

LES CAHIERS de la Reconstitution

MATÉRIEL VÉGÉTAL DE REBOISEMENT

édito

Les effets de la tempête de janvier 2009 (ouragan Klaus) aggravés par les dégâts d'insectes ravageurs en 2010 et 2011 se traduisent par la nécessité de reconstituer 200 000 hectares de forêts en Aquitaine. C'est le plus grand chantier de reboisement d'Europe. Tous ceux qui sont concernés, en premier lieu les sylviculteurs sinistrés, souhaitent s'engager dans cette vaste entreprise en connaissance de cause, en particulier au travers d'itinéraires techniques susceptibles de limiter les risques et d'améliorer la résilience de la forêt de production.

Ces « Cahiers de la reconstitution » n'ont d'autre ambition que de les accompagner dans cette démarche essentielle mais difficile. Ils sont le fruit d'un dialogue permanent et responsable entre la Recherche, le Développement forestier, les représentants de la forêt privée et les gestionnaires de la forêt publique, au sein du groupement d'intérêt scientifique Groupe Pin Maritime du Futur (GPMF). Le GPMF s'est donné pour objectif de dresser ici un état des connaissances, en rappelant ce qui a été démontré, mais également ce qui reste à expérimenter, ainsi que les recherches en cours. Au-delà de cet état des lieux, nous souhaitons aussi exposer les questionnements qui s'imposent face à un contexte économique et environnemental en évolution, et proposer des pistes d'action.

Le Groupe Pin Maritime du Futur



Au moment de se lancer dans le vaste chantier de la reconstitution, le choix du matériel de reboisement est déterminant. Ce choix engage des orientations pour plusieurs décennies, dans un contexte environnemental changeant et des mutations économiques plus rapides. Compte tenu des contraintes pédo-climatiques du massif landais, le pin maritime y reste clairement l'espèce majeure de reboisement, comme l'ont confirmé plusieurs études prospectives. Ce Cahier présente d'abord les variétés disponibles aujourd'hui et celles qui sont en préparation. Il fait ensuite le point sur les questions les plus prégnantes à l'heure de la reconstitution : les variétés de pin maritime sont-elles adaptées aux multiples aléas : tempêtes, ravageurs, changement climatique ? Quelles sont les alternatives crédibles au pin maritime ? Ces questions n'ont pas surgi avec les tempêtes, mais elles se posent aujourd'hui avec plus d'intensité.

Annie Raffin, INRA ; Pierre Alazard, FCBA ; Rédacteurs en chef

Les variétés actuelles et futures de pin maritime

Annie RAFFIN, INRA

L'essentiel des reboisements en pin maritime sur le massif des Landes de Gascogne se fait par plantation (soit plus de 90 % des surfaces reboisées en pin maritime) avec des plants exclusivement issus de graines améliorées récoltées en vergers à graines¹. Les variétés actuellement ou prochainement disponibles sont :

- la variété landaise Vigueur-Forme de deuxième génération ou VF2 issue de trois vergers en fin de production (PPA-VG-005 Hourtin-VF2, PPA-VG-006 Mimizan-VF2, et PPA-VG-007 Saint-Augustin-La Coubre-VF2),

- la variété landaise Vigueur-Forme de troisième génération ou VF3, dont la production débute (voir le tableau 1),
- la variété landaise VF3 Elite, constituée d'une base génétique plus étroite de façon à produire un gain génétique supérieur,
- la variété Landes x Corse de deuxième génération ou LC2, dont la production est contrainte et limitée par le recours aux croisements contrôlés, du fait du décalage de floraison entre les deux origines parentales.

Les vergers à graines produisant les nouvelles variétés sont listés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Vergers produisant les variétés VF3, VF3 Elite et LC2. Nom officiel et référence du matériel de base pour les vergers enregistrés (Références des matériels de base au 22-04-2014, <http://agriculture.gouv.fr/>).

Variété	Site	Nom du matériel de base	Référence du matériel de base	Surface (ha)	Années d'installation	Années de production	Type du matériel de base	Gestionnaire
VF3	Vaquey (Beychac-et-Caillau, 33)	Beychac-VF3	PPA-VG-011	15	2002-2003	2011-2021	Clones	Forelite
VF3	Saint-Sardos (47)	Saint-Sardos-VF3	PPA-VG-015	6	2003	2013-2023	Clones	Forelite
VF3	Berdillan (Hourtin, 33)	Hourtin-VF3	PPA-VG-016	30	2004	2014-2024	Familles	SCEA
VF3	Picard (Saint-Laurent-Médoc, 33)	Saint-Laurent1-VF3	PPA-VG-013	64	2004-2005	2014-2024	Familles	ONF
VF3	Carcans (33)	Carcans-VF3	PPA-VG-019	35	2005-2006	2015-2025	Familles	SCEA
VF3	Les Matouneyres (Carcans, 33)	Courlasse-VF3	PPA-VG-017	16	2006	2016-2026	Familles	Planfor
VF3	Picard (Saint-Laurent-Médoc, 33)	Saint-Laurent2-VF3	PPA-VG-014	15	2006	2014-2024	Clones	Vilmorin
VF3 Elite	Beychac-et-Caillau (33)	Beychac-II-VF3	PPA-VG-018	1.5	2008-2009	2014-2017	Clones	Forelite
VF3 Elite	Uchacq (40)			2	2010	2015-2018	Clones	Planfor
LC2	Vaquey (Beychac-et-Caillau, 33)	Beychac-LC2	PPA-VG-008	15	2002-2003	2008-2011	Clones	Forelite
LC2	Saint Sardos (47)	Saint-Sardos-LC2	PPA-VG-012	6	2003	2009-2012	Clones	Forelite
LC2	Picard (Saint-Laurent-Médoc, 33)	Picard-LC2	PPA-VG-010	15	2006	2010-2013	Clones	Vilmorin
LC2	Beychac-et-Caillau (33)	Beychac-II-LC2	PPA-VG-020	2	2006-2007	2013-2016	Clones corses	Forelite
LC2	Uchacq (40)			2	2009-2010	2014-2017	Clones corses	Planfor

Les arbres constituant ces vergers (parents des variétés) sont tous sélectionnés pour l'adaptation générale aux conditions du massif landais, pour la croissance et la rectitude, ainsi que pour la qualité de la branchaison dans le cas de LC2. A noter également que les parents de VF3 ont aussi été sélectionnés pour leur moindre sensibilité à la rouille courbeuse par rapport au matériel non amélioré, et que les parents corses de LC2 ont été choisis dans des provenances résistantes au froid, peu sensibles à la cochenille *Matsucoccus* et à pyrale du tronc *Dioryctria*. Le nombre de parents par variété, ainsi que leur nombre en

équivalent-non-apparentés², sont donnés dans le tableau 2. Les nombres de parents installés dans les vergers de pin maritime sont importants (21 à 65 parents par verger) comparés aux standards internationaux pour des variétés forestières : selon les espèces, ce nombre peut varier de 5 pour des clones dont la valeur génétique est connue, à une centaine si une éclaircie génétique est envisagée ou que les rotations sont longues, mais en règle générale, une vingtaine de parents sont utilisés par verger, incluant quelques apparentés (ex : en moyenne 24 parents pour *Pinus taeda* aux USA, 20 pour *Pinus sylvestris* en Suède).

(1) Verger à graines : structure de production des variétés améliorées. Il s'agit d'une plantation d'arbres sélectionnés pour leur bonne valeur génétique, gérée de façon à produire des semences destinées à la commercialisation.

(2) Le nombre d'individus en équivalent-non-apparentés, ou taille efficace, est un paramètre mesurant la diversité génétique d'une population. Il est calculé à partir du pedigree connu des individus de la population : lorsqu'une population comporte des individus apparentés entre eux, sa taille efficace est inférieure à sa taille réelle en nombre d'individus.

Tableau 2 : Nombre de parents par variété, équivalent en nombre de parents non-apparentés, et gains génétiques espérés en % par rapport au matériel non amélioré (espérance mathématique estimée pour le volume et la rectitude du tronc, en moyenne à 12 ans sur différents types de milieux, et en absence de pollution génétique).

Variété	Nombre minimum de composants (parents)	Nombre en équivalent-non-apparentés	Gain génétique espéré (%)
VF2	34	34	30
VF3	42	31	40
VF3 Elite	21	16	Supérieur à VF3
LC2	65 (Landes : 42, et Corse : 23)	38 à 53*	Supérieur à VF3

*Estimations haute et basse, l'apparementement entre les 15 clones corses sélectionnés à Devinas étant inconnu.

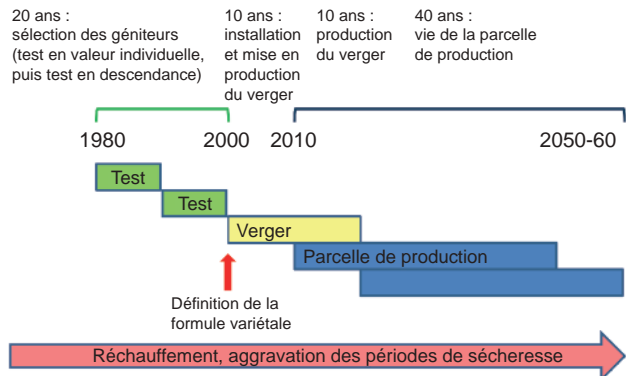
Pour optimiser la production en verger, et pour profiter de la sélection des meilleurs parents landais effectuée à la création de VF3, la variété LC2 est composée des mêmes parents landais que VF3. La production de LC2 se réalise dans les vergers installés pour VF3, en apportant le pollen des sélections corses en croisement contrôlé. Par ailleurs, la variété VF3 Elite est issue d'une sélection plus intensive dans la base VF3, de façon à produire rapidement un gain génétique supérieur (sélection des 50 % meilleurs parents parmi ceux déjà choisis pour VF3).

Verger de Beychac-VF3 (photo P. Alazard, FCBA).



Les gains génétiques attendus en volume et rectitude du tronc par rapport au matériel non amélioré, en moyenne à 12 ans, sur la gamme des milieux du massif landais, et en absence de pollution pollinique, sont donnés dans le tableau 2. La variété VF3 Elite produite par croisements contrôlés sera vraisemblablement capable d'offrir un surcroît de gain génétique d'au moins 10 % sur chaque critère par rapport à VF3.

De nouvelles variétés sont en cours de sélection et devraient être disponibles dans une dizaine d'années : il s'agira des variétés VF4, LC3 et Biomasse. Les variétés VF4 et LC3 devront intégrer, en plus des critères de sélection classiques (croissance, rectitude du tronc) et de qualité du bois, des critères de résistance à la sécheresse (voir page 9). En effet, les prévisions climatiques couplées aux modèles de croissance montrent que les conséquences du réchauffement climatique en zone tempérée s'accroissent et jouent négativement sur la productivité primaire nette des conifères tempérés au-delà de 2040. L'impact négatif des sécheresses répétées sur la croissance est d'autant plus fort que les arbres sont jeunes. Les variétés installées aujourd'hui auront dépassé cette phase juvénile en 2040 ; mais celles implantées à partir de 2030 devront faire face à des conditions de plus en plus drastiques dès leur installation (figure ci-dessous).



Délais nécessaires depuis la phase de sélection des géniteurs (en vert), la phase de production d'une variété (en jaune), jusqu'à son utilisation sur le massif (en bleu).

Enfin une variété Biomasse, spécialisée pour une croissance rapide (gain espéré pouvant dépasser 50 % sur le volume du tronc par rapport au matériel non amélioré) est développée. Sélectionnée dans la population d'amélioration landaise classique, elle serait adaptée aux conditions environnementales du massif, et supérieure en rectitude par rapport au matériel non amélioré. Une base génétique plus étroite que les variétés classiques (10 parents équivalents à 8 non apparentés) est rendue possible par la rotation courte (10 à 15 ans) qui représente un risque réduit par rapport aux aléas. Une production pilote de ce type de matériel permet de l'installer en parcelles expérimentales dès aujourd'hui (à partir de 2013).

En complément de la création variétale, la multiplication des variétés (types de vergers, optimisation de la production de graines, pollution pollinique en verger) est également une thématique de recherches pour le GPMF.



Pollinisation contrôlée en verger à graines (photo P. Alazard, FCBA).



Cônelet de pin maritime (photo A. Raffin, INRA).

Les surfaces de vergers existantes (150 hectares pour la variété VF2, 180 hectares pour la variété VF3) sont en principe suffisamment dimensionnées pour répondre aux demandes des pépinières forestières, même en périodes de reconstitution post-tempête pendant lesquelles les besoins en production de plants augmentent fortement (actuellement ces besoins annuels se situent entre 35 et 40 millions de plants, équivalents à 3 tonnes de graines par an, soit 50 % de plus qu'en année "normale"). La production de graines en vergers comme en peuplements, reste cependant soumise à différents aléas biotiques (tels que les attaques d'acariens *Trisetacus Ehmanni*, considérés comme responsables d'avortements et de chutes de cônelets chez le pin maritime, ou celles de la punaise américaine invasive *Leptoglossus occidentalis*), ainsi qu'à des variations annuelles selon les conditions climatiques. Ainsi les faibles fructifications de ces dernières années, constatées sur les peuplements sélectionnés pour la récolte de cônes (graines étiquette verte) tant en plaine qu'en dunes, affectent gravement, sur cette dernière région de provenance, la régénération naturelle assistée.

Les organismes de recherche (INRA, FCBA) en liaison avec les gestionnaires de vergers et les responsables de la santé de forêts (DSF) ont engagé en 2014 des actions destinées à améliorer la maîtrise de la gestion des vergers à graines (projet Optigraine), et à identifier les ravageurs des cônes du pin maritime et analyser l'efficacité de traitements insecticides et acaricides (projets Fortius et Optigraine). A l'avenir, les questions liées à l'entrée rapide en production et au renouvellement accéléré des vergers devront également être prises en compte dans les programmes d'actions du GPMF.

Les variétés améliorées de pin maritime peuvent-elles s'adapter aux aléas ?

Annie RAFFIN, INRA

La diversité génétique dans une espèce ou une population, est un facteur important permettant l'adaptation à des changements environnementaux, ou à l'arrivée de nouveaux aléas. En effet, lorsque la diversité génétique est forte, le risque que toute la population soit affectée par le même stress environnemental, ou sensible au même pathogène, est moindre. La sélection naturelle favorise les individus les mieux adaptés et au contraire élimine les moins adaptés aux nouvelles contraintes, sans risque de lourdes pertes voire de disparition de la population. Les variétés améliorées offrent-elles cette garantie ? La diversité génétique du pin maritime a été étudiée et conservée à différentes échelles, ce qui nous permet aujourd'hui d'avancer plusieurs éléments de réponse.

La diversité intra-spécifique

Des études génétiques ont montré que **les arbres forestiers, d'une façon générale, sont des organismes à forte diversité génétique**. Cette forte diversité s'explique par différents facteurs, notamment parce que les arbres ont des populations de grande taille, favorisant l'apparition des mutations (qui engendrent la diversité), ainsi que de longues générations mélangées, favorisant le maintien de ces mutations. Parmi les arbres forestiers, **le pin maritime ne fait pas exception**, comme montré dans une étude basée sur des marqueurs de l'ADN sur des populations de pin maritime du Sud Ouest et de Corse et simultanément sur des populations de chênes indigènes en Europe. Dans cette même étude, la comparaison entre populations naturelles landaises et corses de pin maritime, révèle également **une plus forte diversité génétique neutre³ chez les populations landaises**. Ainsi malgré un environnement pédo-climatique relativement homogène dans le massif des Landes de Gascogne, et malgré son utilisation par l'homme depuis au moins l'antiquité (mais sans réelle domestication), **le pin maritime landais, loin d'être génétiquement monotone, montre une forte diversité**.

La diversité dans le programme de sélection

Le programme de sélection du GPMF est basé sur une population d'amélioration issue de la population landaise de pin maritime. Les stratégies de gestion et de sélection de cette population d'amélioration ont été raisonnées de façon à préserver sa diversité sur le long terme. Des travaux théoriques basés sur des populations simulées sur plusieurs générations, permettent d'étudier différents

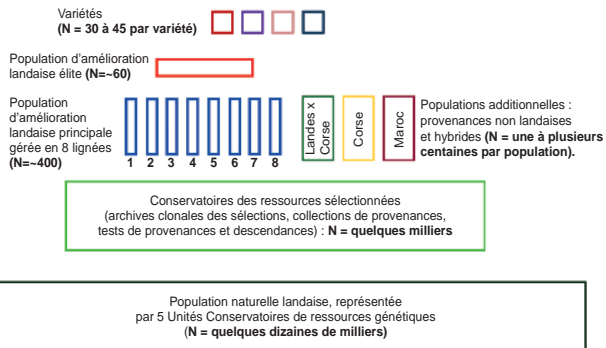


Unité Conservatoire des ressources génétiques naturelles du pin maritime, située en Forêt Domaniale de Lacanau (photo D. Canteloup, ONF).

paramètres génétiques et d'en déduire des recommandations en termes de taille et de structure de population, ainsi que de stratégies de sélection pour le long terme. **Pour le pin maritime, ces préconisations ont toujours été respectées voire même dépassées.**

Il est ainsi généralement préconisé pour gérer la diversité génétique, de subdiviser les populations en strates de différents niveaux de diversité, depuis les populations naturelles à forte diversité et sans amélioration génétique, jusqu'aux variétés à moindre diversité et fort gain génétique. Ces strates permettent de dissocier les objectifs de maintien de diversité sur le long terme et de création de gain génétique, et d'infuser du matériel génétique entre strates lorsque nécessaire (introduire de nouveaux individus depuis une strate plus diversifiée mais de moindre gain génétique, vers une strate plus intensivement sélectionnée). Pour une seule zone de sélection (le massif des Landes de Gascogne), différentes strates de diversité sont considérées pour le pin maritime (voir la figure page suivante) : unités conservatoires *in situ* des ressources naturelles, collections de matériels *ex situ* du programme de sélection, populations d'amélioration (landaise, corse et marocaine), population élite landaise, et enfin variétés diversifiées. Ces populations doivent être dimensionnées de façon à capturer et à garantir la conservation de la diversité génétique. Concrètement il s'agit en maintenant une population de taille suffisante, de garantir que les différentes formes d'un gène (allèles), des plus fréquentes aux plus rares, soient représentées en un nombre de copies significatif (au moins 20) sur plusieurs générations, voire de permettre l'apparition de nouvelles formes alléliques par mutations (qui restent des événements rares de fréquence 1×10^{-5} à 1×10^{-9} par gène et par génération, selon les organismes). Pour la strate « population naturelle »

(3) La diversité génétique neutre est la variabilité au niveau des gènes qui n'influe pas sur le phénotype, notamment sur les caractères adaptatifs exprimés, et ne donne pas prise à la sélection. Elle résulte d'une accumulation de mutations "invisibles" à un instant donné et représente un potentiel d'évolution future.



Structuration des populations en strates de diversité, depuis les Unités Conservatoires in situ des populations naturelles à la base de la pyramide, jusqu'aux variétés améliorées au sommet. La taille des populations (N) est donnée en nombre d'individus.

chez le pin maritime, les cinq unités conservatoires des ressources naturelles landaises représentent un minimum de 37 500 arbres adultes, soit une taille suffisante pour conserver des allèles rares à très rares et permettre l'émergence de mutations. Pour la strate « population d'amélioration », il s'agit de garantir sur au moins 10 générations le maintien des formes alléliques fréquentes à rares : soit une taille de 20 à 80 individus par population d'amélioration et par zone de sélection. La population d'amélioration landaise compte plus de 400 individus, soit largement au-dessus de ces préconisations, et des standards de nombreux programmes de sélection (ex : *Pinus taeda* aux USA : population de 160, *Pinus sylvestris* en Suède : 50 par zone de sélection, en Finlande : 160 par zone de sélection, *Pinus radiata* en Australie : 300).

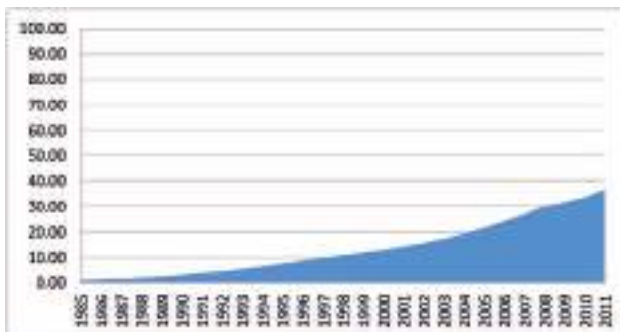
Les stratégies de sélection pour le maintien de la diversité

D'autres préconisations concernent les stratégies de sélection sur le long terme. Chez les arbres forestiers, la population d'amélioration est classiquement menée en sélection récurrente, qui permet de gérer au mieux diversité et gain génétique sur de nombreuses générations. La sélection récurrente consiste en une accumulation progressive des allèles favorables au cours des générations, par succession de cycles d'inter-croisements entre parents et de sélection des meilleurs descendants. Ce type de sélection permet de recréer une nouvelle diversité à chaque cycle de sélection, et de produire des variétés indépendantes génétiquement d'une génération à l'autre. C'est ce schéma qui a été appliqué dans le programme de sélection du pin maritime, avec une stratégie complémentaire de subdivision en lignées ou sous-groupes non apparentés. La structuration en lignées permet différentes stratégies de maintien ou d'augmentation de la diversité : optimisation des plans de croisement impliquant de façon homogène tous les

parents à chaque génération, gestion facilitée des pédigrées, maintien de la taille efficace (équivalent au nombre d'individus non apparentés) sur l'ensemble des lignées, et facilitation si besoin de l'introduction d'une nouvelle variabilité provenant des réserves des populations naturelles par exemple. A moyen terme, la gestion de la diversité dans la population d'amélioration du pin maritime pourra être encore optimisée grâce à l'apport des marqueurs moléculaires (contrôle du nombre d'allèles identiques ou ressemblance génétique entre individus). Concrètement, l'évolution de la diversité dans la population d'amélioration du pin maritime a été observée sur des caractères mesurables : cette étude a montré que la variabilité génétique s'est maintenue au cours des générations de sélection pour un caractère non sélectionné (densité du bois), tandis que pour un caractère sélectionné (croissance), elle a d'abord diminué comme attendu (phase de recrutement de la population d'amélioration à partir de la population naturelle), puis s'est maintenue dans la génération suivante. On a donc pu vérifier que la diversité ne s'est pas érodée notablement dans les premières générations de sélection. On peut affirmer aujourd'hui que **la population d'amélioration du pin maritime présente de sérieuses garanties pour le maintien des capacités adaptatives et la progression du gain génétique sur au moins 10 générations. C'est le maintien de la diversité pour le long terme qui a guidé constamment les choix stratégiques dans le programme de sélection du pin maritime, depuis la création du GPMF.**

La diversité dans les variétés améliorées

Qu'en est-il des variétés améliorées ? Contrairement à une population naturelle ou à une population d'amélioration qui doivent pouvoir se renouveler sur plusieurs générations, un peuplement issu de verger à graines n'est installé que pour une seule génération, soit 40 ans en moyenne pour le pin maritime (durée de la révolution). On peut donc accepter dans une variété améliorée destinée à fournir un gain génétique significatif sur les caractères d'intérêt sylvicole, un niveau de diversité génétique moindre, mais suffisant pour supporter les variations environnementales classiques d'un cycle de révolution. Néanmoins, les **variétés améliorées comportent elles-mêmes un fort niveau de diversité génétique**. Pour le pin maritime, il s'agit de « variétés synthétiques », c'est-à-dire un mélange de familles dont les parents sont sélectionnés. Ceci signifie que dans le lot de graines améliorées produites en verger, chaque individu est une combinaison unique de gènes. Le niveau de diversité global obtenu dépend du nombre de parents dans la variété, de leur participation homogène ou non à la



Pourcentage de la surface du massif occupée par les variétés améliorées (d'après les EAB, Agreste).

production des semences, et du taux éventuel de pollution pollinique (taux de pollen provenant de peuplements alentour). La plupart des variétés forestières sont composées d'une vingtaine de parents peu ou non apparentés, ce qui d'après des études théoriques et empiriques serait suffisant pour égaler le niveau de risque face à des aléas, d'un peuplement issu de graines non améliorées. En effet, les études théoriques (basées sur le calcul de la variabilité génétique représentée et de la probabilité d'échantillonner des allèles selon leur fréquence), ainsi que les études empiriques (basées sur l'estimation de paramètres de diversité à l'aide de marqueurs moléculaires), montrent que les vergers à graines comportant une vingtaine de parents non apparentés retiennent plus de 90 % de la variabilité génétique de la population naturelle d'origine. Seuls les allèles de faible fréquence dans la population naturelle (allèles rares) seront probablement absents dans le verger : or ces allèles rares, même s'ils peuvent potentiellement jouer un rôle important tel que la résistance à un aléa, sont de peu de valeur dans un verger à graines comme dans une population naturelle à une génération donnée, car ils ne permettraient qu'à très peu d'arbres de survivre à cet aléa. C'est pourquoi le niveau de risque encouru sur une génération sera équivalent dans leur environnement d'origine, entre la population issue de verger et la population naturelle. De tels allèles rares seraient par contre importants dans la population d'amélioration, où leur fréquence pourrait être augmentée par sélection et bénéficier aux futurs vergers, comme dans la population naturelle pour bénéficier aux générations suivantes. Pour le pin maritime, le nombre de parents non apparentés en verger est d'environ 50 % supérieur à la valeur recommandée. **La diversité est également spatiale et temporelle entre les variétés, et entre les différents matériels de reboisement utilisés.** En effet, le rythme de renouvellement du massif (environ 17 000 hectares par an hors reconstitution post-tempête), et celui de la diffusion des variétés depuis les années 70 (selon Agreste,

agreste.agriculture.gouv.fr/), ainsi que l'utilisation de matériel non amélioré en semis, permettent d'estimer qu'aujourd'hui le massif des Landes de Gascogne comporte en surface environ un tiers de variétés améliorées (en 2011-2012 : 8 % de VF1, 29 % de VF2), les deux tiers restants étant composés de matériel non amélioré de provenance locale (voir la figure ci-dessous). A l'avenir, la diversité intra-spécifique dépendra du renouvellement rapide des variétés. Maintenir la diversité à l'échelle du massif en renouvelant régulièrement et rapidement les variétés, ainsi qu'en les diversifiant, est un des objectifs du GIS GPMF. Ce renouvellement accéléré est également une nécessité au regard de l'évolution rapide attendue des conditions environnementales, due au changement climatique.

La plasticité individuelle

Enfin à l'échelle d'un individu, la plasticité est un autre moteur de l'adaptation, qui peut jouer un rôle important. La plasticité est la capacité pour un arbre (un génotype), d'ajuster sa réponse (phénotype) en fonction de l'environnement rencontré. Jusqu'à présent, le programme de sélection du pin maritime a été orienté vers la sélection de génotypes polyvalents : testés et sélectionnés dans les différents types de landes (humide, mésophile, sèche), en présence des mêmes contraintes biotiques et abiotiques que celles des populations naturelles, et évalués sur la valeur de leurs descendants à un âge correspondant au moins au tiers de la révolution. La plasticité, dans le sens d'une adaptation à différents environnements, a donc été favorisée dans les variétés actuelles. A l'avenir, ces variétés polyvalentes pourront toujours être développées. Mais il faut noter que si un type de milieu devenait prépondérant (ex : lande sèche dans le contexte du changement climatique), des variétés spécialisées pour l'adaptation et la croissance dans ce milieu édaphique sec pourraient être également proposées (voir plus loin : Pin maritime et changement climatique).

En conclusion, il faut rappeler qu'aucune protection totale n'existe vis-à-vis des aléas, y compris pour les populations naturelles. Pourtant, il apparaît aussi que **les variétés améliorées de pin maritime ne sont pas les "athlètes performants mais fragiles" que l'on imagine**, en référence aux variétés agricoles, domestiquées et sélectionnées depuis des dizaines de générations en milieu artificialisé, et à base génétique extrêmement étroite (lignées pures de blé, hybrides F1 de maïs, clones de pommes de terre, etc.). Bien au contraire, la sélection pratiquée chez le pin maritime est une sélection de populations, préservant la variabilité génétique sur le long terme, et garante de l'adaptation aux aléas.

Les variétés de pin maritime sont-elles plus sensibles à la tempête que les peuplements non-améliorés ?

Laurent BOUFFIER, INRA

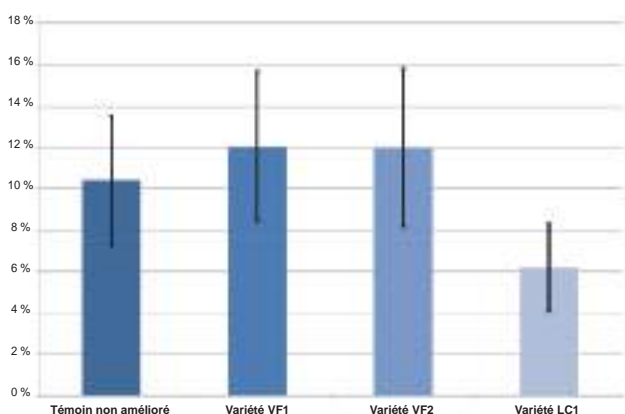
Pour répondre sans ambiguïté à cette question, il faut comparer des arbres améliorés et non améliorés de dimension équivalente lors du passage d'une tempête, afin d'éviter la confusion des facteurs « niveau d'amélioration génétique » et « taille ».

Le GIS Groupe Pin Maritime du Futur installe régulièrement des tests de comparaison de variétés, dispositifs constitués de petites placettes de différentes variétés améliorées et d'un témoin non amélioré. Suite à la tempête de 2009, des notations ont été réalisées pour évaluer la résistance des arbres au vent dans les essais présentant un taux de dégât moyen situé entre 10 et 30 % (le taux de dégât correspond à la proportion d'arbres inclinés de plus de 20° suite à la tempête).

La figure ci-dessous présente le taux de dégât moyen mesuré suite à la tempête 2009, dans quatre tests de comparaison de variétés pour :

- un témoin non amélioré,
- la variété issue des vergers de première génération (VF1),
- la variété issue des vergers de seconde génération (VF2),
- la variété Landes x Corse de première génération (LC1).

Il est intéressant de remarquer que malgré une meilleure croissance des variétés améliorées et donc, a priori, une exposition plus importante au vent, les variétés VF1 et VF2 présentent des taux de dégâts non significativement différents du témoin non amélioré. On observe également que la variété LC1 est celle qui résiste mieux sur l'ensemble des sites.



Pourcentage moyen de dégâts observés après la tempête de 2009 (arbres inclinés à plus de 20° ou renversés) dans 4 essais de comparaison de variétés âgés de 6 à 12 ans. La barre d'erreur représente +/- un écart-type.

Pour expliquer ces résultats, on peut émettre l'hypothèse que l'amélioration de la rectitude du tronc chez les variétés améliorées et en particulier chez la variété Landes x Corse permettrait une meilleure résistance au vent. Cette hypothèse est confirmée par l'analyse des relations génétiques entre caractères tels que la croissance, la forme



Différences de stabilité au vent selon les génotypes, en test de descendance (photo P. Alazard, FCBA).

de l'arbre et sa résistance au vent (estimation du degré de liaison entre caractères dû aux effets des gènes et non de l'environnement, obtenue grâce aux observations en tests de descendance). Cette analyse révèle en effet une corrélation défavorable modérée entre croissance de l'arbre et sensibilité au vent, mais aussi une corrélation favorable forte entre rectitude du tronc et résistance au vent. **Ces résultats suggèrent que plus un arbre est droit, plus il est résistant au vent.** Le lien entre rectitude et résistance à la tempête pourrait s'expliquer par un meilleur ancrage racinaire chez les arbres les plus droits. Pour mieux comprendre cette relation, des études sont en cours pour comparer les systèmes racinaires de différentes provenances et variétés.

Ainsi, malgré la limite méthodologique due à la comparaison des parcelles améliorées et non améliorées à des stades de développement différents (même âge et mêmes conditions de milieu mais croissance supérieure pour les variétés améliorées), nos résultats montrent que les variétés améliorées ne sont pas plus sensibles à la tempête que les peuplements non améliorés. Au vu des relations génétiques entre caractères (rectitude du tronc et résistance au vent), on peut même supposer qu'à stade de développement égal, les variétés améliorées seraient plus résistantes au vent que le matériel non amélioré. De plus, la croissance supérieure chez les variétés ne peut pas être interprétée comme une sensibilité accrue au vent, car elle se traduit *in fine* par un raccourcissement de la durée des rotations, et donc indirectement par une moindre exposition au risque de survenue d'une tempête. En conclusion, les deux critères principaux de sélection du pin maritime (croissance et rectitude du tronc) semblent plutôt favorables à la résistance au vent, soit directement pour la stabilité, soit indirectement pour la moindre exposition au risque tempête.

Pin maritime et changement climatique : quelles stratégies de sélection pour l'avenir ?

Laurent BOUFFIER, INRA ; Annie RAFFIN, INRA

Les modèles climatiques s'appuyant sur différents scénarios d'augmentation de la concentration des gaz à effets de serre, montrent une évolution du climat pour le sud-ouest de la France durant les prochaines décades, avec une élévation de la température de l'air s'accompagnant pour la plupart des modèles d'une intensification des sécheresses en été (ex : moins 40 à moins 60 % de précipitations en été dans le sud ouest, à l'horizon 2071-2100⁴). Il est donc important de connaître les capacités d'adaptation et de maintien de la production des variétés actuelles, et de préparer les variétés futures aux changements climatiques.

Les modèles montrant une chute de la productivité forestière sur le massif consécutive au réchauffement climatique, sont basés sur les normes de réaction des ressources génétiques actuelles. Or les arbres forestiers, grâce à une forte diversité génétique, sont capables d'adaptation (voir page 5). Le pin maritime, montre lui aussi une forte diversité génétique, et dispose d'un contexte biologique favorable pour une adaptation à un environnement changeant. L'espèce fait partie des pins méditerranéens, adaptés au climat caractéristique de leur zone de répartition : des étés chauds et secs et des hivers doux et humides, soit les caractéristiques qui seront accentuées dans le cadre de l'évolution climatique attendue dans le sud-ouest de la France. Dans son aire naturelle (voir la carte ci-contre), le pin maritime est présent sur une gamme de milieux contrastés en particulier pour les conditions hydriques : depuis des zones avec plus de 1 700 mm de précipitations annuelles et sans saison sèche⁵ (climat océanique du littoral de la Galice), à des zones avec moins de 400 mm et plus de 5 mois de saison sèche (climat typiquement méditerranéen de l'île de Pantelleria près de la Sicile, ou de la Sierra de Oria au sud-est de l'Espagne). Une forte variabilité interprovenance pour les caractères adaptatifs est donc disponible chez cette espèce, et exploitable en sélection. La provenance landaise, la plus nordique de l'aire de répartition, est située dans un climat plutôt océanique et sans saison sèche régulière. Elle présente néanmoins une bonne adaptation à une sécheresse estivale modérée. Lorsqu'elle est installée en tests dans des conditions plus méditerranéennes (dans le sud-est de la France ou au centre de l'Espagne, avec des saisons sèches de 2 à 3 mois), elle montre une bonne survie et des performances

de croissance pouvant être supérieures aux provenances locales (ex : dans les Maures). La provenance landaise, étant capable de s'adapter à différents environnements aurait donc une bonne plasticité, là encore exploitable en sélection. Les ressources génétiques naturelles de cette provenance, base actuelle du programme de sélection, sont conservées *in situ* (Unités Conservatoires en dune), soumises aux pressions de sélections naturelles et disponibles pour fournir si besoin de nouveaux géniteurs au programme d'amélioration.

Les variétés de pin maritime actuelles, destinées au massif des Landes de Gascogne, n'ont pas été spécifiquement sélectionnées pour l'adaptation aux milieux secs. Dès les années 1960, au démarrage du programme d'amélioration, la stratégie de sélection du pin maritime a été orientée vers la création de variétés dites polyvalentes c'est-à-dire adaptées aux différentes conditions pédoclimatiques du massif des Landes de Gascogne. Les tests d'évaluation des variétés ont confirmé leur supériorité par rapport aux témoins non améliorés en termes de production et de rectitude du fût quels que soient les types de sols (landes humides à sèches) et les conditions de sylviculture. Cette polyvalence est rassurante en prévision des changements climatiques annoncés. De nouveaux dispositifs permettront bientôt d'évaluer les variétés améliorées existantes dans des climats plus secs (région méditerranéenne) mais également dans des zones plus septentrionales (région Centre, Bretagne) en prévision d'une éventuelle extension de la zone de plantation du pin maritime.

Les variétés améliorées des générations futures, qui ne seront disponibles qu'après 2025 et seront la base de la production du massif en 2050 et au-delà, devront quant



Carte de l'aire naturelle du pin maritime (source Euforgen).

(4) Selon le modèle Aladin, scénario A2, données obtenues dans le projet ANR SCAMPEI (ANR-08-VULN-0009-01) sur lequel on trouvera des informations à l'adresse <http://www.cnrm.meteo.fr/scampeil/>.

(5) La saison sèche est définie dans les diagrammes ombrothermiques de Gaussen et Bagnouls comme le nombre de mois pendant lesquels les précipitations en mm sont inférieures à deux fois la température moyenne en °C.

à elles, intégrer dès la phase de sélection des critères orientés vers l'adaptation aux milieux secs. Le programme de création variétale devra mettre en œuvre des stratégies innovantes, à même d'assurer une bonne adaptation à un environnement changeant, en termes de survie et de maintien de la production. Ces stratégies sont diverses : élargir la diversité testée en incluant des provenances adaptées aux milieux secs, sélectionner des géniteurs spécialisés pour l'adaptation à ces milieux, accélérer les cycles de sélection pour suivre l'évolution rapide du climat, ainsi qu'identifier des critères de sélection liés à la résistance à la sécheresse et les gènes contrôlant ces caractères.

Elargir la diversité testée : On a vu que la provenance landaise dispose déjà d'une bonne capacité adaptative et



Etude la croissance en relation avec la disponibilité en eau : capteur de croissance radiale, dans une parcelle suivie simultanément pour différents paramètres environnementaux (photo R. Segura, INRA).

pourrait être ré-échantillonnée pour élargir la diversité de la population d'amélioration, en sélectionnant de nouveaux géniteurs dans les Unités de Conservation des ressources naturelles si besoin. Dans le cadre d'un réchauffement climatique très rapide, les gestionnaires forestiers peuvent également envisager de substituer la provenance locale par des ressources génétiques déjà adaptées à un climat plus sec, notamment dans le cas de dépérissements généralisés. Dans cette éventualité, les provenances plus méditerranéennes de pin maritime pourraient être utilisées en sélection pour le reboisement dans le massif des Landes de Gascogne, à condition de présenter aussi un niveau de résistance au froid suffisant pour supporter un épisode hivernal extrême, toujours possible même si en moyenne les températures augmentent. C'est pourquoi l'hybridation de provenances du sud avec la provenance locale landaise résistante au froid est préférée. Un premier test d'hybrides inter-provenances avait montré dès les années 1990, l'intérêt des combinaisons Landes x Maroc et Landes x Portugal, en plus des Landes x Corse déjà connus. Des géniteurs performants en survie et croissance ont été sélectionnés dans des provenances du Maroc évaluées soit dans le massif aquitain, soit dans les Maures (constitution d'une population d'amélioration marocaine, voir page 5). Un programme de test de croisements inter-provenances (Landes x Portugal, Landes x Maroc) a été initié, à partir de géniteurs performants identifiés. Enfin les provenances espagnoles, *a priori* les plus résistantes à la sécheresse estivale et peu évaluées dans les conditions du massif aquitain jusqu'à aujourd'hui, seront testées prochainement, en comparaison avec les autres matériels disponibles. A terme, ce travail devrait permettre d'enrichir la population d'amélioration actuelle avec une nouvelle diversité répondant mieux au climat futur.

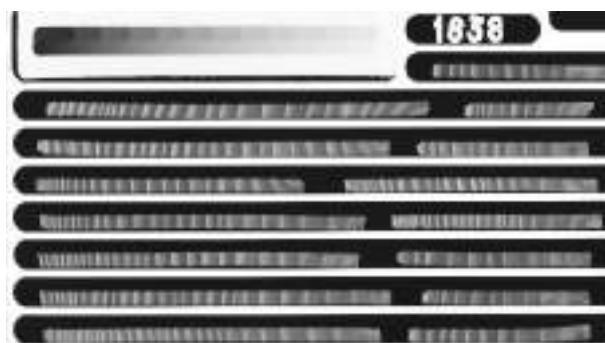
Sélectionner des géniteurs spécialisés : Dans l'idéal, il faudrait évaluer les géniteurs dans les conditions pédoclimatiques qui seront celles des variétés du futur, en déplaçant la zone de sélection par exemple vers le sud de façon à anticiper le climat à venir. Mais dans le cas du pin maritime dans le massif des Landes de Gascogne, le type de sol (sableux, pratiquement sans réserve hydrique utile, pauvre en phosphate et en matière organique) ainsi que certaines conditions hivernales (froid occasionnel, hydromorphie), jouent autant sur les caractères adaptatifs que la sécheresse estivale : le risque serait alors de perdre certains caractères comme la résistance au froid ou à l'anoxie en cherchant à augmenter la tolérance à la sécheresse. De plus, déplacer la zone de sélection en dehors du milieu naturel risque de séparer la population de

son cortège parasitaire habituel, et là aussi d'entraîner d'éventuelles pertes de résistance. Pour ces raisons, la solution envisagée aujourd'hui reste d'évaluer les géniteurs dans la zone d'utilisation des variétés, mais en privilégiant à l'avenir les sites les plus secs. Le réseau de dispositifs actuel permet d'évaluer les performances de la population d'amélioration notamment en lande sèche. Il serait donc possible à court terme de basculer d'une sélection de géniteurs polyvalents sur les différents types de lande vers une sélection de géniteurs plus spécifiquement adaptés à des sols secs. Inter-croiser aux générations suivantes ces géniteurs performants en milieu sec permettra de fixer dans les descendants les caractères d'adaptation que l'on recherche, plutôt que de favoriser la polyvalence et de recombinaison à chaque génération des caractères parfois antagonistes.

Accélérer les cycles de sélection : Il faut jusqu'à 30 ans entre l'installation des tests de nouveaux géniteurs et l'arrivée sur le marché de la variété dont ils seront la base (voir page 3) : ceci est dû aux délais nécessaires à l'obtention d'une nouvelle génération de géniteurs, puis à l'évaluation de leur valeur génétique (tests de leurs descendants), et à la phase d'installation du verger. Or la valorisation de l'ensemble des mesures accumulées sur plusieurs générations de sélection augmente la précision de l'estimation de la valeur génétique de chaque arbre. Grâce à ces acquis et à de nouvelles méthodologies en sélection, il sera bientôt possible d'accélérer les cycles de sélection, par exemple avec un objectif d'une quinzaine d'années maximum par cycle. Cette accélération est nécessaire en regard de la vitesse des changements climatiques annoncés, car les variétés doivent être adaptées à des conditions environnementales qui seront différentes de celles d'il y a trente ans, mais aussi en regard de la diversité génétique à maintenir sur l'ensemble du massif, car les variétés doivent être diversifiées dans le temps et dans l'espace pour assurer un niveau de risque acceptable.

Développer de nouveaux critères de sélection : Des recherches sont entreprises pour identifier de nouveaux critères de sélection en relation avec la tolérance à la sécheresse. Des études sont menées notamment sur l'efficacité d'utilisation de l'eau (eau nécessaire pour produire une quantité de biomasse donnée), sur la résistance à la cavitation (aptitude liée à la résistance à des sécheresses intenses), et sur la plasticité des arbres (capacité d'un individu à réagir différemment à des environnements variés). Ce dernier critère est probablement le plus prometteur pour le programme de sélection. En effet les arbres formant un nouveau cerne de

bois chaque année, l'analyse des cernes en parallèle avec les données climatiques enregistrées sur les mêmes années, révèle des comportements différents d'un arbre à l'autre, pour la formation de bois en année sèche ou humide. Cette « dendroplasticité » (plasticité de la formation du bois en réponse aux variations du milieu) peut être évaluée rétrospectivement, par l'étude de carottes de bois prélevées sur les tests de géniteurs du programme d'amélioration (étude en cours). Le développement de ce nouveau critère pourrait être un outil intéressant pour identifier les génotypes les mieux adaptés au climat futur, car il serait lié à la fois à la capacité adaptative des arbres en termes de survie, mais aussi à leur capacité de production en milieu sec.



Radiographie aux rayons X de carottes de bois, permettant d'analyser la formation des cernes annuels de croissance de l'arbre (dendroplasticité). (photo L. Bouffier, INRA).

Enfin **l'étude du génome du pin maritime pourrait apporter, à plus long terme, des outils complémentaires à la sélection classique**, pour la création de variétés adaptées aux futures conditions environnementales. Une application possible serait par exemple l'identification de marqueurs liés aux gènes impliqués dans l'adaptation à la sécheresse, permettant ainsi d'améliorer la précision de la sélection sur ce critère.

Plusieurs pistes sont donc actuellement explorées, avec pour objectif la création de variétés de pin maritime adaptées au climat à venir, avec un niveau de production acceptable. Le contexte biologique favorable de l'espèce, l'existence d'un programme de sélection ayant acquis des connaissances et des données sur plusieurs générations, la capacité à adopter des stratégies innovantes en sélection, sont des atouts non négligeables dans ce défi. Il n'en reste pas moins d'importantes incertitudes, notamment concernant l'ampleur et la vitesse du changement attendu, ou les effets secondaires tels que l'évolution du cortège parasitaire sous l'effet du climat. Les stratégies de sélection devront donc évoluer constamment en fonction de ces paramètres.

Peut-on sélectionner pour la résistance aux pathogènes ou aux ravageurs ?

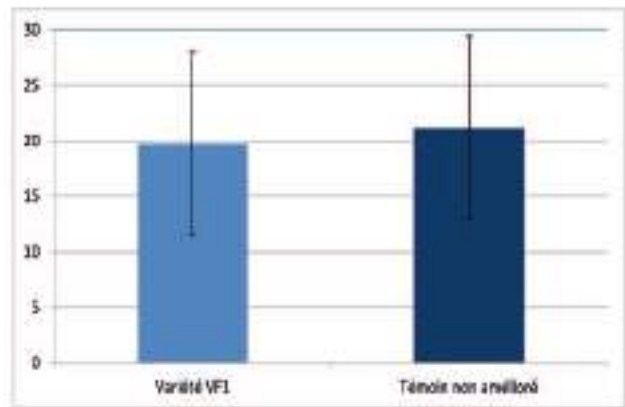
Annie RAFFIN, INRA

Les variétés améliorées, à diversité génétique nécessairement réduite par comparaison aux populations naturelles, et sélectionnées pour la croissance prioritairement, sont souvent vues comme des populations potentiellement plus sensibles aux attaques de pathogènes ou ravageurs. Des études théoriques des mécanismes de l'évolution des populations tendent à montrer que la résistance aux bio-agresseurs a un coût, soit direct en termes de croissance, soit indirect en terme évolutif (adaptation), sans quoi la sélection naturelle favoriserait toujours les génotypes les plus résistants. Ainsi les génotypes les plus performants en termes de croissance seraient aussi plus sensibles aux pathogènes. Ceci s'expliquerait par l'obligation des organismes à partager leurs ressources limitées entre croissance, reproduction et résistance aux agresseurs (principe de l'allocation des ressources). Un certain nombre d'études expérimentales tentent de démontrer cette théorie, mais la part de la perte soit de croissance soit de résistance attribuable à ces coûts est souvent difficile à distinguer de différents phénomènes tels que la dérive génétique, la réduction de la base génétique, la dépression de consanguinité. De plus, **cette tendance n'a pas été démontrée dans les programmes d'amélioration des arbres forestiers lorsque sélection et utilisation des variétés se réalisent dans la même zone et en présence du même cortège parasitaire.** Au contraire, des exemples inverses existent, où les familles les plus vigoureuses sont aussi les plus indemnes d'attaques (ex rouille suisse chez le Douglas, rouille fusiforme chez *Pinus taeda*, pissodes chez *Picea glauca* et *engelmannii*).

Dans le cas du pin maritime, espèce autochtone du littoral aquitain, en dehors des crises sanitaires post-tempête affectant l'ensemble des populations naturelles ou améliorées, les situations de fortes attaques ou épidémies n'ont pas été observées. Compte tenu du caractère récent de la sélection chez le pin maritime (deux générations de sélection), de l'échantillonnage large de la population d'amélioration au sein de la population naturelle, des précautions prises pour le maintien de la diversité dans le programme de sélection, de l'implantation des dispositifs d'évaluation des géniteurs au cœur du massif et en présence du cortège parasitaire habituel du pin maritime, le niveau de tolérance des variétés vis-à-vis de ces pathogènes a de fortes chances d'égaliser celui du matériel non amélioré (cf page 6).

Ceci peut être vérifié en test de comparaison de variétés améliorées par rapport au matériel non amélioré (dispositifs installés et évalués régulièrement par le GPMF). Ainsi par exemple, les observations dans ces

dispositifs ne montrent aucune tendance à une plus grande sensibilité des variétés améliorées pour les attaques de la pyrale du tronc, malgré une corrélation défavorable au niveau individuel, entre volume du tronc et taux d'attaque par la pyrale.



Pourcentage moyen d'arbres atteints par la pyrale (*Dioryctria sylvestrella*) dans 5 dispositifs âgés de 12 à 17 ans, pour la variété VF1 et le témoin non amélioré. La barre d'erreur représente +/- un écart type.

Ce constat est rassurant en première approche pour les variétés améliorées. Il ne s'agit pourtant pas de s'en contenter : au minimum, chaque dispositif du programme d'amélioration mesuré pour les critères de croissance fait aussi l'objet de notations d'état sanitaire, de façon à pouvoir éliminer à chaque étape de sélection les familles ou individus les plus sensibles aux ravageurs ou pathogènes identifiés. Idéalement, chaque fois qu'un critère de sélection pour la tolérance aux aléas biotiques est disponible (mesurable en routine et héritable), ce critère peut être intégré dans le programme de sélection, de façon à maintenir un niveau de résistance au minimum égal à celui des populations naturelles. Cependant quel que soit le pathogène, la résistance aux bio-agresseurs est un caractère complexe à sélectionner, nécessitant de longues expérimentations d'inoculation en conditions contrôlées, ou bien de très nombreuses observations en conditions naturelles si les taux d'attaques sont significatifs, et produisant des résultats souvent trop tardifs en cas d'épidémie. C'est pourquoi seuls les pathogènes causant de lourdes pertes (ou pour lesquels ces pertes sont très probables) peuvent réellement être pris en compte en sélection, lorsqu'aucune méthode de lutte préventive voire curative n'est disponible. Des succès importants ont été obtenus dans plusieurs programmes d'amélioration (ex : résistance de l'Epicéa de Sitka au pissode et au puceron de l'épinette, de *Pinus monticola* à la rouille vésiculeuse du pin blanc, de *Pinus taeda* à la rouille fusiforme, de *Pinus radiata* à *Dothistroma*, etc ...).

Dans le cas de la rouille courbeuse du pin maritime, un test d'inoculation contrôlée en laboratoire sur des rameaux excisés, permet de vérifier le niveau de sensibilité d'un individu, par comparaison à des témoins sensibles connus. Ce test a été utilisé lors de la constitution de la variété VF3 : les géniteurs plus sensibles que les témoins n'ont pas été retenus dans la composition finale de cette variété.

Pour le Fomès et l'Armillaire, la variabilité génétique et la sélection de génotypes tolérants sont étudiées en aire de phénotypage (inoculations contrôlées), et ces études devraient aboutir à terme à la mise au point de techniques applicables au programme d'amélioration.

Le nématode du pin est un pathogène invasif originaire d'Amérique du Nord où il ne provoque pas de dégâts. Introduit au Portugal en 1999, il représente la plus grave menace sanitaire pour les pinèdes européennes, compte tenu des mortalités rapides et fortes qu'il entraîne chez les espèces sensibles. Au Japon où il est présent depuis 1905, des études ont montré une variabilité génétique pour la résistance au nématode entre espèces de pins, ainsi qu'entre familles ou individus d'une même espèce. Un programme de sélection pour la résistance, basé sur un test d'inoculation contrôlée, y a débuté dans les années 1980 (sur *P. densiflora* et *P. thunbergii*) et a permis de créer des vergers à graines dont le matériel de base présente un niveau de résistance égal ou supérieur à celui de l'espèce résistante témoin (*P. taeda*). Des programmes équivalents ont été entrepris en Chine où le nématode est également présent (sur *P. massoniana*) et au Portugal (sur *P. pinaster*). En France, ce pathogène invasif est un organisme de quarantaine impliquant des expérimentations en milieu confiné de haut niveau de sécurité. A moyen terme, des études basées sur le test d'inoculation mis au point au Japon, soit en milieu confiné en France, soit en zone contaminée au Portugal, permettront d'évaluer la sensibilité de différentes origines génétiques du pin maritime (provenances, matériel amélioré et non amélioré) ainsi que de les comparer à d'autres espèces ou hybrides de pins.



Expérimentation d'inoculation contrôlée de Fomès sur jeunes plants de pin maritime (photo F. Labbé, INRA).

Dans tous les cas, il faut noter que les variétés améliorées pour les caractères de résistance ne peuvent pas suffire à régler tous les problèmes sanitaires, car des résistances même de large spectre peuvent être contournées si la pression du pathogène est trop forte. Des mesures sylvicoles et sanitaires visant à limiter la diffusion du pathogène et à favoriser la vigueur des arbres, sont des éléments importants, ainsi que la biodiversité sous forme d'îlots ou de lisières feuillues, favorisant la santé des plantations de résineux (voir Cahier n°2 : Situation sanitaire et Diversification). **Mais la sélection pour les caractères de résistance, dès lors qu'elle est envisageable (test d'inoculation, caractère héritable, gain génétique possible sur une résistance à large spectre), doit être entreprise dès que possible car elle est un élément indispensable d'une lutte intégrée. Enfin la durabilité de ces résistances doit être prise en compte dès la sélection et le déploiement des variétés, en mettant en œuvre les stratégies adaptées (résistance multigénique, variabilité spatiale et temporelle des variétés diffusées).**

► Pour aller plus loin

- L'amélioration génétique du pin maritime en Aquitaine, une réussite exemplaire. / D. Merzeau in Forêt entreprise, n° 148 (01/11/2002)
- Fiche technique pour la conservation génétique du pin maritime, EUFORGEN, disponible sur le site du ministère de l'Agriculture : <http://agriculture.gouv.fr/conservation-des-ressources>.
- La gestion de la variabilité génétique dans le programme d'amélioration du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Bouffier L., Raffin A., Kremer A. (2009) Revue Forestière Française 61 (4) : 369-388.

Quelles alternatives au pin maritime ?

Patrick PASTUSZKA, INRA

Depuis plus de 50 ans, les acteurs de la recherche, du développement et de la gestion forestière, ont réalisé de nombreuses introductions d'espèces exotiques dans les Landes de Gascogne ; il s'agissait d'en évaluer le comportement en termes d'adaptation et de production forestière, dans l'espoir de trouver une essence alternative au pin maritime. Force est de constater aujourd'hui, qu'aucune espèce « miracle » ne présente un niveau d'adaptation comparable au pin maritime, dans les conditions stationnelles variées et difficiles des Landes de Gascogne (de la dune à la lande humide), tout en assurant une productivité moyenne proche de 10 m³/ha/an de bois marchand.

Toutefois, certaines essences se sont montrées particulièrement adaptées à certains milieux, dans lesquels elles sont susceptibles d'atteindre une productivité fort intéressante. A ce titre, on peut citer le pin taeda, les eucalyptus, le robinier, le chêne rouge d'Amérique ou le séquoia.

Dans le cadre du changement climatique, la question de l'adaptation des écosystèmes forestiers actuels se pose très clairement. Même si les scénarios climatiques issus des modèles ne permettent pas toujours de prédire et quantifier les stress auxquels nos essences forestières seront soumises, il y a consensus sur une élévation de la température moyenne (et des maximums), accompagnée d'une sécheresse accrue en période de végétation. Ainsi, se développent un certain nombre de programmes de recherche dont les objectifs sont l'évaluation de l'adaptation des essences forestières au changement climatique et/ou l'apport des écosystèmes forestiers pour l'atténuation de ce changement.

En Aquitaine et sur la façade atlantique, deux projets majeurs abordent ce sujet : Le projet REINFFORCE coordonné par l'EFI Atlantic et soutenu par l'UE (projet INTEREG B) et le projet CLIMAQ, coordonné par le CRPF, et soutenu par la Région Aquitaine dans le cadre de son plan CLIMAT. Au sein de ces 2 projets, une tâche centrale concerne l'installation de « nouveaux arboretums d'élimination », dans des conditions stationnelles variées.

Ainsi une quarantaine d'espèces indigènes et exotiques, seront suivies et évaluées (adaptation, croissance, santé) dans les conditions climatiques actuelles et à venir. Une nouvelle fois, il s'agira de savoir si des espèces non autochtones peuvent se révéler mieux adaptées aux conditions de demain, et constituer ainsi la base de « nouveaux écosystèmes forestiers ».

LE PIN TAEDA

Pierre ALAZARD, FCBA

Le pin taeda (*Pinus taeda*) ou pin à l'encens est la plus importante des quatre espèces de pin à trois feuilles (*Southern Pines*) qui se partagent la forêt résineuse du sud-est des Etats-Unis. Son aire naturelle est très vaste ; elle s'étend sur plus de 10 millions d'hectares, de 25° (Floride) à 38° de latitude nord (Delaware) et de 75° à 97° de longitude Ouest. Dans cette aire, le pin taeda apprécie particulièrement les sols argileux profonds et frais mais on le trouve sur une très grande variété de sols acides : depuis les régions marécageuses et sablonneuses de la grande Plaine Côtière (*Atlantic coastal plain*) rappelant les sols de la lande, jusqu'aux vieux sols évolués du plateau du *Piedmont*.

Le matériel végétal

Les sources génétiques utilisées en France sont bien adaptées aux conditions climatiques locales ; depuis plus de 20 ans, les graines ont été importées des zones les plus favorables de l'aire naturelle (nord-est). Actuellement, cette importation n'est plus possible du fait de la présence dans l'aire naturelle d'un champignon pathogène considéré comme parasite de quarantaine en France (*Fusarium circinatum*) : on récolte donc la graine sur les peuplements classés français dont on a vérifié l'origine. Pour satisfaire les futurs besoins, des vergers à graines ont été créés (vergers de clones et de familles) ; un nouveau verger sera installé avec les clones sélectionnés dans les meilleures descendance issues de l'aire naturelle.

Exigences stationnelles

Le choix de la station est un élément déterminant pour la réussite d'un reboisement en pin taeda en Aquitaine. La station doit être bien alimentée en eau sans être hydromorphe. Le pin taeda est très bien adapté aux terres agricoles et aux meilleures stations résineuses hors du massif landais (sol acide à texture légère, bien drainé et profond) où il peut se substituer au pin laricio de Corse. Dans le massif landais il doit être réservé aux meilleures stations du pin maritime ; les sites les plus favorables sont les landes mésophiles, les landes humides drainées et les anciens champs. Il ne faut pas l'utiliser sur les landes sèches et les landes humides non drainées.

Intérêt et limites de l'utilisation du pin taeda

Le principal avantage du pin taeda est sa remarquable rectitude basale et sa capacité à résister aux vents violents : lors des deux tempêtes de 1999 et 2009, peu de peuplements ont subi des chablis ou des volis ; cette remarquable stabilité s'expliquerait notamment par un système racinaire très puissant capable de traverser la couche d'aliôs.

Les suivis phytosanitaires ont permis de caractériser son comportement vis-à-vis du cortège phyto-parasitaire présent en Aquitaine : le pin taeda est moins sensible que le pin maritime à la pyrale du tronc et à la rouille courbeuse ; en revanche, il est plus sensible que le pin maritime à l'hylobe, aux scolytes, à la chenille processionnaire et au gibier. C'est la sensibilité aux scolytes qui constitue aujourd'hui le principal frein au développement de l'espèce : cependant une surveillance stricte et une intervention immédiate sur les premiers foyers d'infection permettent de limiter fortement la propagation des dégâts lors d'une attaque ; le stockage de piles de bois en bordure de peuplements de pin taeda est à proscrire.

Enfin, notons que le pin taeda est un peu plus sensible que le pin maritime à la sécheresse estivale. Il est également plus sensible au froid au moment de la plantation, en cas de gel précoce d'automne (problème de lignification des plants en pépinière).

Sylviculture du pin taeda en Aquitaine

La sylviculture du pin taeda en Aquitaine est, en l'absence de références propres sur le long terme, calquée sur celle du pin maritime ; de ce fait les travaux de reboisement, les densités initiales et les itinéraires sylvicoles sont similaires à ceux du pin maritime. Une sylviculture plus adaptée à son niveau de tolérance à la compétition serait sans doute souhaitable. Bien que le pin taeda doive être réservé aux stations les plus fertiles du massif landais et de sa périphérie, une attention toute particulière doit être portée à la fertilisation : le sylviculteur ne doit pas faire l'impasse sur cette opération car le pin taeda réagit très vite à un manque de phosphore (fort jaunissement et faible croissance).

Productivité du pin taeda

Le pin taeda en Aquitaine a une très forte capacité de production en biomasse permettant de valoriser les stations les plus riches. Les productions attendues sont proportionnelles à la fertilité des sols et dépassent souvent celles du pin maritime : sur les sites adaptés (anciens champs, landes mésophiles, landes humides bien drainées) une production moyenne de 15 à 20 m³/ha/an est tout à fait envisageable avec une rotation inférieure à 30 ans.

Caractéristiques technologiques

Les caractéristiques mécaniques du bois (densité, module d'élasticité et module de rupture) du pin taeda en Aquitaine sont comparables à celles du pin taeda aux Etats-Unis dans les mêmes conditions de sylviculture. Les planches sont nettement plus « souples » que celle du pin maritime, mais plus résistantes à la rupture. Le classement d'aspect du pin taeda (classement menuiserie) est



Peuplement de pin taeda dans le massif des Landes de Gascogne (photo P. Alazard, FCBA).

comparable à celui du pin maritime de ligniculture. Le principal défaut du pin taeda est la présence plus fréquente que pour le pin maritime de nœuds avec « entre écorce ». Les tests industriels confirment la possibilité d'utiliser le pin taeda sur les marchés habituels du pin maritime (palettes, emballage, bois décor...) ; par contre, il n'est pas conseillé dans les usages de structure (charpente).

Un programme de recherche, supporté par la filière et soutenu par le Conseil Régional d'Aquitaine (projet Taedaq) est en cours de réalisation : il a pour objectif l'étude des différentes composantes de la densité du pin taeda (effet sylvicole et variabilité génétique) afin de déterminer les schémas sylvicoles adaptés à cette espèce et de sélectionner une population d'amélioration ciblée sur ce critère.

Malgré sa sensibilité aux scolytes et l'incertitude sur son comportement dans le cadre du changement climatique, le pin taeda, compte tenu de sa forte aptitude à résister aux vents violents et de sa capacité de production, occupe une place de premier plan parmi les espèces alternatives au pin maritime.

L'EUCALYPTUS

Pierre ALAZARD, FCBA

L'intérêt de cette essence s'explique par sa croissance remarquable (dans le cas des espèces utilisées en sylviculture : arbre d'environ 25 m de hauteur à 10 ans, et pouvant atteindre 35 à 40 m à l'âge adulte en Europe). La plupart des espèces rejettent de souche après coupe et peuvent donc être conduites en taillis, en rotations successives. L'Eucalyptus est ainsi apte à créer rapidement une ressource importante et renouvelable de biomasse.

Le matériel végétal

Avec plus de 700 espèces, ce genre exotique principalement originaire d'Australie, possède une grande diversité. Si les espèces les plus productives sont réservées aux pays de l'hémisphère sud ou du sud de l'Europe, les espèces les plus « montagnardes » sont capables de s'acclimater avec succès dans le sud de la France. En 35 ans de recherche, l'AFOCEL (aujourd'hui FCBA) a sélectionné les espèces les plus tolérantes au gel et les plus productives. Deux « espèces » ont été identifiées comme potentiellement intéressantes :

- *E. gunnii* est une espèce qui provient des zones les plus froides de l'aire naturelle, sur le plateau central de Tasmanie entre 600 et 1 200 m d'altitude (récolte Marien 1984 et Cauvin 1987) ; c'est une espèce très résistante au froid mais son niveau de croissance est assez faible surtout comparativement au pin maritime.
- *E. x gundal* est un hybride naturel entre deux espèces dites « montagnardes » : *E. gunnii* (cf ci-dessus) et *E. dalrympleana* (alpes australiennes et régions froides de Tasmanie). Les performances en croissance de cet hybride sont remarquables, justifiant son utilisation en reboisement dans le sud ouest de la France, malgré un niveau de résistance au froid moindre comparativement à *E. gunnii*. Les clones d'*E. x gundal* ont été sélectionnés sur des parcelles expérimentales françaises au début des années 1980. Les meilleurs sujets ont été multipliés par bouturage horticole. Les clones d'*E. x gundal* les plus performants (clones homologués 208 et 645) allient d'excellentes capacités de croissance à une bonne tolérance au gel tant qu'on réserve les plantations aux zones à faible risque climatique. Les gels exceptionnels des années 1985/86 (- 21° C à - 25° C dans le Sud Ouest en Janvier 1985) ont causé la destruction de plus de 80 % des reboisements, mais la majorité de ceux-ci ont rejeté de souche : ces peuplements sont actuellement en 2^{ème} voire 3^{ème} rotation. La production actuelle de plants d'Eucalyptus *x gundal* est assurée par la multiplication végétative de clones ; cette voie est privilégiée car elle optimise les gains pour la croissance et la résistance au froid.

Exigences stationnelles d'*E. x gundal*

Les sols acides des stations de plaine et de l'étage collinéen d'altitude moyenne (jusqu'à 400 m) conviennent à cet hybride (pH : 4,5 à 7,5). *E. x gundal* supporte toutes les textures de sols et diverses conditions de richesse chimique des sols, mais ne tolère pas les terrains calcaires surtout en présence de calcaire actif (sensibilité à la chlorose), ni les conditions trop desséchantes ou trop hydromorphes.

Du point de vue des conditions climatiques, le risque gel représente la plus grande menace. Les clones hybrides supportent des températures hivernales de l'ordre de - 12° C, mais les très jeunes boisements présentent une sensibilité plus grande, notamment lors des gels précoces d'automne. L'*E. x gundal* s'adapte à des niveaux de pluviosité moyens, de l'ordre de 600 à 800 mm/an, mais avec une productivité diminuée.



Cartographie de la contrainte climatique pour l'*Eucalyptus x gundal* (communes susceptibles d'accueillir des plantations vis-à-vis du risque gel : en vert).

On trouve d'excellentes stations à Eucalyptus sur les landes à ajoncs et genêts des coteaux de Gascogne et du Comminges, sur les terrasses supérieures de la vallée de Garonne et sur le pourtour des Landes. L'extrême sud

ouest du pays (Chalosse, Béarn et Pays Basque) est très favorable à cette espèce avec un climat chaud et très pluvieux (1 200 à 1 500 mm/an).

Intérêts et limites de l'utilisation de l'Eucalyptus

L'eucalyptus est assez sensible au vent mais le recépage des arbres permet de sauver les parcelles atteintes.

En France, le risque phytosanitaire dans les boisements d'Eucalyptus est faible, mais pourrait s'accroître par l'apparition d'un cortège parasite sans le cortège d'auxiliaires associés. Actuellement, deux insectes représentent un risque : *Phoracantha semipunctata* et *recurva* (insectes du bois qui creusent des galeries sous l'écorce, entraînant la mort rapide de l'arbre ; très présents en zone méditerranéenne), et *Gonipterus scutellatus* (charançon de l'Eucalyptus, espèce qui provoque des dégâts sur les feuilles, présent sur le bassin méditerranéen). En outre, l'Eucalyptus, notamment l'espèce *gunnii*, est sensible aux dégâts de gibier.

Sylviculture de l'Eucalyptus et utilisation du bois

L'eucalyptus peut être conduit selon le système du Taillis à courtes rotations (TCR). L'avantage principal de ce système est celui du taillis simple : une succession de rotations, sans replantation, sans travaux intermédiaires, sans coûts supplémentaires d'une rotation à l'autre. Les eucalyptus sont particulièrement bien adaptés à cette méthode de culture avec une très forte capacité à rejeter de souche. Après travail du sol et fertilisation en phosphore à 100 unités/ha, la plantation s'effectue généralement à une densité de 1 000 ou 1 250 plants/ha, soit des espacements de 4 m x 2,50 m ou 4 m x 2 m. La durée des rotations de TCR est de 10 à 12 ans et il est courant de réaliser trois à quatre rotations avec le même ensouchement ; à chaque rotation on récolte environ 200 tonnes/ha de bois.

Le bois a une vocation essentiellement tournée vers la production de pâte à papier mais il peut aussi être valorisé en bois énergie ; les clones utilisés ne conviendraient pas au sciage.

Depuis quelques années, une nouvelle dynamique a été impulsée aux études concernant l'Eucalyptus pour répondre aux futurs besoins en bois énergie et/ou au changement climatique. Dans le cadre du plan climat Aquitain, le projet CLIMAQ piloté par le CRPF, a pour objectif sur cette thématique de sélectionner de nouveaux clones afin d'élargir la zone potentielle de reboisement (amélioration de l'adaptation au froid), et d'optimiser les conditions de multiplication des clones afin de diminuer les coûts de production, voire d'envisager de nouvelles voies de production de plants par semis. Cette action se poursuit dans le cadre d'un projet (EUCAQ soutenu par le



Peuplement d'Eucalyptus dans le sud des Landes (photo P. Alazard, FCBA).

Conseil Régional d'Aquitaine) : celui-ci a pour objectif la sélection et l'évaluation des nouveaux clones (tests d'homologation) et de démarrer un programme de croisements afin de recombinaison les différentes populations entre elles.

LE ROBINIER FAUX ACACIA : UN BOIS DUR À CROISSANCE RAPIDE

Dominique MERZEAU, IDF-CPFA

Le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia* L.) est la première essence forestière importée du continent américain (Appalaches) en Europe. Implanté en France depuis plus de quatre siècles, il a fait la preuve de sa bonne adaptation à nos sols et à nos climats. Bien que très fréquent en plaine où il est très lié à l'espace rural, il ne représente que 1 % de la surface forestière française (130 000 hectares IFN 1999). Le plus souvent disséminés en petites taches, les boisements sont plus étendus dans les régions d'élevage ou de viticulture, très utilisatrices de piquets comme en Rhône-Alpes, Bourgogne et Aquitaine, ces trois régions dépassant chacune les 15 000 hectares.

Le matériel végétal

Le matériel végétal utilisé actuellement pour la création de nouveaux boisements (par plantation ou semis) provient de peuplements classés en Hongrie ou Roumanie. Malgré l'existence en France de peuplements de très bonne qualité, il n'y a pas pour le moment de procédure de classement ni d'organisation de la récolte de graines.

Exigences stationnelles

Le robinier pousse sous des climats variés, continental froid ou doux, océanique, subtropical, méditerranéen avec des précipitations annuelles variant de 1 500 mm au Pakistan à 500 mm en Hongrie (voire 200 mm dans certaines régions chinoises).

On le trouve sur des substrats variés, sables, graves, limons, argiles et sur une large gamme de pH (4,5 à 8). Les deux facteurs prépondérants sont l'aération du sol (pour le fonctionnement des nodosités fixatrices d'azote) et une bonne alimentation en eau. Cela conduit à exclure les sols lourds, compacts, ou engorgés (hydromorphie proche de la surface) et à rechercher les sols profonds (> 80 cm), légers, filtrants, avec une circulation d'eau en profondeur (nappe entre 1 et 4 m ou apports latéraux). Même si le robinier est capable de s'installer sur des sols pauvres, la productivité ne sera présente que sur des terrains suffisamment riches : la croissance sera bien supérieure sur les limons sableux de vallée de Garonne que sur les sables carencés en éléments minéraux des podzols landais !

Au cœur même du Massif, les zones favorables vont donc être réduites : il faut exclure les landes à molinie mal drainées, les landes à alios superficiel, les landes sèches où après une phase d'installation réussie (absence de concurrence herbacée) la croissance va très vite s'arrêter. Il faut aussi éviter toutes les zones présentant une faible dynamique des feuillus.

Intérêts et limites de l'utilisation du robinier

Depuis quelques années le robinier suscite un regain d'intérêt car il paraît répondre à l'émergence de nouvelles préoccupations :

- C'est le seul arbre en Europe à être admis comme le teck en classe 4 de la norme NF EN 335 qui définit les qualités requises pour les bois soumis aux intempéries. C'est donc un substitut naturel aux bois exotiques ou bois traités notamment dans tous les aménagements extérieurs.
- Sa forte croissance juvénile, la densité élevée de son bois, son taux d'humidité relativement faible, et son aptitude à se régénérer par rejets et drageons en font un bon candidat ligneux pour les cultures de biomasse à vocation énergétique. D'autre part, sa capacité à fixer l'azote atmosphérique grâce aux bactéries présentes dans les nodosités situées sur ses racines, évite le recours à la fertilisation azotée nécessaire à la durabilité des systèmes de taillis à très courte rotation.
- Il est présenté comme tolérant au stress hydrique, résistant aux fortes et faibles températures, et offre ainsi une possible alternative dans le cadre du changement climatique (par exemple en remplacement du peuplier dans les stations les plus séchantes).

En dehors de son aire d'origine, le robinier ne présente pas pour le moment de problèmes sanitaires importants, mais la surveillance doit être maintenue.



Plantation de robiniers envahie par le pin maritime sur lande sèche (photo D. Merzeau, CPFA).

Le robinier est un arbre assez fragile au vent (casse au niveau des fourches et des rejets de souche) et ce fut l'essence la plus touchée en Gironde, après le pin maritime à la suite de la tempête Martin de 1999.

Utilisations, caractéristiques et sylviculture

Les utilisations du robinier sont nombreuses : de l'énergie (bois de chauffage ou biomasse) au bois d'œuvre de qualité (parquets, lames de terrasse, aménagements extérieurs) en passant par les piquets et la production d'un miel de très grande qualité. C'est un bois dur à croissance rapide (10 à 14 m³ par hectare et par an dans les meilleures conditions) avec de faibles durées de rotation : 5 ans pour la biomasse, 25 ans pour le piquet, 35 à 40 ans pour des grumes de bois d'œuvre.

La première installation se fait par semis ou plus généralement par plantation après un travail du sol classique. Les densités varient de 1 250 (piquet et bois d'œuvre) à environ 5 000 tiges par hectare (biomasse). La régénération végétative après coupe rase (rejets et drageons) accentue encore la rentabilité : à partir d'un seul investissement au moment de la création du boisement, quatre à cinq récoltes sont possibles.

Son caractère pionnier et sa capacité de multiplication végétative expliquent sa dynamique sur des terrains ouverts ; en revanche, son intolérance à l'ombre à tous les stades de sa vie se traduit par une forte auto-éclaircie liée à la concurrence et par l'absence de régénération sous couvert. Le robinier est **extrêmement sensible à la concurrence herbacée** dans les phases d'installation ce qui explique de fréquents échecs en plantation ou semis lorsque les graminées ne sont pas maîtrisées.

Il présente de **nombreuses fourches** à faible densité (moins de 5 000 tiges/ha) et des opérations d'amélioration de la forme (taille ou recépage) sont nécessaires pour obtenir un boisement de bonne qualité en première génération. Dès la seconde génération, la vigueur des rejets associée à l'augmentation de la densité permet d'éviter ces interventions.



Taillis de robinier de 17 ans sur station favorable (Sauternais).
(photo D. Merzeau, CPFA).

Programme en cours

Afin de valoriser au mieux les ressources génétiques locales, une collection d'arbres remarquables a été récemment initiée, pouvant conduire à terme à la création d'un premier verger à graines de clones sélectionnés en France. Par ailleurs, des dispositifs expérimentaux sont mis en place via le réseau national robinier du CNPF pour améliorer les techniques d'implantation et optimiser les itinéraires d'éclaircies.

En conclusion, le robinier possède de nombreux atouts pour les sylviculteurs et il semble souhaitable d'améliorer et d'augmenter la ressource. Mais il est important de ne pas l'installer n'importe où, notamment au cœur du Massif, pour éviter les échecs de plantation ou la création de peuplements de qualité et de croissance insuffisantes. Son utilisation dans le cadre de la reconstitution post tempête Klaus sera donc limitée par le manque de stations favorables à une production soutenue.

► Pour aller plus loin

- Le pin taeda : un potentiel de production prometteur sur les bonnes stations en Aquitaine : Abraham G., Liarçou JR., Chantre G., Fraysse J.-Y. AFOCEL Information Forêt n° 3 - 2003 Fiche 672.
- Caractéristiques technologiques du bois de pin taeda en Aquitaine : Moreau J., Doirat G., Chantre G., Da Silva Perez D., Lanvin J.-D. AFOCEL Information Forêt n° 4 - 2003 Fiche 678.
- L'eucalyptus en France : une espèce remarquable pour la production de biomasse : Melun F., Nguyen The N. Revue forestière française Vol 64 n° 1 (janvier-février 2012) pp 7-26.
- Robinier : dossier Forêt Entreprise n° 177 Novembre 2007/5 pp 9-53.



Directeur de la publication :
le GIS GPMF

Comité éditorial

Patrick Pastuszka, INRA - président du GIS GPMF

Pierre Alazard, FCBA

Alain Bailly, FCBA

Didier Canteloup, ONF

Céline Meredieu, INRA

Dominique Merzeau, IDF-CPFA

Annie Raffin, INRA

Rédacteurs en chef

Annie Raffin, INRA

Pierre Alazard, FCBA

Contact GIS GPMF :

Groupe Pin Maritime du Futur, Domaine de l'Hermitage

69, route d'Arcachon - Pierroton - 33612 Cestas Cedex.

Courriel : groupe.pmf@pierroton.inra.fr

Les trois autres cahiers :

Sylviculture et stabilité, déjà paru (novembre 2011)

Situation sanitaire et Diversification, déjà paru (mai 2012)

Les techniques d'installation, déjà paru (mai 2013)

Avec le soutien de



RÉGION
AQUITAINE

