



HAL
open science

Mission d'expertise sur la raréfaction des fructifications du pin maritime dans les Landes de Gascogne

Thomas Boivin, Hendrik Davi

► **To cite this version:**

Thomas Boivin, Hendrik Davi. Mission d'expertise sur la raréfaction des fructifications du pin maritime dans les Landes de Gascogne. [0] Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt. 2016. hal-01604210

HAL Id: hal-01604210

<https://hal.science/hal-01604210v1>

Submitted on 5 Jun 2020

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 - ShareAlike 4.0 International License



**MISSION D'EXPERTISE SUR LA RAREFACTION DES
FRUCTIFICATIONS DU PIN MARITIME DANS LES LANDES DE
GASCOGNE**

Etabli le 9 février 2016

Coordination : Thomas BOIVIN & Hendrik DAVI

INRA Centre de recherches Provence-Alpes-Côte-d'Azur

UR629 ECOLOGIE DES FORETS MEDITERRANEENNES (URFM)

Domaine Saint-Paul, Site Agroparc

CS 40509, 84914 AVIGNON cedex 09

thomas.boivin@avignon.inra.fr / 04 32 72 29 44

hendrik.davi@avignon.inra.fr / 04 32 72 29 99

Table des matières

I. INTRODUCTION.....	3
II. FRUCTIFICATION DU PIN MARITIME : PROCESSUS ET CONTRAINTES.....	4
II.1. Biologie de la reproduction	4
II.2. Facteurs de perturbations.....	4
II.3. Sources de réduction de la productivité des vergers à graines	5
III. ETAT DES LIEUX SUR LA PRODUCTIVITE DES VERGERS LANDAIS	8
III.1. Historique d'abondance des cônes en verger à graines (2006-2014).....	8
III.2. Historique de rendements en graines (1997-2014).....	9
IV. RECHERCHE DES CAUSES POSSIBLES DE PERTE DE PRODUCTIVITE	10
IV.1. Age des vergers à graines.....	10
IV.2. Climat.....	11
IV.3. Pollens (1994-2014).....	11
IV.4. Floraison et mortalité des conelets du pin maritime en vergers à graines.....	13
IV.5. Bioagresseurs des structures reproductrices du pin maritime	13
IV.6. Essais de protection chimique des vergers à graines.....	17
V. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS	19
V.1. Des pertes de productivité d'origine multifactorielle.....	19
V.2. Recommandations d'actions à court terme.....	20
V.2.1. Confirmer les facteurs impliqués dans la raréfaction des fructifications du pin maritime, identifier les périodes les plus à risques et anticiper les pertes de potentiels de récolte.....	20
V.2.2. Améliorer la productivité des vergers à graines	22
VI. REMERCIEMENTS.....	22
VII. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	23

I. INTRODUCTION

A la demande du Ministère de l'agriculture, de l'agro-alimentaire et de la forêt, la raréfaction des fructifications du pin maritime *Pinus pinaster* Ait. dans le massif des Landes de Gascogne a fait l'objet d'une mission nationale pilotée par l'INRA. Cette expertise visait d'une part à identifier les facteurs les plus probables qui sont responsables de cette raréfaction, et d'autre part à produire des recommandations pour valider ces conclusions et mettre en œuvre des pratiques d'amélioration de la productivité des vergers à graines.

Ces dernières années, plusieurs épisodes de faibles fructifications du pin maritime ont été observés dans le massif des Landes de Gascogne, en particulier dans les vergers à graines. La baisse de productivité des vergers à graines est très préoccupante dans le cadre du plan gouvernemental Klaus. Celui-ci atteint actuellement son pic d'activité et nécessite la production de millions de plans jusqu'en 2019. Depuis 2012, les récoltes de graines se sont montrées insuffisantes par rapport aux besoins, épuisant progressivement les stocks de semences de vergers à graines et conduisant à l'accroissement de l'effort de récolte et au doublement de son coût durant l'hiver 2014. A l'heure actuelle, selon les prévisions, si toutes les pépinières sont approvisionnées en graines pour leur production lors de la saison 2016, alors les stocks seront presque nuls pour celle de 2017, en pépinière comme chez les marchands grainiers. Dans ces conditions, la tension sur l'approvisionnement en graines est particulièrement forte, car seule la récolte de fin 2016-2017 devra assurer les 3 tonnes de graines de vergers en catégorie qualifiée attendues pour la production annuelle de 45 millions de plants en pépinière (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt Aquitaine). Des constats de baisses de fructifications sont également faits chez le pin pignon *Pinus pinea* L. en France, en Italie et au Portugal (Alain Roques, INRA, communication personnelle ; Département Santé des Forêts) et chez le pin de Salzmann *Pinus nigra salzmannii* (Office National des Forêts).

Les variations interannuelles des fructifications sont une contrainte majeure pour la planification des programmes de récolte de semences forestières. L'objectif des vergers à graines est de maximiser la quantité de graines obtenues à partir d'un volume de cônes récolté en optimisant les facteurs favorables à la fructification et en minimisant l'impact de ceux qui lui sont défavorables. Ces facteurs défavorables sont principalement d'ordre climatique, édaphique, biotique, et ils peuvent varier selon les années et les sites. Des facteurs génétiques peuvent d'une part se traduire par des différences interindividuelles de productivité dans les peuplements forestiers (mais dans une moindre mesure dans les vergers à graines constitués de familles et/ou de clones), et par des itinéraires sylvicoles orientant une sélection génétique intensive sur plusieurs générations pour la production de bois et non pour la production de graines et la résistance aux contraintes abiotiques et biotiques. Les origines multiples et les effets possiblement cumulatifs sur une ou plusieurs étapes clés du cycle de fructification (de la floraison et la pollinisation à la transformation des ovules en graines) de ces facteurs défavorables complexifient l'interprétation et la compréhension des variations de fructification observées. Chez le pin maritime, comme chez la majorité des pins, l'ontogénie de la graine couvre trois années, au cours de laquelle ces multiples facteurs sont susceptibles d'intervenir.

Le présent rapport d'expertise s'articule autour des quatre éléments suivants :

1. Le rappel du cycle de reproduction du pin maritime et la réalisation d'un état de l'art sur les différentes contraintes qui peuvent s'exercer sur la production de cônes et de graines
2. Une analyse rétrospective de la productivité des vergers à graines de pin maritime dans les Landes
3. Une synthèse des travaux scientifiques et techniques conduits ces dernières années sur cette problématique
4. Des recommandations pour confirmer les facteurs impliqués dans la raréfaction des fructifications du pin maritime et pour améliorer la productivité des vergers à graines, notamment une méthodologie de suivi des différentes phases de la fructification visant à mieux anticiper les potentiels et pertes de potentiels de récolte, ainsi que les périodes les plus à risques.

Les analyses et conclusions présentées ici s'appuient donc sur des dires d'experts, des données et des résultats partagés par les différents acteurs scientifiques et techniques et de la filière.

II. FRUCTIFICATION DU PIN MARITIME : PROCESSUS ET CONTRAINTES

II.1. Biologie de la reproduction

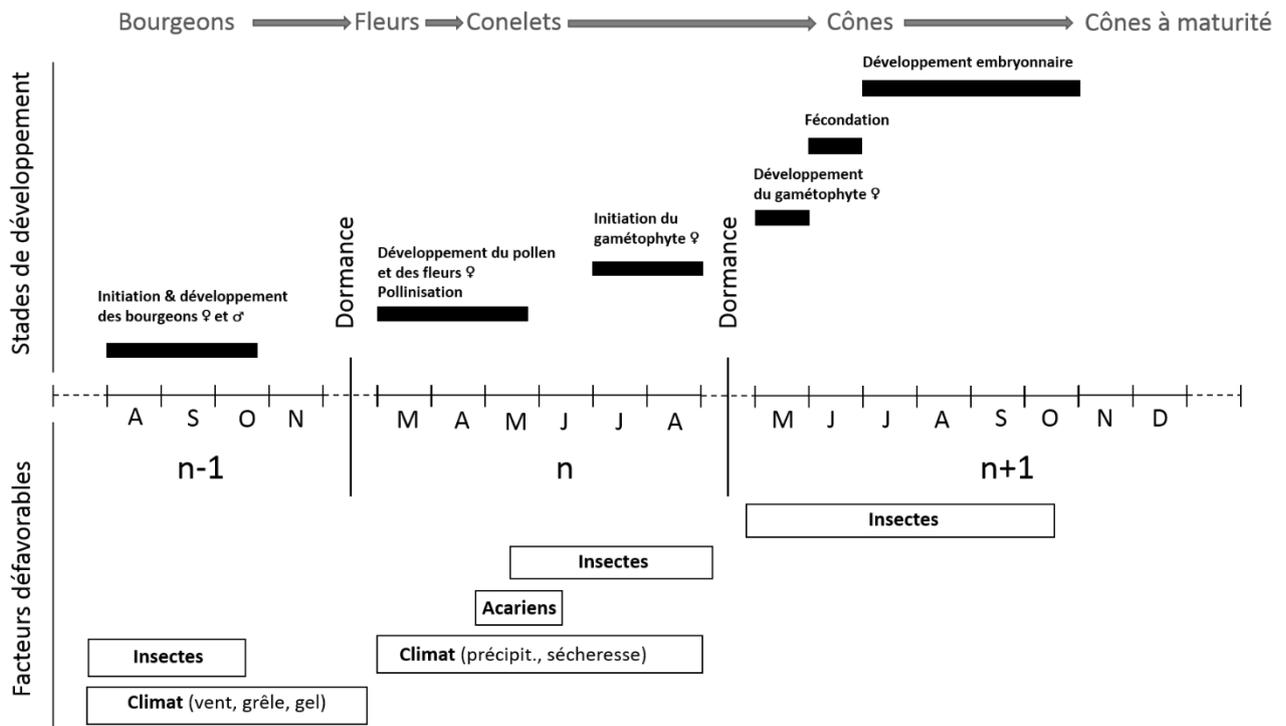
Chez le pin maritime, la maturation du cône et des graines se déroule sur 3 ans (Fig. 1). Si l'année de transformation de la fleur en conelet est globalement considérée comme l'année de référence (année n), l'initiation des bourgeons floraux débute toutefois à la fin de l'été de l'année précédente ($n-1$) puis ils entrent en dormance jusqu'au printemps suivant. La production de pollen et la pollinisation se déroulent entre mars et mai (n), période au cours de laquelle les fleurs femelles achèvent leur développement. Elles deviennent réceptives au pollen mais dans une fenêtre temporelle qui peut être relativement étroite. Le gamétophyte femelle, qui contient les cellules mères du futur embryon et des tissus de réserve, est initié lors de la première phase de croissance du conelet au cours de l'année n , avant d'entrer en dormance avec le pollen capturé. Durant cette période, il se produit une elongation importante du conelet qui atteindra progressivement le stade 'cône'. La fécondation n'a lieu qu'au printemps en $n+1$, suite à la reprise du développement du gamétophyte, et graines et cône atteindront leur maturité à l'automne.

II.2. Facteurs de perturbations

Divers facteurs abiotiques et biotiques peuvent affecter la fructification qualitativement et quantitativement (Fig. 1). En $n-1$, les bourgeons sont principalement sensibles aux conditions climatiques défavorables, mais ils peuvent subir des attaques de l'Hylobe du pin *Hylobius abietis*, un insecte Coléoptère qui se nourrit des jeunes pousses et des bourgeons (Zas et al., 2005 ; Philippe et Baldet, 2006). Si les facteurs climatiques sont la source principale de perturbations au niveau des fleurs mâles et femelles et de la pollinisation, ils peuvent également affecter la survie des conelets dans leur première année (en particulier les sécheresses). Des acariens du genre *Trisetacus* se nourrissent aux dépens des conelets en formation (en n) par des morsures au niveau du pédoncule. Des insectes Lépidoptères (*Dioryctria pinæ* et *D. mendacella*) se développent dans le conelet (en n) et dans les cônes en maturation (en $n+1$) dont ils consomment les différentes

structures. Des insectes Hémiptères (punaises) tels que *Leptoglossus occidentalis*, *Dolycoris baccarum*, *Holcogaster fibulata* et *Pitedia pinicola* sont également connus pour consommer spécifiquement le contenu des ovules (en n) et des graines (en n+1), et ce depuis l'extérieur du cône grâce à leur pièces buccales adaptées (Pasek et Dix, 1998). Au cours de l'année n, des attaques importantes d'acariens, de lépidoptères et/ou de punaises peuvent conduire à des dessèchements et des chutes massifs de conelets (Roques, 1997 ; Lesieur, 2014). En n+1, les cônes et graines en maturation subissent essentiellement une pression d'herbivorie exercée par les Lépidoptères, les punaises et le Coléoptère *Pissodes validirostris* (Roques, 1983 ; Roques, 1997 ; Lesieur, 2014). La prise alimentaire des punaises en n+1 peut provoquer la fusion de la graine en maturation avec l'écaïlle qui la porte, ce qui empêche sa libération (et son extraction). Le champignon pathogène *Diplodia pinea* peut infecter des cônes immatures et des graines de nombreuses espèces de pins (Peterson, 1977 ; Flowers et al., 2011 ; Decourcelle et al., 2015) mais il ne semble pas affecter la fructification en elle-même.

Figure 1. Cycle de reproduction du pin maritime et répartition temporelle des principaux facteurs défavorables à la production de graines.



II.3. Sources de réduction de la productivité des vergers à graines

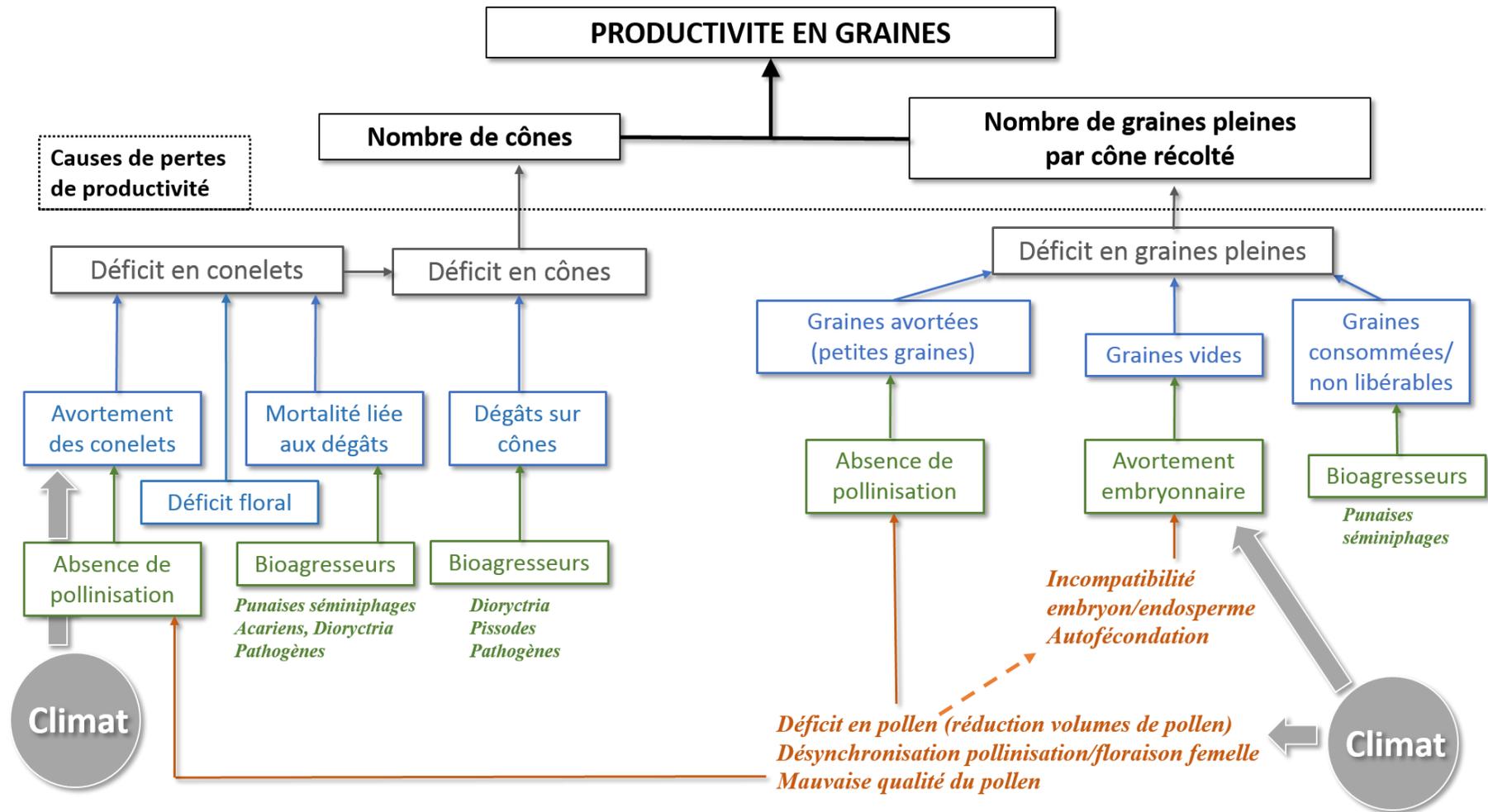
Chaque année, la productivité d'un verger à graines dépend à la fois du nombre de cônes matures produits par les arbres et du nombre de graines pleines (viables) contenues dans chaque cône. Il est très important de considérer séparément ces deux composantes dans l'analyse des sources de variation de la productivité, car les facteurs et les mécanismes induisant des déficits ne sont pas nécessairement les mêmes. La Figure 2 que nous proposons rend compte des différents facteurs agissant sur les déficits en cônes et en graines pleines par cône. Elle fournit ainsi un cadre de travail synthétique pour l'analyse des baisses de productivité des vergers à graines de pin maritime.

Le nombre de cônes matures disponibles à la récolte dépend de l'intensité de la floraison, du taux de survie des conelets au cours de leur première année (du printemps n au printemps $n+1$) et des dégâts infligés par certains ravageurs sur les cônes en $n+1$ (Fig. 2). De nombreuses espèces d'arbres (sapins, cèdres, Douglas, hêtre, chênes...) présentent une reproduction caractérisée par des fructifications massives, intermittentes et synchronisées à l'échelle d'une population d'arbres (« masting »), qui explique généralement les fortes variations interannuelles de production de graines observées (Isagi et al., 1997; Koenig and Knops, 2000; Kelly et al., 2013). A l'instar du pin d'Alep *P. halepensis*, le pin maritime ne présente pas de tendance claire au masting puisque l'intervalle entre les fortes productions de graines est d'1-2 ans seulement, contre 3-4 ans chez le pin noir *P. nigra*, le pin sylvestre *P. sylvestris* ou le pin pignon *P. pinea* (Tapias et al., 2004). Dans le genre *Pinus*, des pourcentages très élevés de fleurs femelles qui n'achèvent pas leur transformation en cônes matures sont fréquents et dépendent aussi des sites et des années (pins américains : 40-100%, pin sylvestre : >50%, pin maritime : 20-70% ; Owens et al., 2001 ; Philippe et Baldet, 2006). Ces pertes se produisent généralement au stade conelet, qui se nécrose quelques mois après la floraison et jusqu'au printemps suivant. L'avortement des conelets peut tout d'abord résulter d'un défaut de pollinisation car chez les pins les ovules n'ayant pas reçu de pollen ou du pollen incapable de germer vont dégénérer. Ces ovules donnent naissance à des graines avortées de petite taille, qui conduisent à l'avortement du conelet entier si leur nombre dépasse un seuil propre à l'espèce (Fig. 2). Un tel défaut de pollinisation peut être lié à un déficit de pollen, à un pollen de mauvaise qualité et/ou à une désynchronisation de la pollinisation avec la réceptivité des fleurs femelles. Comme dit précédemment (II.2), des attaques de certains bioagresseurs sont également des sources importantes de mortalité ou d'avortement des conelets, tandis que d'autres affecteront la qualité du cône mature, qui ne sera pas récoltable. Enfin les gels tardifs ont un impact non négligeable sur l'avortement des conelets, ainsi que la qualité nutritive du sol sur l'intensité de floraison.

Dans les cônes parvenus à maturité, le nombre de graines pleines qui pourront en être extraites dépend des proportions respectives des graines avortées de petite taille, des ovules fécondés qui vont avorter au cours du développement embryonnaire et des graines en maturation attaquées par des insectes (Fig. 2). Les proportions de graines vides dans les cônes peuvent être importantes, elles résultent principalement de déficits en pollen qui favorisent l'autofécondation, de mauvaises conditions climatiques qui affectent le développement embryonnaire (froid, sécheresse), ou d'incompatibilité entre l'embryon et l'endosperme.

D'une manière générale, on peut donc dire que des pertes de productivité en vergers à graines de pin maritime peuvent être la conséquence d'effets climatiques (gels tardifs, sécheresse), de problèmes de pollinisation (quantité et qualité de pollen, synchronisation entre les sexes, autofécondation), et de dégâts d'agents biotiques (insectes, acariens et pathogènes). Dans le cadre de travail présenté (Fig. 2), il convient par ailleurs de noter que les rendements de récoltes en vergers à graines, exprimés en kilogrammes de graines par hectolitre de cônes récoltés, rendent compte des proportions de graines pleines, avortées, vides et consommées par cône (i.e. une productivité à l'échelle du cône). Ils ne reflètent donc pas nécessairement l'intensité des mortalités de conelets au cours de leur croissance, qui est davantage estimée par la productivité à l'échelle de l'arbre (en nombre de cônes) et qui impacte plus directement l'effort de récolte à fournir.

Figure 2. Cadre de travail proposé pour l'étude des pertes en graines chez le pin maritime dans les Landes.



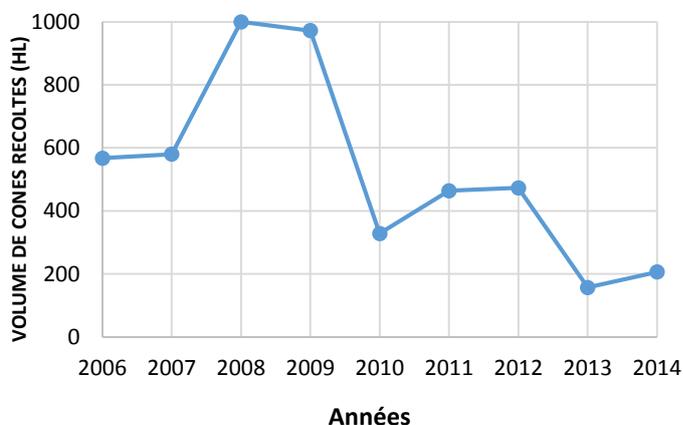
III. ETAT DES LIEUX SUR LA PRODUCTIVITE DES VERGERS LANDAIS

Cette section dresse un état de lieux de la productivité des vergers à graines des Landes de Gascogne de 1997 à 2014, sur la base d'historiques de productivité à l'échelle de l'arbre (volumes de cônes récoltés annuellement) et à l'échelle du cône (rendements exprimés en kg de graines par Hl de cônes récoltés). Comme évoqué dans la section précédente (II.3), il est important d'apprécier si la baisse de productivité perçue depuis quelques années peut résulter d'une moindre quantité de cônes par arbre, d'une moindre quantité de graines pleines par cône, ou de la conjugaison de ces deux phénomènes.

III.1. Historique d'abondance des cônes en verger à graines (2006-2014)

Les archives de volumes de cônes récoltés annuellement en vergers à graines sont un bon indicateur de la dynamique de fructification des arbres à la seule condition que ces récoltes soient réalisées de façon exhaustive (tous les cônes de tous les arbres sont récoltés chaque année). Cela a été le cas dans le verger à graine de familles d'Hourtin (VF2, 26 ha, d'âge 23-25 ans), dans lequel on peut observer une nette décroissance des volumes de cônes récoltés dans la période 2006-2014, malgré 2 années exceptionnelles en 2008 et 2009 (Fig. 3). Depuis 2010, ces volumes n'ont jamais dépassé les 500 Hl avec 2 années particulièrement peu productives en 2013 et 2014 (200 Hl). S'il reste difficile d'établir un état général à partir d'un seul verger, ces observations peuvent suggérer une tendance à des floraisons moins abondantes, à une mortalité accrue des conelets, ou les deux. Dans un contexte de tension extrême sur l'approvisionnement en graines avec des stocks qui s'épuisent, les récoltants sont davantage incités à récolter les cônes de façon exhaustive dans les vergers, en dépit d'un coût supérieur de campagne de récolte (DRAAF Aquitaine, ONF La Joux). A l'avenir, il devrait être possible de mesurer si les tendances observées vers de plus faibles volumes de cônes depuis 2010 à Hourtin sont représentatives à l'échelle régionale.

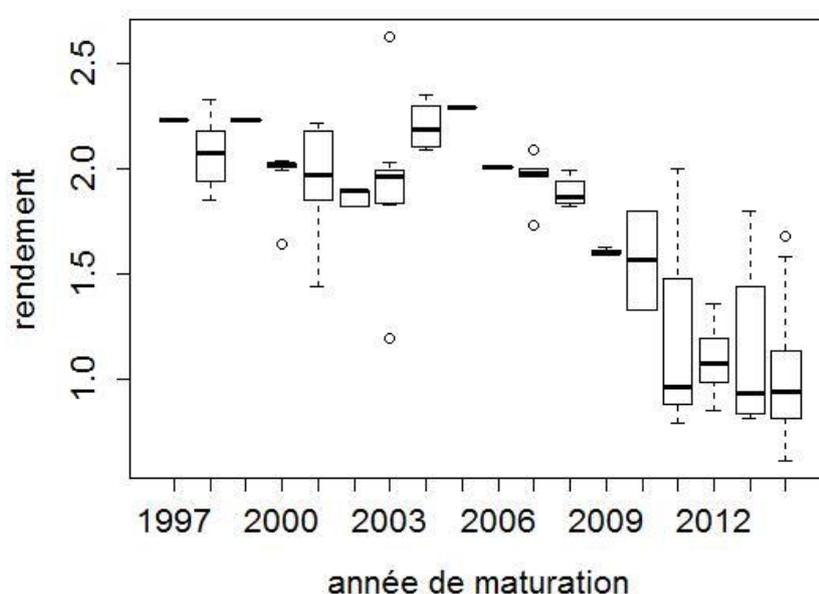
Figure 3. Historique de récoltes exhaustives de cônes de pin maritime (en hectolitres) dans le verger à graines d'Hourtin (VF2). Source : DRAAF Aquitaine.



III.2. Historique de rendements en graines (1997-2014)

Globalement le rendement en graines a aussi significativement baissé entre 1997 et 2014 ($P < 0.0001$; Fig. 4). Mais il est resté stable de 1997 à 2008, puis a connu une première chute en 2009 et 2010 et une seconde plus forte après 2010. Au cours de la chute, la variance entre sites s'est aussi accrue et certains vergers (Beychac, Mimizan, St Augustin) ont été significativement plus touchés que d'autres (Hourtin). Cette chute est parallèle à celle obtenue sur le volume de cônes récoltés.

Figure 4. Evolution du rendement en graines de pin maritime (kg/Hl récolté) en fonction de l'année de maturation des cônes. Sources : DRAAF Aquitaine, Vilmorin, ONF La Joux, Planfor, D'Anoste.



Les résultats présentés dans cette section III indiquent que les pertes de productivité sont à la fois dues à une baisse du nombre de cônes par arbre et à une baisse du nombre de graines pleines par cône. Ces deux baisses sont concomitantes (à partir de 2009). Ceci suggère que la cause de ces baisses a agi en même temps sur les deux processus, soit directement, soit indirectement (par exemple l'augmentation d'un nombre de graines avortées augmente le taux d'avortement des conelets).

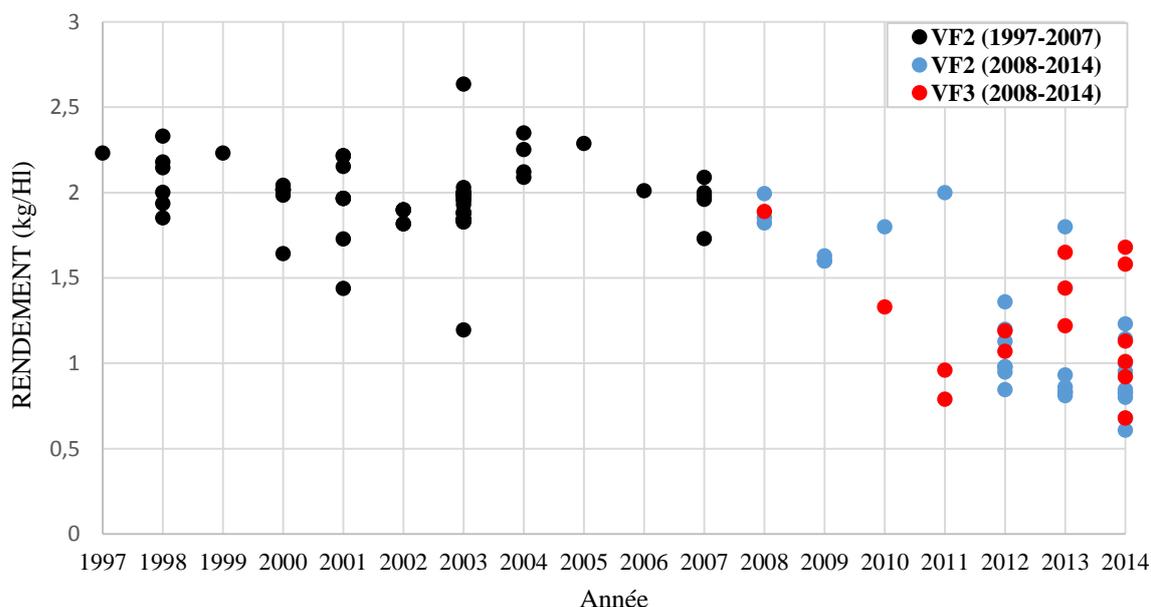
IV. RECHERCHE DES CAUSES POSSIBLES DE PERTE DE PRODUCTIVITE

Nous nous sommes d'abord intéressés à l'effet possible du vieillissement des vergers sur la productivité en graines à partir des données d'archives de rendements mises à notre disposition. Nous avons ensuite procédé à une analyse de données climatiques et des données de pollens, qui reflètent un facteur essentiel du succès de reproduction du pin maritime (Fig. 2). Par ailleurs, des actions menées par l'INRA et le FCBA sur la problématique de fructification en vergers à graines ont porté sur l'ampleur et la dynamique saisonnière des mortalités de conelets au cours des 2 dernières années (2014-2015), et sur la prévalence (1997 et 2014) et l'impact potentiel des bioagresseurs sur la survie des conelets (2014-2015).

IV.1. Age des vergers à graines

Les données présentées dans la Figure 4 cumulent les rendements de vergers de deuxième (VF2) et troisième (VF3) génération, respectivement d'âges moyens 25 et 10 ans. En dissociant les valeurs de ces deux générations (Fig. 5), on observe que les rendements récents moyens sont légèrement inférieurs en VF2 (1.0) qu'en VF3 (1.2) ($P=0.021$; moyenne estimée sur le cumul des rendements de 2012 à 2014, seules années pour lesquelles ils sont comparables entre les deux générations). Cette différence reste ténue, elle repose sur un faible échantillon (VF2 : $N=23$; VF3 : $N=11$) et les données VF2 et VF3 ne sont pas issues des mêmes vergers (or il existe un effet 'verger'). Par ailleurs, le rendement moyen des VF2 au cours de la période 1997-2007 (1.9) est significativement supérieur à la fois à ceux des VF2 (1.1) et à ceux des VF3 (1.2) au cours de la période 2008-2014 ($P<0.0001$). Cela signifie que les VF3 présentent des rendements inférieurs à ceux des VF2 au même âge. Ces résultats suggèrent que l'âge des vergers n'est probablement pas en cause dans les chutes de productivité observées ces dernières années.

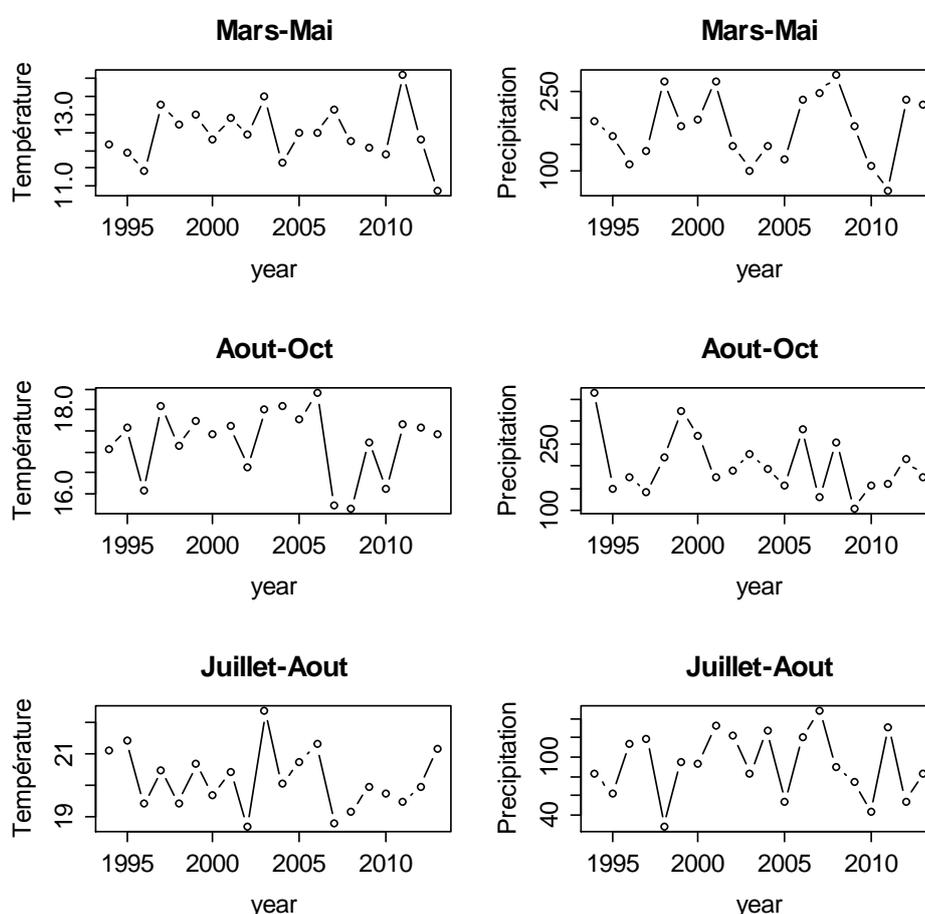
Figure 5. Distribution des rendements en graines de pin maritime (kg/HI récolté) en fonction de l'année de maturation des cônes en vergers VF2 et VF3. Sources : DRAAF Aquitaine, Vilmorin, ONF La Joux, Planfor, D'Anoste.



IV.2. Climat

Aucune tendance significative n'a été trouvée pour les températures et les précipitations de trois périodes clés du cycle reproducteur du pin maritime, soit Août-Octobre de l'année n-1, Mars-Mai pour l'année n et Juillet-Août pour l'année n (Fig. 6). Par ailleurs, le rendement de l'année (n+1) n'est corrélé significativement avec aucune de ces variables climatiques de l'année (n) et (n-1). Néanmoins, le faible rendement de 2011 (année de rupture) est une année qui suit des faibles précipitations en août-octobre 2009 (n-1) et des faibles précipitations durant le printemps et l'été 2010 (année n). Il reste néanmoins difficile d'établir un lien entre ces variables climatiques simples et les chutes de rendements observés.

Figure 6: Températures et précipitations près de CESTAS d'après les données SAFRAN pour les périodes d'intérêt pour le cycle reproducteur du pin maritime listé dans la Fig. 1.



IV.3. Pollens (1994-2014)

Les données du Réseau National de Surveillance Aérologique (RNSA) permettent de déterminer les variations temporelles d'émission de pollen. Le RNSA nous a fourni des données cumulant toutes les espèces de pins dans la région de Bordeaux, nous avons considéré que le pin maritime était l'espèce la plus largement représentée dans ces mesures. Les concentrations de pollen de pins ont significativement chuté depuis 1994 (Fig. 7, $P < 0.001$) dans la région de Bordeaux, alors que les concentrations totales de pollen ont augmenté. Les années de faibles productions de pollen

sont 2003, 2004, 2006, 2007, 2008, 2010 et 2011. Les variations de rendements historiques entre années (années n+1) ne sont pas corrélées avec la production de pollen (années n). Les variations de production de pollen entre années ne sont pas non plus corrélées avec des variations de températures ou de précipitations.

La production de pollen de pins a lieu principalement au mois d'Avril (Fig. 8). Cette production est intervenue légèrement plus tardivement depuis 2003. Ce décalage est assez ténu et il ne semble pas de nature à limiter la pollinisation, en diminuant significativement la fenêtre entre émission du pollen et réceptivité du gamétophyte femelle.

Par ailleurs, le rendement de la production des graines par cônes n'est pas significativement corrélé avec la production de pollen de l'année précédente ($r=0.15$, $P=0.5385$).

Figure 7 : Concentrations annuelles de pollens de pins (par m³ d'air). Source : RNSA.

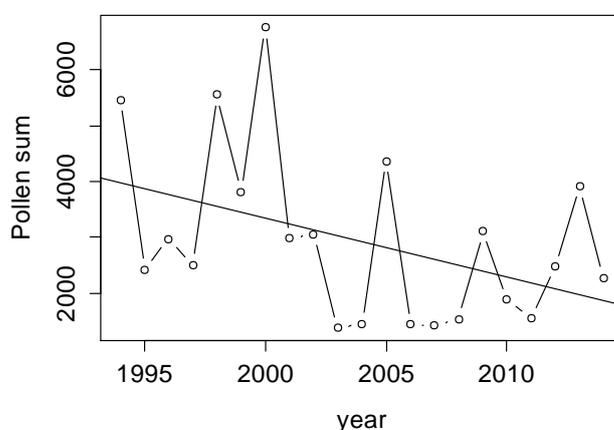
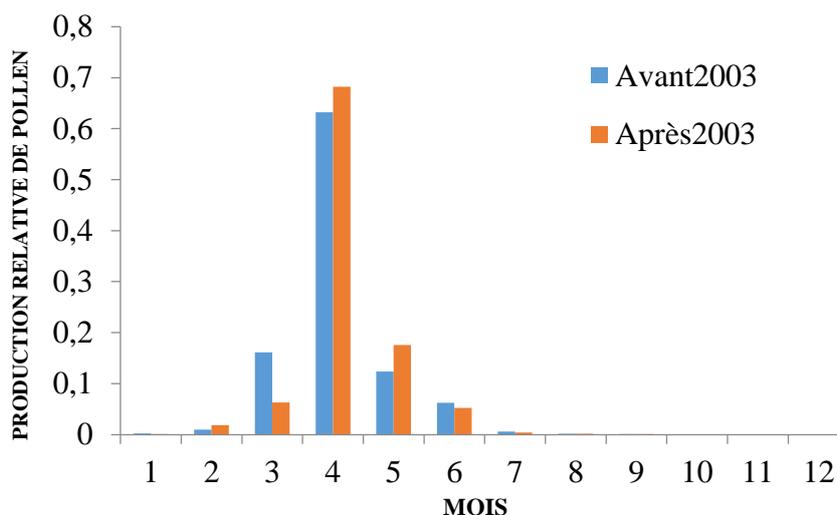


Figure 8 : Concentrations de pollens de pins en fonction du mois pour deux périodes avant et après 2003. Source : RNSA.

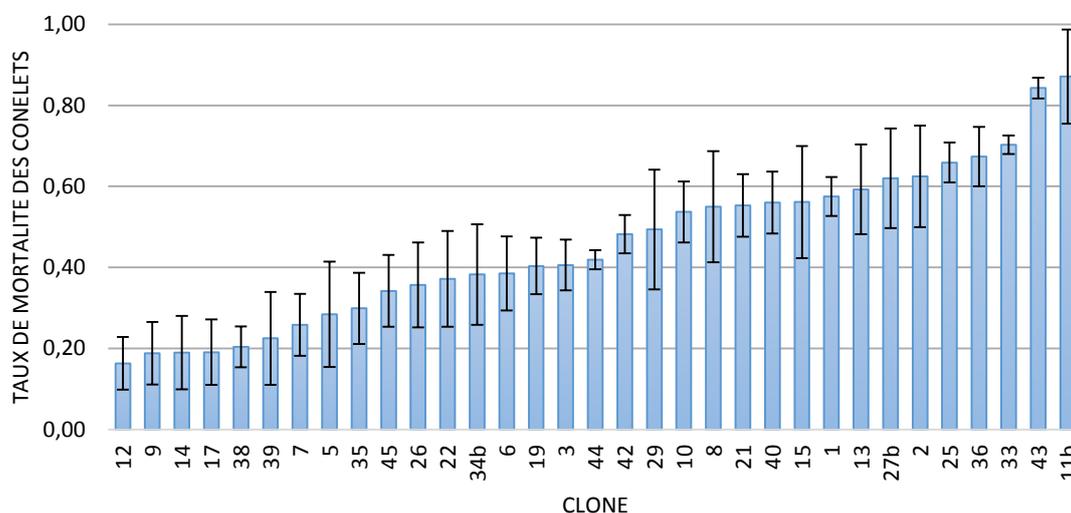


IV.4. Floraison et mortalité des conelets du pin maritime en vergers à graines

En 2014, le FCBA a réalisé un monitoring multi-sites de l'intensité de la floraison et de la fructification et de la dynamique de dépérissement des jeunes conelets au cours de l'été dans quatre vergers à graines (Domaine de France, Castillonville, St-Laurent et Carcans). La floraison de 2014 était globalement satisfaisante avec en moyenne 10 à 35 fleurs femelles par arbre, mais les pertes de conelets ont été variables entre les sites. Les vergers VF3 de St Sardos, Carcans et de St Laurent sont les plus atteints avec près de 50% de pertes fin novembre contre seulement 20% à Domaine de France et Castillonville. La dynamique du dépérissement est également variable entre sites, mais les fortes aggravations (St Laurent et Carcans) semblent intervenir au cours de l'automne. De nouvelles notations au printemps 2015 ont permis de constater que le dépérissement atteignait 63% à Carcans.

Les pourcentages de mortalité des conelets entre 2014 et 2015 diffèrent significativement entre les clones suivis dans les vergers ($P < 0.001$, variation de 16 à 87% ; Fig. 9). La répétition de ces mesures sur plusieurs années consécutives permettrait de confirmer si ces résultats traduisent une influence du génotype sur la survie des conelets dans les vergers à graines.

Figure 9. Taux de mortalité moyen (\pm SE) des conelets de pin maritime dans trois vergers à graines (Vaquey, St Sardos et St Laurent). Estimation par le ratio du nombre de fleurs observé en 2014 et le nombre de cônes récoltés en 2015 sur les mêmes rameaux (sur 2 à 26 arbres selon les clones et les sites). Source : FCBA (avec le soutien de Conseil Régional d'Aquitaine, DRAAF Aquitaine, Caisse Phytoforêt et les Gestionnaires des vergers).



IV.5. Bioagresseurs des structures reproductrices du pin maritime

D'importantes mortalités de conelets dans les années 90 avaient déjà fait l'objet d'une étude détaillée des invertébrés colonisant les structures reproductrices du pin maritime (Roques, 1997). En 2014, de nouveaux inventaires de bioagresseurs, moins exhaustifs, ont été réalisés sur des conelets, cônes et graines récoltés dans les vergers de Vaquey, Domaine de France et Touloron (FCBA ; Roques, com. pers.). Les pathogènes spécifiques de ces structures semblent peu connus et aucun d'entre eux n'a semble-t-il été signalé. Nous présentons dans cette section une synthèse de ces différents résultats (Tableau 1 ; Fig. 10).

Les travaux de Roques (1997) avaient permis de mettre en avant le rôle prépondérant des acariens phytophages du genre *Trisetacus* spp., très abondants à l'époque, dans des pertes massives de conelets dans les années 90, et le rôle des punaises indigènes séminiphages dans les dégâts causés aux graines en maturation (*D. baccarum*, *H. fibulata* et *P. pinicola*). En 1996-1997, des acariens ont été observés à partir du 10-14 avril au niveau du pédoncule, sous les restes recourbés des écailles externes des ébauches femelles, alors que le conelet est en début de croissance. Le nombre d'acariens augmentait rapidement pour atteindre 50-60 individus par conelet fin avril-début mai, tous concentrés à la base du conelet. Les conelets attaqués voient leur développement bloqué puis noircissent. Tous les conelets noircis présentaient des grains de pollen à leur surface, suggérant ainsi qu'une absence de pollinisation ne pouvait être tenue pour responsable du dépérissement. A partir de fin mai, les acariens n'étaient plus visibles dans les vergers. Depuis 2008, la punaise américaine *Leptoglossus occidentalis* a envahi les peuplements et vergers à graines de pin maritime, et constitue donc une source supplémentaire de perturbation de la production de graines (avortement des conelets, fusion des ovules avec les écailles, consommation des graines en maturation ; Pasek et Dix, 1988 ; Lesieur, 2014).

Les résultats des nouveaux échantillonnages réalisés en 2014 suggèrent des niveaux de populations d'acariens insuffisants pour générer les mortalités de conelets observées (FCBA ; Roques, com. pers.) : dans l'ensemble des conelets dépérissants mais non entièrement secs (encore une partie verte) collectés, seulement deux d'entre eux présentait des acariens *Trisetacus* qui se nourrissaient sur le pédoncule. Au vu des niveaux de mortalité observés, on aurait pu s'attendre à trouver beaucoup plus d'acariens sur les conelets verts ou dépérissants, mais aussi des "restes" sur les conelets desséchés, s'ils avaient été impliqués massivement (Roques, com. pers.). Les observations dans les vergers montrent que les punaises *H. fibulata* et *L. occidentalis* sont omniprésentes et que la pression qu'elles peuvent exercer sur les conelets et sur les graines en maturation n'est probablement pas négligeable, bien qu'aucune forme de pullulation de ces punaises n'a été signalée récemment.

Des pourcentages de dégâts aux graines par *L. occidentalis* ont été estimés à l'INRA d'Orléans par radiographie à rayons X de graines extraites de cônes matures collectés en 2014 (Fig. 11). Les résultats indiquent que l'impact de *L. occidentalis* sur les graines extraites semble assez faible dans les vergers évalués, avec un maximum de dégâts à St-Laurent à 10.8% et le parc à clones de Castillonville est significativement moins touché que les autres (2.4% ; $P < 0.001$). Cela corrobore l'intensité modérée et l'irrégularité des attaques annuelles observées dans d'autres vergers de différentes essences du Lot (toujours $< 30\%$ des graines extraites ; Roques, com. pers.). Cependant, il est intéressant de noter que c'est à St-Laurent que le taux de mortalité des conelets était également maximum (50%) en 2014, alors qu'il était minimum à Castillonville (section IV.4). Il faut cependant rappeler que ces estimations de dégâts sur graines matures reflètent uniquement les attaques tardives des punaises, c'est-à-dire leur prise alimentaire sur les cônes de deuxième année. Elles ne rendent donc pas compte des attaques qui ont eu lieu au cours de la première année (sur les conelets), et de leurs conséquences sur la mortalité précoce des conelets (Pasek et Dix, 1988) et sur la quantité de cônes matures disponibles pour la récolte. La Figure 3 montre une baisse significative des volumes de cônes récoltés dans le verger de Hourtin après 2008-2010, période qui pourrait coïncider avec une croissance démographique des populations de *L. occidentalis* suite à son invasion des Landes en 2008 (Lesieur, 2014). Cependant, aucun suivi spécifique des niveaux de populations de la punaise américaine dans cette région n'est disponible pour tester cette hypothèse. Par ailleurs, puisque que les piqûres de *L. occidentalis* peuvent aussi conduire à une fusion des ovules en développement avec leurs écailles, un certain nombre de graines ne sont pas sorties des cônes par les procédés d'extraction classique et ne sont donc pas comptabilisées comme attaquées. Les baisses de rendements d'extraction pourraient

également traduire des attaques précoces non détectées de *L. occidentalis* et des punaises séminiphages indigènes.

Ces éléments de biologie des punaises séminiphages suggèrent qu'un diagnostic basé uniquement sur le statut sanitaire des graines extraites sous-estime très probablement l'impact des punaises sur la production de cônes et de graines. La caractérisation des attaques précoces de punaises peut se faire à l'aide de tests enzymatiques réalisés sur des conelets collectés dans les vergers. Le Rouge de Ruthénium est un colorant capable de marquer les piqûres de nutrition des punaises, qui sont matérialisées par des tâches rouge foncé à la surface du conelet (Campbell et Shea, 1990 ; Roques, 1997). La combinaison de cette méthode sur les stades précoces du développement avec la radiographie à rayons X sur les graines extraites de cônes matures permettraient certainement de quantifier plus précisément l'impact des punaises séminiphages sur l'ensemble du cycle de reproduction du pin maritime, et par conséquent sur la productivité des vergers à graines.

Figure 10. Les bioagresseurs connus des structures reproductrices du pin maritime dans les vergers landais.



Tableau 1. Historique et état des connaissances actuelles sur les bioagresseurs des structures reproductrices du pin maritime dans les vergers landais.

Bioagresseur	Dégâts sur <i>P. pinaster</i>	1997	2014	Commentaires	Références
Acariens <i>Trisetacus spp.</i>	Dessèchement et chute du conelet	Omniprésence, forte abondance	Faible abondance	Considéré comme facteur majeur de mortalité des conelets dans les années 90, peu d'impact ces dernières années	Roques, 1997
Insectes Coléoptères					
<i>Hylobius abietis</i>	Mortalité des jeunes pousses et ébauches femelles	Omniprésent et abondant sur les branches florifères	Non échantillonné	N'a jamais été observé s'alimentant sur les fleurs femelles après éclosion. Pas d'implication possible dans la mortalité des fleurs et conelets.	Roques, 1997 ; Roques, com. pers.
<i>Pissodes validirostris</i>	Destruction des graines et du cône	Rare	Absence	Très rare sur <i>P. pinaster</i> dans les Landes, mais attaques très fortes en Galice, et sur <i>P. sylvestris uncinata</i> dans les Pyrénées françaises.	Roques, com. pers.
Insectes Lépidoptères					
<i>Dioryctria spp.</i>	Dessèchement et chute des conelets, destruction partielle des graines et du cône	Limitée	Non détecté	Peu d'impact attendu sur le pin maritime actuellement du fait de sa très faible prévalence	Roques, 1997 ; Roques, com. pers.
Insectes Hémiptères (punaises)					
<i>Dolycoris baccarum</i>	Dessèchement et chute des conelets, fusion d'ovules en maturation avec les écailles	En abondance	Non détecté	Observée au Portugal sur conelets et cônes de <i>P. pinaster</i>	Roques, 1997
<i>Holcogaster fibulata</i>	destruction partielle ou complète des graines en maturation	En abondance	En abondance	Observée régulièrement sur conelets et cônes de <i>P. pinaster</i> dans les vergers des Landes	Roques, 1997 ; DRAAF Aquitaine
<i>Pitedia pinicola</i>		Fréquente	Non détecté	Observée sur conelets et cônes de <i>P. pinaster</i> dans les vergers des Landes	Roques, 1997
<i>Leptoglossus occidentalis</i>		Absente	Omniprésente	Espèce américaine envahissante, 1 ^{ère} détection dans les Landes en 2008	Roques, com. pers.; Lesieur, 2014
Pathogènes	Pas d'information	Pas d'information	Non détecté	Recherche de pathogènes infructueuse	FCBA ; INRA Nancy

Figure 11. Radiographie à rayons X de graines de *P. pinaster* extraites en 2014. Les graines de couleur blanche correspondent à des graines pleines, les graines dont l'intérieur est entièrement grisé représentent des graines vides (avortement embryonnaire) et les flèches rouges indiquent des graines consommées par *L. occidentalis*. Source : Roques, com. pers. (photo : Lesieur)



IV.6. Essais de protection chimique des vergers à graines

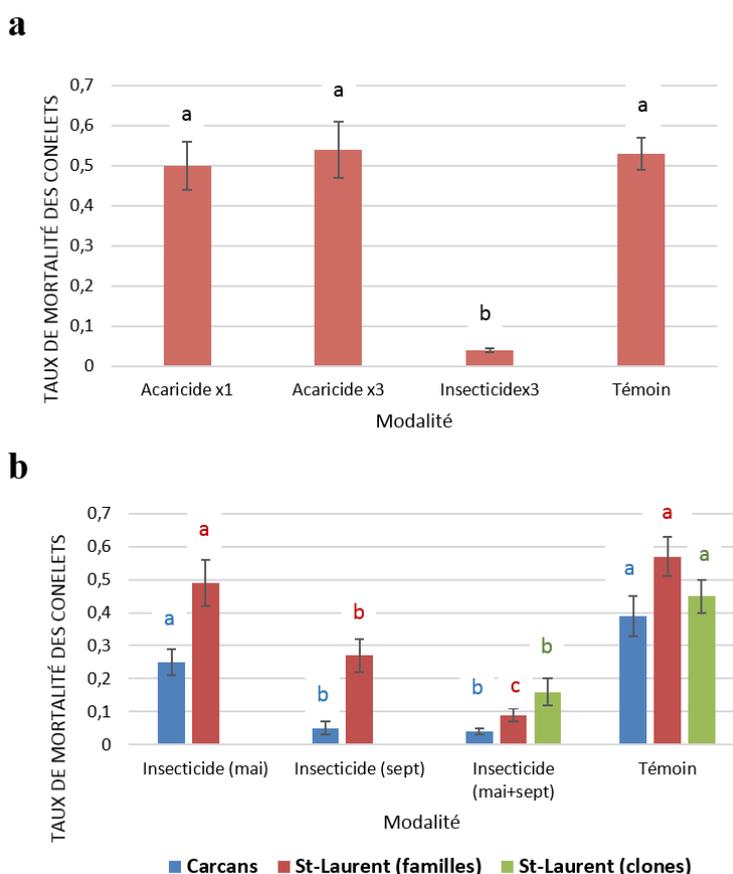
En 2014 et 2015, le FCBA a procédé à des essais de traitements acaricides et insecticides dans trois vergers à graines. Les arbres étant porteurs à la fois de conelets et de cônes en maturation chaque année, il est possible d'évaluer l'efficacité de ces traitements pour la protection des fructifications contre les attaques précoces et tardives d'invertébrés. Les essais se sont tenus dans les vergers de familles VF3 de Saint-Laurent (2014 et 2015) et de Carcans (2015), et un verger à clones de St-Laurent (2015). Les matières actives qui ont été choisies sont l'abamectine (Hortimec : acaricide) et le taufluvallinate (Klartan : insecticide), toutes deux à large spectre et homologuées pour la culture d'arbres et arbustes d'ornements, catégorie à laquelle sont rattachés les vergers à graines. En 2014, le dispositif comportait les modalités de traitement suivantes : 1 seul traitement acaricide en mai, 3 traitements acaricides (fin juin, fin juillet et début septembre), 3 traitements insecticides (mêmes périodes) et une absence de traitements (témoin). En 2015, seul l'insecticide a été appliqué selon les modalités suivantes : 1 seul traitement en mai, 1 seul traitement en septembre, 2 traitements (mai et septembre) et une absence de traitement (témoin). Sur chaque site, 2 répétitions par modalité ont été réalisées, chacune sur des placettes de 0.5 ha.

A l'issue de ces essais, il est apparu que les traitements acaricides ont été inefficaces pour limiter la mortalité des conelets à St-Laurent en 2014 puisque les taux de mortalités estimés ne diffèrent pas significativement de ceux des parcelles témoins ($P > 0.05$; Fig. 12). Ceci semble cohérent avec la très faible prévalence de ces invertébrés relevée cette année-là (Tableau 1). Roques (1997) suggérait de déclencher des traitements acaricides dès le débournement des fleurs femelles, les acariens étant abondants dès le mois d'avril (section IV.3), mais il n'a pas été précisé si la mise en œuvre des traitements en 2014 était associée à une surveillance de la phénologie des fleurs femelles. Des traitements en mai pourraient être trop tardifs pour impacter significativement les populations d'acariens.

A contrario, les traitements insecticides se sont montrés efficaces pour la protection des conelets en 2014 et 2015, sur tous les sites, puisque les taux de mortalités sont très

significativement inférieurs à ceux des parcelles témoins ($P < 0.001$; Fig. 12). En effet, les taux de mortalité ont pu être divisés par 10 et par 5 à St-Laurent ‘familles’ (respectivement en 2014 et 2015), par 3 à St-Laurent ‘clones’ (2015), et par 10 à Carcans (2015). Si les traitements de septembre semblent plus efficaces que ceux de mai dans les conditions de ces essais, on constate qu’une meilleure protection semble conférée par au moins 2 traitements insecticides au cours de la saison. L’analyse de lots de 100 graines extraites de cônes matures montrent que les pourcentages de graines vaines sont significativement inférieurs dans les vergers traités aux insecticides ($N=3$) que dans ceux qui n’ont pas été traités ($N=11$) (respectivement 12% et 28%, $P=0.00344$). S’il n’est toutefois pas possible de dissocier dans la catégorie ‘graines vaines’ les graines consommées par les punaises de celles qui sont vides (avortement embryonnaire), cela suggère que la part des graines consommées a pu être réduite suite aux traitements réalisés. C’est d’autant plus probable que ce sont les mêmes populations de punaises qui attaquent les cônes et les conelets au cours de la saison. La confirmation de ces tendances est attendue en 2016 par de nouvelles estimations sur de nouveaux lots de graines (données indisponibles à ce jour).

Figure 12. Essais de traitements acaricides et insecticides dans des vergers VF3 de familles (St-Laurent et Carcans) et de clones (St-Laurent) en 2014 (a) et 2015 (b). Au sein de chaque site, les modalités portant des lettres différentes présentent des taux de mortalité qui diffèrent significativement ($P < 0.05$). Source : FCBA (avec le soutien de Conseil Régional d’Aquitaine, DRAAF Aquitaine, Caisse Phytoforêt et les Gestionnaires des vergers).



L'efficacité apparente de ces traitements insecticides soutient l'hypothèse que les insectes constituent un facteur d'aggravation important des mortalités des conelets suite aux attaques précoces (réduction du nombre de cônes disponibles à la récolte l'année suivante) et des pertes en graines pleines suite aux attaques tardives (réduction des rendements d'extraction).

V. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

V.1. Des pertes de productivité d'origine multifactorielle

Les données d'archives mises à notre disposition ont permis de mettre en évidence que la tension extrême actuelle sur l'approvisionnement en graines de pin maritime résulte d'une baisse significative des rendements d'extraction, qui ont été divisés par deux depuis les années 2000, et dont la chute semble s'amorcer en 2008-2009. Les données disponibles pour les vergers VF2 et VF3 ne permettent pas d'associer les pertes de productivité avec l'augmentation de l'âge des vergers. Ces baisses de rendement traduisent, au niveau du cône, un accroissement des proportions en graines avortées (défaut de pollinisation), en graines vides (avortement embryonnaire), en graines endommagées et graines non libérables (piqûres de punaises). Si les proportions de graines vides (potentiellement importantes mais très variables : 20-50%) et endommagées (de faible ampleur : 2-11% dans les Landes, <30% dans le Lot) ont été documentées récemment, les proportions de graines avortées et non libérables n'ont pas fait l'objet d'investigations particulières, ce qui restreint le champ d'interprétation des baisses de rendements observées. Il aurait été intéressant de pouvoir comparer l'évolution des proportions relatives de chacun des types de graines possibles au cours du temps, notamment avant et après 2008-2009 puisque cette période marque le début de l'invasion de *L. occidentalis* dans les Landes. Il aurait été alors possible de préciser les parts respectives des facteurs liés à la pollinisation et à l'avortement embryonnaire et des attaques de ces punaises dans l'évolution des niveaux de rendements en graines. Nous n'avons pas disposé de séries temporelles de ce type pour cette expertise.

Il se pourrait que le nombre de cônes matures disponibles à la récolte dans les vergers soit également en baisse depuis 2009-2010, bien que cette tendance observée à Hourtin doive être confirmée sur d'autres sites de récolte exhaustive des cônes. Cette chute du nombre de cônes traduit un accroissement important de la mortalité des fructifications au cours de la première année de croissance. Les estimations récentes (2014-2015) montrent en effet qu'elle peut atteindre 50 % entre la floraison au printemps et le mois de novembre, avec toutefois des variations notables entre vergers et entre clones dans un même verger. Si les essais de traitements insecticides réalisés suggèrent l'implication d'insectes dans ces mortalités, il aurait été intéressant de disposer également de séries temporelles sur les mortalités de conelets avant et après l'invasion de *L. occidentalis* dans les Landes pour renforcer cette hypothèse, même si d'autres espèces de punaises peuvent être également impliquées.

Enfin, il existe un manque important de connaissances sur les facteurs de qualité et de succès de pollinisation qui conditionnent à la fois le taux de survie des conelets et la proportion de graines pleines par cône en vergers à graines. Notre analyse de données d'archives sur les pollens de pins suggère une réduction significative des concentrations de pollens capturés et un pic de

pollinisation légèrement plus tardif à partir de 2003, mais il n'a pas été possible de relier ces observations aux baisses de fructification, en particulier en l'absence de données sur la phénologie de la floraison femelle.

Les données et les résultats acquis au cours de cette expertise suggèrent donc que la baisse de productivité des vergers à graines est très certainement d'origine multifactorielle, mais que les actions réalisées à ce jour ne permettent pas d'estimer précisément les parts respectives des principaux facteurs possiblement en jeu (le climat, la qualité de pollinisation et les bioagresseurs). La sous-estimation des dégâts causés par les punaises séminiphages par les méthodes utilisées jusqu'à présent, et l'efficacité apparente des traitements insecticides dans la protection des conelets font des insectes des candidats pertinents pour l'aggravation des pertes en graines dans les vergers ces dernières années. Les relations entre les périodes de pollinisation et de réceptivité des fleurs femelles méritent également davantage d'attention dans le contexte du changement climatique.

Enfin, il est important de souligner que cette expertise concerne uniquement les pertes de fructification du pin maritime dans les vergers à graines, il ne semble pas exister de bases de données similaires (production de cônes, mortalité des conelets, qualité des graines, ravageurs) pour les massifs forestiers landais. Il est donc impossible de dire à ce jour si les pertes de productivité en graines touchent l'ensemble des peuplements de pins dans les Landes ou si c'est une problématique propre aux vergers à graines. La connaissance de la dynamique de fructification des massifs de pins landais permettrait également d'aborder les conséquences potentiellement défavorables de la sélection intensive réalisée pour la création des vergers, basée uniquement sur des critères de production de bois et non de productivité en graines.

V.2. Recommandations d'actions à court terme

V.2.1. Confirmer les facteurs impliqués dans la raréfaction des fructifications du pin maritime, identifier les périodes les plus à risques et anticiper les pertes de potentiels de récolte

Pour atteindre ces objectifs, il faudrait idéalement disposer de jeux de données équivalents dans des années incontestables (à fort et à faible rendements), qui intègrent l'ensemble du cycle de fructification et les facteurs biotiques et abiotiques avec qui il entre en interaction. Mais la conjoncture actuelle fait qu'il serait pertinent de conduire de nouvelles actions dans des vergers contrastés aux niveaux du rendement et/ou des dépérissements des fructifications. Les vergers de St-Laurent et de Castonville pourraient être, par exemple, de bons candidats.

Un suivi intensif de chaque stade du développement des fructifications en vergers contrastés

En ce qui concerne les arbres, nous recommandons l'obtention de la séquence de données suivante sur un large échantillon de rameaux fructifères (5 à 10 rameaux par arbre sur au moins 30 arbres par verger) :

- approche qualitative de la floraison : dates de débourrement de fleurs mâles et femelles et positionnement des périodes de réceptivité des fleurs femelles par rapport aux émissions de pollen,
- approche quantitative de la floraison : densités de fleurs femelles,
- quantification saisonnière de la mortalité des conelets (juillet, septembre et novembre),
- des estimations de nombres de cônes disponibles à la récolte à l'année n+1,
- des estimations des proportions précises des 5 différents types de graines (avortées, vides, fusionnées, consommées et pleines) dans de larges échantillons de cônes récoltés (par exemple 5 à 10 cônes par arbre sur 30 arbres).

Par ailleurs, une analyse de la croissance passée par carottage d'arbres en vergers à graines pourrait permettre de confirmer l'absence d'effet climatique apparente.

Une étude détaillée des populations de bioagresseurs en vergers contrastés

En parallèle du suivi des arbres évoqués précédemment, nous recommandons une étude détaillée des espèces et populations d'insectes occupant les vergers à graines. Il est nécessaire de préciser quelles espèces sont les plus abondantes et les plus actives au cours du cycle de fructification. Il est indispensable de procéder à des échantillonnages d'insectes à plus large échelle que ceux réalisés récemment (uniquement sur des conelets et cônes prélevés) étant donné la grande mobilité de certains bioagresseurs tels que les punaises, qui passent de cône en cône pour s'alimenter. Nous recommandons la réalisation d'un diagnostic précis de la pression exercée par les invertébrés sur les fructifications par :

- des battages/frappages bimensuels de rameaux fructifères et non-fructifères d'avril à fin septembre pour définir les pics d'abondance des différentes espèces d'insectes (stades adultes et larvaires) susceptibles d'attaquer les conelets et les graines en maturation dans les cônes,
- des collectes bimensuelles et l'examen de rameaux porteurs de conelets entre avril et mai pour établir les niveaux d'abondance des acariens *Trisetacus* spp.,
- en cas de présence avérée de punaises séminiphages, des collectes mensuelles, voire bimensuelles, de conelets destinés à des tests de marquage au Rouge de Ruthénium pour évaluer les intensités d'attaques précoces et le potentiel de mortalité des conelets lié à ces attaques.

Par une approche intégrative et exhaustive dans deux vergers contrastés de choix, ces actions devraient permettre de compléter et de renforcer les connaissances acquises jusqu'à présent (INRA, FCBA) sur les périodes les plus à risques et les points de ruptures possibles dans la dynamique de fructification du pin maritime en vergers à graines.

Un suivi routinier allégé pour anticiper les pertes de potentiel de récolte dans les vergers à graines

Pour anticiper les pertes de potentiels de récolte dans les vergers à graines ne faisant pas l'objet des études intensives évoquées précédemment, nous recommandons de réaliser des suivis de routine (mensuels par exemple) des intensités de floraison, de mortalités de conelets et des battages/frappages sur une trentaine d'arbres pris au hasard. La combinaison d'informations liées à la fructification et la présence de ravageurs pourrait être un outil d'aide à la décision d'interventions chimiques ciblées pour protéger les conelets et les cônes (voir ci-après).

V.2.2. Améliorer la productivité des vergers à graines

Protection chimique

Les essais du FCBA dans les vergers de St-Laurent et Carcans ont montré l'efficacité de deux traitements insecticides consécutifs (taufluvinate), en mai et en septembre, à réduire les mortalités de conelets et probablement la proportion de graines consommées, soutenant l'hypothèse d'un impact des insectes (vraisemblablement les punaises séminiphages) sur la disponibilité en cônes à la récolte et sur les rendements. Dans les vergers à graines de pins d'Amérique du Nord, la punaise *L. occidentalis* est contrôlée essentiellement par des insecticides chimiques à large spectre (Strong, 2006), seul moyen jugé efficace à ce jour malgré des recherches menées sur des nouvelles méthodes de piégeage (Takács et al., 2009), ou sur de la lutte biologique impliquant des parasitoïdes (Peverieri et al., 2013 ; Roversi et al., 2014) et des entomopathogènes (Barta, 2010).

Dans le cadre de nouveaux essais, nous recommandons de comparer entre parcelles traitées et non traitées l'évolution des abondances d'insectes (par battage/frappage) et des fréquences de conelets et cônes attaqués (par marquage au Rouge de Ruthénium) au cours de la saison.

Fertilisation à l'azote

La floraison peut être stimulée de différentes façons. Philippe et Baldet (2006) indiquent que le plus efficace et le moins onéreux est d'utiliser au printemps du sulfate d'ammoniaque (ions NH_4^+ et SO_4^-) associé à un traitement d'herbicide. L'usage d'hormones (Gibbéréline) est efficace, mais son effet est moins durable dans le temps et son usage est plus couteux. L'annélation est quant à elle déconseillée.

VI. REMERCIEMENTS

Nous remercions sincèrement A. Roques et M.-A. Auger-Rozenberg (UR0633, INRA Orléans), P. Pastuszka (UE0570, INRA Pierroton), A. Raffin (UMR 1202, INRA Pierroton), C. Joyeau (IRSTEA), P. Alazard (FCBA), J. Equenot (ONF La Joux), F. Rossi (DRAAF Aquitaine), G. Oliver (RNSA), J.-B. Daubrée (DSF), et les entreprises Vilmorin, Planfor et D'A Noste, d'avoir accepté de mettre à notre disposition les données analysées et présentées dans ce rapport, ainsi que pour la réactivité dont ils ont fait preuve dans nos multiples échanges et partages d'expérience.

Nous remercions également P. Bouillon (MAAF-SDFB), J-L. Flot (DSF), T. Caquet et A. Jambois (INRA EFPA) pour leur aide dans la préparation de cette mission d'expertise.

VII. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barta, M. (2010). Preliminary evaluation of insect-pathogenic *Hypocreales* against *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in laboratory conditions. *Folia Oecologica*, 37(2), 137.
- Campbell, B. C., & Shea, P. J. (1990). A simple staining technique for assessing feeding damage by *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Coreidae) on cones. *The Canadian Entomologist*, 122(05), 963-968.
- Decourcelle, T., Piou, D., & Desprez-Loustau, M. L. (2015). Detection of *Diplodia sapinea* in Corsican pine seeds. *Plant Pathology*, 64(2), 442-449.
- Flowers, J., Nuckles, E., Hartman, J., & Vaillancourt, L. (2001). Latent infection of Austrian and Scots pine tissues by *Sphaeropsis sapinea*. *Plant Disease*, 85(10), 1107-1112.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., Ito, H., 1997. How Does Masting Happen and Synchronize? *Journal of Theoretical Biology*, 187, 231–239.
- Kelly, D., Geldenhuis, A., James, A., Penelope Holland, E., Plank, M.J., Brockie, R.E., Cowan, P.E., Harper, G.A., Lee, W.G., Maitland, M.J., Mark, A.F., Mills, J.A., Wilson, P.R., Byrom, A.E., 2013. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16, 90–98.
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., 2000. Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees: A Global Perspective. *The American Naturalist*, 155, 59–69.
- Lesieur, V. (2014). Invasion de la punaise américaine *Leptoglossus occidentalis* en Europe: une contribution à la compréhension des invasions fulgurantes (Doctoral dissertation, Orléans).
- Owens, J. N., Catalano, G., & Bennett, J. S. (2001). The pollination mechanism of western white pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(10), 1731-1741.
- Pasek, J. E., & Dix, M. E. (1988). Insect damage to conelets, second-year cones, and seeds of ponderosa pine in southeastern Nebraska. *Journal of economic entomology*, 81(6), 1681-1690.
- Peterson, G. W. 1977. Infection, epidemiology, and control of *Diplodia* blight of Austrian, ponderosa, and Scots pines. *Phytopathology*, 67:511-514.
- Peverieri, G. S., Furlan, P., Simoni, S., Strong, W. B., & Roversi, P. F. (2012). Laboratory evaluation of *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead)(Hymenoptera, Platygasteridae) as a biological control agent of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera, Coreidae). *Biological Control*, 61(1), 104-111.
- Philippe, G., & Baldet, P. (2006). Reproduction sexuée des conifères et production de semences en vergers à graines. Editions Quae.
- Roques, A (1997) Variétés Forestières Améliorées" Programme recherches "Stimulation de la floraison et contrôle de l'avortement floral chez le pin maritime" 1996-1997
- Roques, A. (1983). Les insectes des cônes et graines de conifères en France. Service des publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Roversi, P. F., Sabbatini Peverieri, G., Maltese, M., Furlan, P., Strong, W. B., & Caleca, V. (2014). Pre-release risk assessment of the egg-parasitoid *Gryon pennsylvanicum* for

- classical biological control of *Leptoglossus occidentalis*. *Journal of Applied Entomology*, 138(1-2), 27-35.
- Strong, W. B. (2006). Seasonal changes in seed reduction in lodgepole pine cones caused by feeding of *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae). *The Canadian Entomologist*, 138(06), 888-896.
- Takács, S., Bottomley, H., Andreller, I., Zaradnik, T., Schwarz, J., Bennett, et al. (2009). Infrared radiation from hot cones on cool conifers attracts seed-feeding insects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1657), 649-655.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J. A., & Gil, L. (2004). Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171(1-2), 53-68.
- Zas R., Sampedro L., Prada E., Fernández-López J. (2005) Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to the pine weevil *Hylobius abietis* L. *Annals of Forest Science*, 62, 681–688.