 | 280 | 288 | 157 | 160 | 201 | 209 |
| 481 | 475 | 475 | 439 | 457 | 314 | 322 | 310 | 310 | 374 | 374 | 418 | 420 | 202 | 222 | 301 | 315 | 314 | 324 | 110 | 110 | 278 | 280 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 483 | 475 | 475 | 454 | 457 | 310 | 324 | 309 | 310 | 364 | 364 | 424 | 424 | 224 | 224 | 315 | 315 | 296 | 296 | 98 | 122 | 278 | 290 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 487 | 475 | 475 | 448 | 454 | 316 | 322 | 310 | 310 | 360 | 396 | 420 | 426 | 224 | 238 | 307 | 315 | 300 | 320 | 104 | 126 | 278 | 278 | 160 | 169 | 209 | 209 |
| 488 | 472 | 475 | 454 | 466 | 318 | 320 | 314 | 314 | 374 | 386 | 410 | 424 | 200 | 200 | 301 | 307 | 292 | 296 | 108 | 124 | 278 | 288 | 157 | 160 | 201 | 207 |
| 490 | 472 | 472 | 454 | 457 | 310 | 318 | 306 | 310 | 386 | 390 | 412 | 424 | 202 | 208 | 301 | 301 | 296 | 314 | 104 | 110 | 280 | 286 | 157 | 157 | 209 | 209 |
| 492 | 475 | 475 | 454 | 454 | 318 | 326 | 310 | 314 | 366 | 370 | 404 | 410 | 216 | 240 | 301 | 307 | 296 | 318 | 110 | 112 | 280 | 286 | 157 | 160 | 207 | 209 |
| 496 | 475 | 475 | 448 | 457 | 326 | 326 | 310 | 310 | 370 | 370 | 404 | 410 | 202 | 202 | 301 | 307 | 296 | 324 | 110 | 118 | 280 | 286 | 157 | 157 | 209 | 209 |
| 499 | 475 | 475 | 448 | 454 | 312 | 326 | 310 | 310 | 362 | 390 | 404 | 406 | 238 | 238 | 311 | 313 | 314 | 316 | 110 | 130 | 284 | 286 | 157 | 160 | 209 | 209 |
| 503 | 475 | 475 | 439 | 448 | 324 | 328 | 308 | 310 | 364 | 370 | -9 | -9 | 194 | 224 | 307 | 315 | 296 | 314 | 98 | 110 | 280 | 290 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 507 | 475 | 475 | 454 | 454 | 314 | 330 | 308 | 310 | 384 | 384 | 418 | 428 | 202 | 202 | 301 | 315 | 316 | 326 | 120 | 128 | 278 | 280 | 157 | 160 | 207 | 209 |
| 511 | 472 | 472 | 442 | 457 | 318 | 326 | 310 | 310 | 364 | 372 | 422 | 426 | 202 | 224 | 301 | 317 | 314 | 316 | 104 | 108 | 278 | 278 | 157 | 160 | 209 | 209 |
| 515 | 475 | 475 | 448 | 454 | 310 | 322 | 310 | 314 | 360 | 360 | 404 | 412 | 202 | 210 | 301 | 307 | 296 | 296 | 110 | 110 | 280 | 282 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 518 | 472 | 475 | 439 | 454 | 310 | 326 | 310 | 310 | -9 | -9 | 410 | 418 | 234 | 244 | 311 | 315 | 314 | 324 | 108 | 120 | 286 | 288 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 519 | 472 | 475 | 448 | 454 | 310 | 324 | 310 | 314 | 362 | 384 | 404 | 418 | 216 | 224 | 311 | 315 | 296 | 324 | 108 | 116 | 286 | 292 | 160 | 160 | 201 | 207 |
| 523 | 475 | 475 | 448 | 448 | 310 | 310 | 310 | 310 | -9 | -9 | 404 | 418 | 220 | 234 | 301 | 311 | 292 | 314 | 108 | 110 | 280 | 286 | 160 | 160 | 205 | 209 |

| Name | PHA_4783 | PHA_4783_2 | PHA_6062 | PHA_6062_2 | pn1403 | pn1403_2 | pn2153 | pn2153_2 | pn2246 | pn2246_2 | pn4379 | pn4379_2 | pn6175 | pn6175_2 | pn6266 | pn6266_2 | pn6360 | pn6360_2 | pn7754 | pn7754_2 | pn8747 | pn8747_2 | PtTX3107 | PtTX3107_2 | PtTX4001 | PtTX4001_2 |
|------|----------|------------|----------|------------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|----------|----------|------------|----------|------------|
| 526 | 472 | 475 | 454 | 454 | 310 | 324 | 310 | 314 | 370 | 370 | 404 | 404 | 202 | 224 | 307 | 315 | 296 | 296 | 98 | 110 | 280 | 290 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 529 | 472 | 472 | 454 | 454 | 322 | 330 | 310 | 310 | 368 | 410 | 404 | 424 | 216 | 256 | 317 | 317 | 296 | 322 | 110 | 132 | 272 | 274 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 531 | 475 | 475 | 454 | 463 | 316 | 324 | 309 | 310 | 378 | 404 | 426 | 438 | 228 | 230 | 315 | 317 | 296 | 316 | 120 | 122 | 278 | 280 | 160 | 160 | 201 | 205 |
| 532 | 472 | 475 | 439 | 454 | 310 | 322 | 310 | 310 | 370 | 382 | 406 | 424 | 234 | 234 | 315 | 315 | 296 | 322 | 110 | 126 | 278 | 282 | 160 | 160 | 207 | 209 |
| 533 | 475 | 475 | 448 | 454 | 310 | 322 | 310 | 310 | 394 | 420 | 406 | 412 | 234 | 238 | 301 | 315 | 296 | 322 | 110 | 110 | 282 | 282 | 160 | 160 | 207 | 207 |
| 535 | 475 | 475 | 439 | 454 | 310 | 322 | 306 | 310 | 364 | 408 | 412 | 416 | 202 | 202 | 307 | 315 | 314 | 318 | 110 | 120 | 280 | 282 | 157 | 160 | 207 | 209 |
| 536 | 472 | 472 | 439 | 454 | 310 | 322 | 309 | 314 | 352 | 362 | 424 | 424 | 202 | 204 | 307 | 315 | 296 | 296 | 110 | 110 | 280 | 286 | 160 | 160 | 209 | 209 |
| 537 | 472 | 475 | 439 | 454 | 322 | 326 | 306 | 310 | 362 | 378 | 414 | 424 | 210 | 212 | 313 | 315 | 292 | 314 | 118 | 126 | 278 | 286 | 160 | 160 | 200 | 209 |
| 543 | 475 | 475 | 454 | 466 | 324 | 326 | 306 | 310 | 380 | 414 | 410 | 418 | 220 | 222 | 301 | 315 | 324 | 324 | 110 | 120 | 280 | 288 | 157 | 160 | 201 | 209 |

Annexe 5.2. Résultats statistiques de probabilité ou vraisemblance du nombre de groupes génétiques

Deux méthodes utilisées pour inférer le nombre de groupes génétiques le plus probable : maximum de vraisemblance et méthode de Evanno

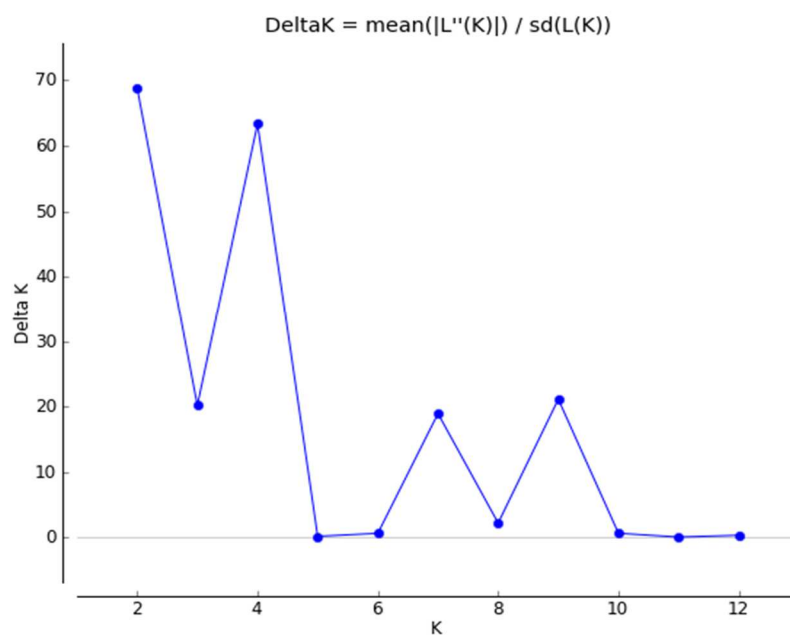
Vraisemblance du nombre de clusters génétiques



La probabilité augmente jusqu'à 9 groupes génétiques ($K=9$) puis retombe.

Test de Evanno

(2005, Mol Ecol. 14(8):2611-20)



On voit que les différences de vraisemblance sont les plus forts pour K=2, K=4, K=7, K=9

Regarder les résultats dans l'annexe 5.3 pour comprendre comment se répartissent les arbres en fonction des groupes génétiques inférés :

K=2 : laricio /autre

K=4 : salzmann, nigra/Pallasiana, laricio-corse, laricio-CalabreSivens

K=7 : salzmann, Dalmatica-Pallasiana, Nigra, Laricio-corse, Laricio-Calabre, laricio-SivensProv1, laricio-SivensProv2

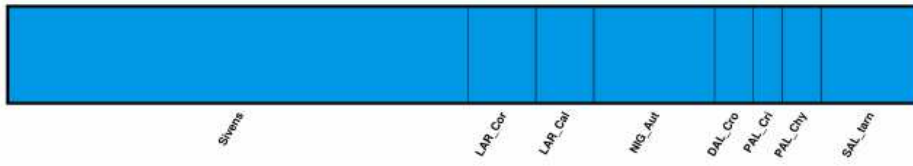
K=9 : salzmann, Dalmatica-Pallasiana, Nigra, Laricio-corse, Laricio-Calabre, laricio-SivensProv1, laricio-SivensProv2, Pallasiana-Chypre

Annexe 5.3. Probabilité d'appartenance des individus à expertiser en fonction du nombre de groupes génétiques testé

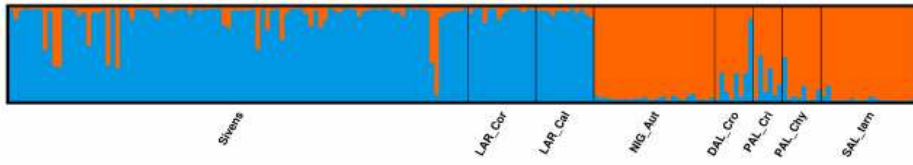
CLUMPAK main pipeline - Job 1570074963 summary

Major modes for the uploaded data:

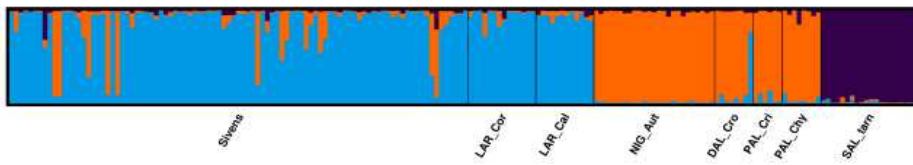
K=1



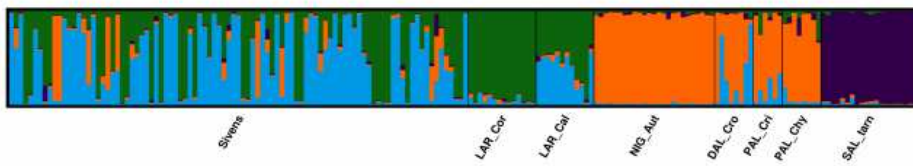
K=2



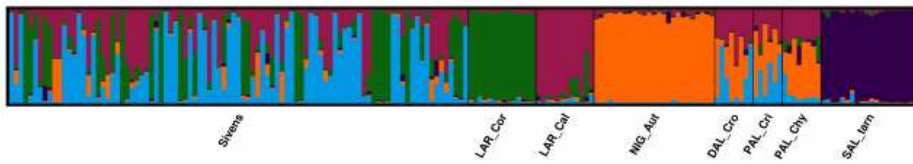
K=3



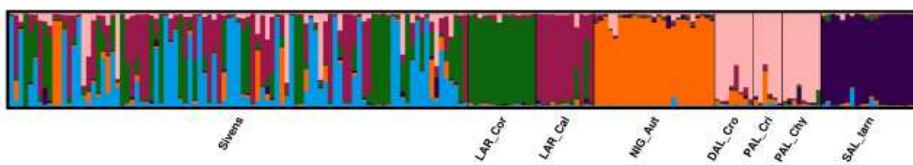
K=4



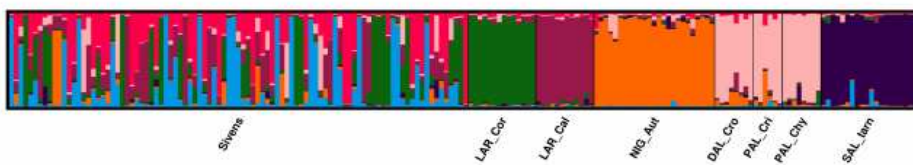
K=5



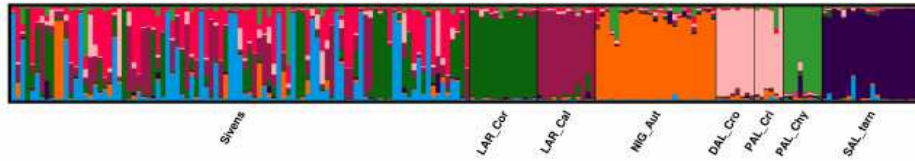
K=6



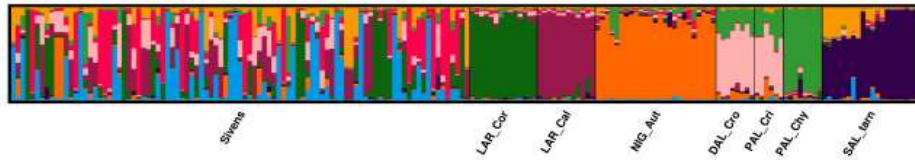
K=7



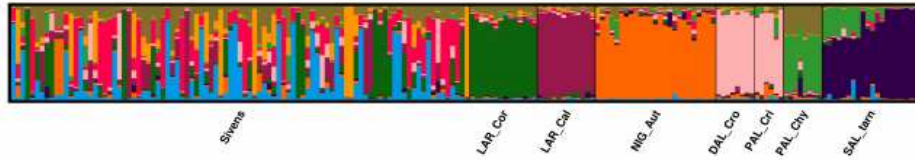
K=8



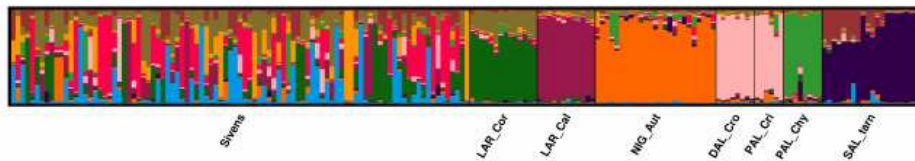
K=9



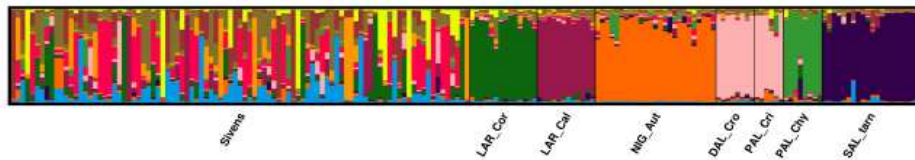
K=10



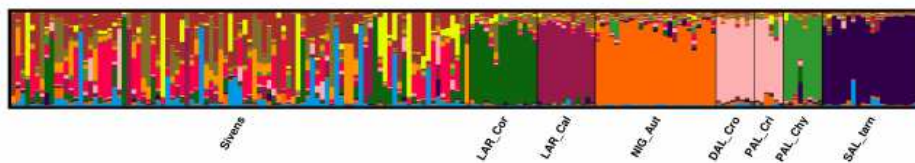
K=11



K=12



K=13



Minor modes for the uploaded data:

Division of runs by mode:

K=1 3/3
K=2 3/3
K=3 3/3
K=4 3/3
K=5 3/3
K=6 3/3
K=7 3/3
K=8 3/3
K=9 3/3
K=10 3/3
K=11 3/3
K=12 3/3
K=13 3/3

Annexe 5.4. Répartition des clones dans les groupes génétiques, selon plusieurs hypothèses concernant le nombre de groupes testés.

| | | laricio | nigra | Salzmann | laricio | laricio | Dalm/Pal | laricio | | | | | Résultats si 7 groupes génétiques sont considérés. Un arbre est intermédiaire si sa probabilité d'assignation à un groupe génétique est inférieure à 0.80 | | Résultats si 2 groupes génétiques considérés | | |
|------|-------------------------|---------|--------|----------|---------|---------|----------|---------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|---|--------|--|--|--|
| | | Prov1 | Corse | | | Aspr | Prov2 | | | | | | | | | | |
| Name | Donnees Manquantes Ana3 | Q1 | Q2 | Q3 | Q4 | Q5 | Q6 | Q7 | Groupe Genetique | Provenance Pure | Detail_interm | ssEspece | Q1K2 | Q2K2 | K2 espece | | |
| 378 | 0 | 0,9547 | 0,005 | 0,005 | 0,006 | 0,008 | 0,008 | 0,0133 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9783 | 0,0217 | laricio | | |
| 379 | 0 | 0,024 | 0,1213 | 0,008 | 0,014 | 0,1103 | 0,014 | 0,7083 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | melangeSousEspece | 0,8777 | 0,1223 | laricio | | |
| 380 | 38 | 0,6575 | 0,0177 | 0,0277 | 0,0133 | 0,036 | 0,1067 | 0,1411 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | melangeSousEspece | 0,963 | 0,037 | laricio | | |
| 382 | 0 | 0,004 | 0,003 | 0,003 | 0,974 | 0,005 | 0,003 | 0,008 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,9923 | 0,0077 | laricio | | |
| 383 | 0 | 0,125 | 0,008 | 0,0227 | 0,2306 | 0,1673 | 0,011 | 0,4355 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9767 | 0,0233 | laricio | | |
| 384 | 0 | 0,2761 | 0,01 | 0,005 | 0,4518 | 0,0403 | 0,0113 | 0,2054 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,987 | 0,013 | laricio | | |
| 386 | 0 | 0,032 | 0,006 | 0,011 | 0,043 | 0,7201 | 0,0523 | 0,1356 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,978 | 0,022 | laricio | | |
| 387 | 0 | 0,008 | 0,007 | 0,2021 | 0,622 | 0,0303 | 0,0852 | 0,0453 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | melangeSousEspece | 0,5443 | 0,4557 | melange | | |
| 390 | 0 | 0,03 | 0,0093 | 0,0197 | 0,6989 | 0,1244 | 0,0957 | 0,022 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | melangeSousEspece | 0,962 | 0,038 | laricio | | |
| 392 | 0 | 0,0167 | 0,7973 | 0,0077 | 0,014 | 0,1393 | 0,0083 | 0,0167 | intermédiaire | melange | int_nigra | melangeSousEspece | 0,371 | 0,629 | melange | | |
| 394 | 0 | 0,016 | 0,7982 | 0,0073 | 0,014 | 0,1401 | 0,0087 | 0,0157 | intermédiaire | melange | int_nigra | melangeSousEspece | 0,3703 | 0,6297 | melange | | |
| 397 | 0 | 0,7065 | 0,015 | 0,003 | 0,049 | 0,1544 | 0,02 | 0,052 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | laricio | 0,988 | 0,012 | laricio | | |
| 398 | 0 | 0,01 | 0,0173 | 0,005 | 0,0596 | 0,042 | 0,026 | 0,8401 | Q7 | laricio_prov2 | LarProv2 | laricio | 0,9847 | 0,0153 | laricio | | |
| 402 | 0 | 0,2572 | 0,0087 | 0,0177 | 0,0327 | 0,1451 | 0,0167 | 0,522 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,981 | 0,019 | laricio | | |
| 403 | 0 | 0,933 | 0,012 | 0,0093 | 0,006 | 0,0167 | 0,009 | 0,014 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9107 | 0,0893 | laricio | | |
| 404 | 0 | 0,045 | 0,0187 | 0,005 | 0,0597 | 0,0317 | 0,6675 | 0,1724 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,943 | 0,057 | laricio | | |
| 406 | 0 | 0,019 | 0,0827 | 0,0113 | 0,0247 | 0,524 | 0,2923 | 0,046 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | melangeSousEspece | 0,5973 | 0,4027 | melange | | |
| 407 | 0 | 0,1809 | 0,02 | 0,0153 | 0,0143 | 0,092 | 0,084 | 0,5935 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,947 | 0,053 | laricio | | |
| 408 | 7 | 0,0773 | 0,02 | 0,0113 | 0,4512 | 0,0746 | 0,015 | 0,3506 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,9413 | 0,0587 | laricio | | |

| Name | Donnees | | | | | | | | Groupe Genetique | Provenance Pure | Detail_interm | ssEspece | Q1K2 | Q2K2 | K2 espece |
|------|-----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|--------|--------|-----------|
| | Manquantes Ana3 | Q1 | Q2 | Q3 | Q4 | Q5 | Q6 | Q7 | | | | | | | |
| 409 | 0 | 0,111 | 0,0197 | 0,0077 | 0,0463 | 0,1631 | 0,0157 | 0,6366 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9757 | 0,0243 | laricio |
| 410 | 0 | 0,0323 | 0,139 | 0,0087 | 0,0073 | 0,2104 | 0,0527 | 0,5495 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | melangeSousEspece | 0,3833 | 0,6167 | melange |
| 411 | 0 | 0,6838 | 0,014 | 0,008 | 0,2299 | 0,0287 | 0,0157 | 0,02 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | laricio | 0,9823 | 0,0177 | laricio |
| 413 | 0 | 0,243 | 0,057 | 0,009 | 0,012 | 0,0473 | 0,6207 | 0,011 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,3503 | 0,6497 | melange |
| 415 | 0 | 0,005 | 0,004 | 0,005 | 0,9684 | 0,007 | 0,0057 | 0,005 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,987 | 0,013 | laricio |
| 416 | 0 | 0,0103 | 0,007 | 0,004 | 0,026 | 0,9183 | 0,0173 | 0,017 | Q5 | laricio_Aspr | laricio_Aspr | laricio | 0,971 | 0,029 | laricio |
| 417 | 0 | 0,0083 | 0,0387 | 0,038 | 0,0083 | 0,1253 | 0,0167 | 0,7647 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,8683 | 0,1317 | laricio |
| 420 | 0 | 0,077 | 0,024 | 0,004 | 0,0463 | 0,2267 | 0,008 | 0,6139 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9787 | 0,0213 | laricio |
| 421 | 0 | 0,0257 | 0,0127 | 0,006 | 0,0183 | 0,6158 | 0,0097 | 0,3119 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,9773 | 0,0227 | laricio |
| 422 | 0 | 0,029 | 0,0063 | 0,01 | 0,018 | 0,6383 | 0,006 | 0,2924 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,9817 | 0,0183 | laricio |
| 425 | 0 | 0,014 | 0,009 | 0,031 | 0,76 | 0,0393 | 0,0253 | 0,1213 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,9607 | 0,0393 | laricio |
| 426 | 0 | 0,1981 | 0,0187 | 0,0777 | 0,042 | 0,0584 | 0,0407 | 0,5645 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,8833 | 0,1167 | laricio |
| 427 | 0 | 0,0227 | 0,005 | 0,004 | 0,917 | 0,012 | 0,005 | 0,0343 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,992 | 0,008 | laricio |
| 429 | 0 | 0,9723 | 0,004 | 0,005 | 0,0037 | 0,004 | 0,005 | 0,006 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9753 | 0,0247 | laricio |
| 430 | 0 | 0,2759 | 0,0137 | 0,0127 | 0,0137 | 0,3472 | 0,0447 | 0,2922 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,9377 | 0,0623 | laricio |
| 431 | 0 | 0,5237 | 0,0097 | 0,004 | 0,0107 | 0,314 | 0,0147 | 0,1233 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | laricio | 0,983 | 0,017 | laricio |
| 433 | 0 | 0,073 | 0,009 | 0,0107 | 0,6375 | 0,042 | 0,0133 | 0,2146 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,978 | 0,022 | laricio |
| 434 | 0 | 0,012 | 0,006 | 0,004 | 0,0297 | 0,9213 | 0,0123 | 0,0147 | Q5 | laricio_Aspr | laricio_Aspr | laricio | 0,9803 | 0,0197 | laricio |
| 435 | 0 | 0,2707 | 0,0333 | 0,014 | 0,1217 | 0,0403 | 0,0367 | 0,4833 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9307 | 0,0693 | laricio |
| 436 | 0 | 0,0117 | 0,0247 | 0,003 | 0,16 | 0,1377 | 0,008 | 0,6549 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,984 | 0,016 | laricio |
| 437 | 0 | 0,957 | 0,006 | 0,005 | 0,0093 | 0,006 | 0,0073 | 0,0093 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9713 | 0,0287 | laricio |
| 439 | 0 | 0,1352 | 0,0083 | 0,016 | 0,0789 | 0,0403 | 0,021 | 0,7002 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9823 | 0,0177 | laricio |
| 443 | 0 | 0,018 | 0,009 | 0,0043 | 0,0243 | 0,7859 | 0,0113 | 0,1471 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,985 | 0,015 | laricio |
| 444 | 0 | 0,4215 | 0,006 | 0,005 | 0,0217 | 0,3208 | 0,0637 | 0,1614 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | laricio | 0,985 | 0,015 | laricio |
| 445 | 0 | 0,014 | 0,009 | 0,004 | 0,01 | 0,0863 | 0,005 | 0,8718 | Q7 | laricio_prov2 | LarProv2 | laricio | 0,987 | 0,013 | laricio |

| Name | Donnees | | | | | | | | Groupe Genetique | Provenance Pure | Detail_interm | ssEspece | Q1K2 | Q2K2 | K2 espece |
|------|-----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|--------|--------|-----------|
| | Manquantes Ana3 | Q1 | Q2 | Q3 | Q4 | Q5 | Q6 | Q7 | | | | | | | |
| 446 | 0 | 0,0203 | 0,252 | 0,026 | 0,4257 | 0,0383 | 0,015 | 0,2226 | intermédiaire | melange | int_nigra | melangeSousEspece | 0,8117 | 0,1883 | laricio |
| 447 | 0 | 0,939 | 0,008 | 0,01 | 0,0243 | 0,005 | 0,0077 | 0,006 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,7833 | 0,2167 | melange |
| 449 | 0 | 0,9616 | 0,004 | 0,009 | 0,005 | 0,005 | 0,0083 | 0,007 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9743 | 0,0257 | laricio |
| 450 | 0 | 0,6268 | 0,007 | 0,007 | 0,03 | 0,0263 | 0,109 | 0,1939 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | laricio | 0,9687 | 0,0313 | laricio |
| 451 | 7 | 0,0713 | 0,0203 | 0,008 | 0,3471 | 0,1682 | 0,0533 | 0,3318 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,971 | 0,029 | laricio |
| 452 | 0 | 0,0823 | 0,022 | 0,017 | 0,497 | 0,1043 | 0,034 | 0,2435 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,963 | 0,037 | laricio |
| 453 | 0 | 0,004 | 0,0213 | 0,005 | 0,019 | 0,1827 | 0,0057 | 0,7623 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9853 | 0,0147 | laricio |
| 454 | 0 | 0,032 | 0,4083 | 0,0157 | 0,0414 | 0,3039 | 0,1468 | 0,052 | intermédiaire | melange | int_nigra | melangeSousEspece | 0,5527 | 0,4473 | melange |
| 455 | 0 | 0,1483 | 0,0107 | 0,006 | 0,0097 | 0,3749 | 0,019 | 0,4315 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,98 | 0,02 | laricio |
| 457 | 0 | 0,0313 | 0,0597 | 0,078 | 0,0537 | 0,3863 | 0,2013 | 0,1897 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | melangeSousEspece | 0,759 | 0,241 | melange |
| 458 | 0 | 0,0173 | 0,0093 | 0,0273 | 0,0673 | 0,111 | 0,0207 | 0,747 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9713 | 0,0287 | laricio |
| 459 | 0 | 0,9496 | 0,006 | 0,003 | 0,017 | 0,012 | 0,006 | 0,0063 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9867 | 0,0133 | laricio |
| 460 | 0 | 0,0103 | 0,3451 | 0,0063 | 0,0397 | 0,2704 | 0,0107 | 0,3175 | intermédiaire | melange | int_nigra | melangeSousEspece | 0,6563 | 0,3437 | melange |
| 461 | 0 | 0,0343 | 0,0157 | 0,003 | 0,029 | 0,016 | 0,5882 | 0,3138 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,9357 | 0,0643 | laricio |
| 462 | 0 | 0,961 | 0,0057 | 0,004 | 0,0053 | 0,006 | 0,005 | 0,013 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9797 | 0,0203 | laricio |
| 464 | 0 | 0,012 | 0,006 | 0,003 | 0,9573 | 0,007 | 0,0063 | 0,0083 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,987 | 0,013 | laricio |
| 465 | 0 | 0,0093 | 0,024 | 0,005 | 0,8894 | 0,0413 | 0,007 | 0,024 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,9843 | 0,0157 | laricio |
| 467 | 0 | 0,0493 | 0,12 | 0,004 | 0,032 | 0,1503 | 0,0417 | 0,6028 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | melangeSousEspece | 0,9333 | 0,0667 | laricio |
| 469 | 0 | 0,932 | 0,0073 | 0,007 | 0,008 | 0,008 | 0,0257 | 0,012 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,7973 | 0,2027 | melange |
| 470 | 0 | 0,682 | 0,0107 | 0,007 | 0,0457 | 0,0363 | 0,1057 | 0,1127 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | melangeSousEspece | 0,968 | 0,032 | laricio |
| 471 | 7 | 0,095 | 0,009 | 0,0113 | 0,0317 | 0,0313 | 0,5847 | 0,237 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,7827 | 0,2173 | melange |
| 473 | 0 | 0,0993 | 0,1017 | 0,007 | 0,018 | 0,3327 | 0,0663 | 0,375 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | melangeSousEspece | 0,8697 | 0,1303 | laricio |
| 474 | 0 | 0,022 | 0,006 | 0,006 | 0,0263 | 0,6605 | 0,006 | 0,2732 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,987 | 0,013 | laricio |
| 476 | 0 | 0,9567 | 0,006 | 0,005 | 0,0097 | 0,006 | 0,0073 | 0,0093 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9717 | 0,0283 | laricio |
| 477 | 7 | 0,3999 | 0,0307 | 0,023 | 0,1137 | 0,2732 | 0,1257 | 0,0337 | intermédiaire | melange | int_laricio_Prov1 | melangeSousEspece | 0,9443 | 0,0557 | laricio |

| Name | D. M. Ana3 | Q1 | Q2 | Q3 | Q4 | Q5 | Q6 | Q7 | Gpe Genetique | Prov. Pure | Detail_interm | ssEspece | Q1K2 | Q2K2 | K2 espece |
|------|------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|---------------|-------------------|-------------------|--------|--------|-----------|
| 478 | 0 | 0,006 | 0,0033 | 0,003 | 0,012 | 0,007 | 0,0053 | 0,9633 | Q7 | laricio_prov2 | LarProv2 | laricio | 0,991 | 0,009 | laricio |
| 480 | 0 | 0,006 | 0,003 | 0,003 | 0,0073 | 0,0057 | 0,0057 | 0,9693 | Q7 | laricio_prov2 | LarProv2 | laricio | 0,99 | 0,01 | laricio |
| 481 | 0 | 0,1913 | 0,0287 | 0,0257 | 0,2773 | 0,0677 | 0,0137 | 0,3957 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9783 | 0,0217 | laricio |
| 483 | 0 | 0,9503 | 0,0103 | 0,0073 | 0,007 | 0,01 | 0,007 | 0,008 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,906 | 0,094 | laricio |
| 487 | 0 | 0,037 | 0,006 | 0,009 | 0,011 | 0,8886 | 0,0233 | 0,025 | Q5 | laricio_Aspr | laricio_Aspr | laricio | 0,9623 | 0,0377 | laricio |
| 488 | 0 | 0,0097 | 0,005 | 0,022 | 0,121 | 0,7429 | 0,064 | 0,0353 | intermédiaire | melange | int_laricio_aspro | laricio | 0,9707 | 0,0293 | laricio |
| 490 | 0 | 0,005 | 0,004 | 0,005 | 0,9684 | 0,0067 | 0,006 | 0,005 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,9867 | 0,0133 | laricio |
| 492 | 0 | 0,0193 | 0,0117 | 0,01 | 0,9116 | 0,0117 | 0,012 | 0,0237 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,9717 | 0,0283 | laricio |
| 496 | 0 | 0,0047 | 0,0033 | 0,003 | 0,9737 | 0,0043 | 0,003 | 0,008 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,992 | 0,008 | laricio |
| 499 | 0 | 0,0057 | 0,0123 | 0,005 | 0,6648 | 0,0676 | 0,014 | 0,2306 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,984 | 0,016 | laricio |
| 503 | 7 | 0,9354 | 0,01 | 0,0037 | 0,0203 | 0,01 | 0,009 | 0,0117 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9433 | 0,0567 | laricio |
| 507 | 0 | 0,8607 | 0,0297 | 0,006 | 0,0587 | 0,0097 | 0,0113 | 0,024 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,9583 | 0,0417 | laricio |
| 511 | 0 | 0,0843 | 0,0113 | 0,0563 | 0,2922 | 0,2223 | 0,3099 | 0,0237 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,9093 | 0,0907 | laricio |
| 515 | 0 | 0,0223 | 0,005 | 0,004 | 0,917 | 0,012 | 0,005 | 0,0347 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,9917 | 0,0083 | laricio |
| 518 | 7 | 0,0869 | 0,006 | 0,007 | 0,0776 | 0,0256 | 0,0393 | 0,7575 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9833 | 0,0167 | laricio |
| 519 | 0 | 0,444 | 0,005 | 0,0067 | 0,013 | 0,0207 | 0,0187 | 0,492 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,981 | 0,019 | laricio |
| 523 | 7 | 0,0667 | 0,006 | 0,005 | 0,1971 | 0,0587 | 0,0217 | 0,6449 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,989 | 0,011 | laricio |
| 526 | 0 | 0,891 | 0,01 | 0,004 | 0,067 | 0,0067 | 0,008 | 0,0133 | Q1 | Laricio_Prov1 | larProv1 | laricio | 0,966 | 0,034 | laricio |
| 529 | 0 | 0,03 | 0,1663 | 0,035 | 0,1003 | 0,1847 | 0,0357 | 0,448 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | melangeSousEspece | 0,4123 | 0,5877 | melange |
| 531 | 0 | 0,0676 | 0,024 | 0,1986 | 0,007 | 0,2916 | 0,3882 | 0,023 | intermédiaire | melange | int_DalPal | melangeSousEspece | 0,0657 | 0,9343 | Q2 |
| 532 | 0 | 0,1977 | 0,0827 | 0,009 | 0,0237 | 0,1657 | 0,0393 | 0,4818 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9017 | 0,0983 | laricio |
| 533 | 0 | 0,051 | 0,041 | 0,006 | 0,025 | 0,2518 | 0,0107 | 0,6146 | intermédiaire | melange | int_laricio_prov2 | laricio | 0,9377 | 0,0623 | laricio |
| 535 | 0 | 0,2192 | 0,0123 | 0,0167 | 0,447 | 0,0193 | 0,2289 | 0,0566 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | melangeSousEspece | 0,9577 | 0,0423 | laricio |
| 536 | 0 | 0,255 | 0,0143 | 0,026 | 0,6307 | 0,021 | 0,0167 | 0,0363 | intermédiaire | melange | int_laricio_corse | laricio | 0,957 | 0,043 | laricio |
| 537 | 0 | 0,0167 | 0,0073 | 0,0193 | 0,8143 | 0,093 | 0,0167 | 0,0327 | Q4 | laricio_corse | laricio_corse | laricio | 0,967 | 0,033 | laricio |
| 543 | 0 | 0,008 | 0,003 | 0,003 | 0,0077 | 0,005 | 0,007 | 0,9663 | Q7 | laricio_prov2 | LarProv2 | laricio | 0,991 | 0,009 | laricio |

