



Importance relative de la reproduction dans la production de biomasse du pin d'Alep, ses variations interannuelles et avec le changement climatique

M. Audouard, B. Teuf

► To cite this version:

M. Audouard, B. Teuf. Importance relative de la reproduction dans la production de biomasse du pin d'Alep, ses variations interannuelles et avec le changement climatique. Sciences de l'environnement. 2016. hal-02605658

HAL Id: hal-02605658

<https://hal.inrae.fr/hal-02605658>

Submitted on 16 May 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.

Spécialité : Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)

1ère année

Année 2015-2016

Mémoire de Projet Tutoré de Première Année



Crédit photos : Vennetier. M

Importance relative de la reproduction dans la
production de biomasse du pin d'Alep, ses variations
interannuelles et avec le changement climatique.

présenté par M. Audouard et B. Teuf

Responsable du projet tutoré : M. Vennetier

Aix-Marseille Université

Année 2015-2016

Master SET 1^{ère} année

Spécialité : Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)

Importance relative de la reproduction dans la
production de biomasse du pin d'Alep, ses variations
interannuelles et avec le changement climatique.

présenté par : M. Audouard et B. Teuf

Charte anti-plagiat

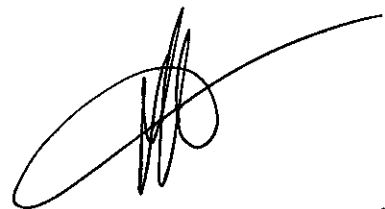
Nous soussignés, Audouard Mathieu, Teuf Bertrand, étudiants en première année de master SET spécialité BEE à Aix-Marseille Université, attestons sur l'honneur que le présent mémoire a été écrit de nos mains, que ce travail est personnel et que toutes les sources d'informations externes et les citations d'auteurs ont été mentionnées conformément aux usages en vigueur (Nom de l'auteur, nom de l'article, éditeur, lieu d'édition, année, page). Nous certifions par ailleurs que nous n'avons ni contrefait, ni falsifié, ni copié l'œuvre d'autrui afin de la faire passer pour nôtre.

Fait à Aix en Provence, le 16/06/2016.

Signatures :



Teuf Bertrand



AUDOUARD Mathieu

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier dans un premier temps, Madame Jappiot Marielle, directrice adjointe de l'unité RECOVER et chef de l'équipe Ecosystèmes Méditerranéens et Risques de nous avoir accueillis dans son laboratoire.

Nous remercions également Monsieur Vennetier Michel, Ingénieur-chercheur - IDAE, chef de mission, notre maître de stage, pour sa patience, son aide et ses conseils qui ont permis à ce rapport d'aboutir. Partager son expérience fut enrichissant.

Nous tenons à remercier l'équipe technique et scientifique pour leur accueil sympathique et leur coopération professionnelle tout au long de ces deux mois

Résumé

La biomasse reproductive du pin d'Alep occupe une part importante dans l'allocation de ses ressources. Les cônes mâles représentent 5 à 35% (moyenne 17%) de la biomasse totale d'un rameau de l'année, à comparer aux 77 et 12% respectif des aiguilles et du bois. La fructification femelle demande aussi un gros investissement. Sur la pousse de première année qui le porte, le cônelet représente 35% de la biomasse. En 2ème année, à plein développement, il dépasse 80% de la pousse annuelle et atteint 48 à 80% de la biomasse totale (primaire et secondaire) produite sur 2 ans par la branche et ses ramifications. Lorsque la branche poursuit sa croissance, le pourcentage de biomasse totale porté par les cônes (bois, reproduction et aiguilles vivantes comprises) diminue lentement pour atteindre 45% vers 10 ans et se stabiliser ensuite. Cette valeur ne tient pas compte de la biomasse cumulée des aiguilles tombées ni des fleurs mâles, que nous n'avons pas pu reconstituer ou évaluer. Ce pourcentage de biomasse des cônes par rapport à la biomasse totale des branches varie avec l'ordre de ramification. Il est maximal sur les axes d'ordre 3, moyennement fructifères mais peu ramifiés et dont la croissance en diamètre est lente. Il est un peu plus faible sur les axes d'ordre 2, très fructifères mais portant beaucoup de biomasse dans ses ramifications et dans le bois de l'axe principal, et pour l'ordre 4 peu fructifère mais aussi peu productif.

Table des matières

1. Introduction	1
2. Matériels et méthodes.....	2
2.1 Site d'étude	2
2.2 Méthode d'échantillonnage terrain :	2
2.3 Mesures effectuées en laboratoire	3
2.4 Analyses statistiques.....	4
3. Résultats	5
3.1 Cônes mâles	5
3.1.1 Relation longueur du bois portant les cônes mâles en 2016 et le nombre de cônes mâles pour retrouver le nombre de cônes mâles sur les années précédentes.	5
3.1.2 Relation longueur UC 2015 et poids UC 2015 pour inférer la croissance primaire. .	5
3.1.3 Pourcentage de rameaux n'ayant pas produits de cônes mâles sur les années 2013 à 2015.....	6
3.1.4 Mise en évidence du rôle de la vigueur dans le rapport biomasse de cônes mâles / biomasse de bois primaire sur les échantillons des deux sites rassemblés.	7
3.1.5 Résultats des recherches sur les facteurs influençant le rapport des biomasses.	7
3.2 Cônes femelles.....	9
3.2.1-Test de normalité sur les données biomasse reproductrice femelle et biomasse végétale	9
3.2.2 Variables non significatives	9
3.2.3 Variables significatives	10
3.2.4 Tableaux de synthèse	10
4. Discussion	12
5. Conclusion.....	19
6. Références bibliographiques	20

CHARTRE ANTI-PLAGIAT

REMERCIEMENTS

LISTES TABLEAUX

LISTES FIGURES

LISTES ANNEXES

LISTES TABLEAUX

- Tab I : Tableau récapitulatif du Test de Kruskal-Wallis pour le rapport des biomasses par la position dans le houppier sur le site du Tholonet
- Tab II : Résumé des données des ordres sur les sites du Tholonet et de Font-blanche.

LISTES FIGURES

- Fig. 1 - Régressions linéaires du nombre de cônes mâles sur l'échantillon (Nb de cm) en fonction de la longueur en mm de bois portant les cônes mâles (L bois cm) en 2016.
 - Fig. 2 - Régressions linéaires de la biomasse des unités des croissances (UC) en g en fonction de leurs longueurs en mm sur l'année 2015 pour inférer la croissance primaire des rameaux du *Pinus halepensis*. Echelle logarithmique pour l'axe des abscisses.
 - Fig. 3 - Histogramme des pourcentages de rameaux n'ayant pas produits de cônes mâles sur les sites de Font-blanche et du Tholonet durant les années 2013 à 2015.
 - Fig. 4 - Boxplot de l'ordre en fonction du rapport des biomasses sur le site de Font-Blanche.
 - Fig. 5 - Boxplot de l'ordre en fonction du rapport des biomasses sur le site du Tholonet.
 - Fig. 6 - C/B en relation avec la période 2008-2014.
 - Fig. 7 - Nombre de cônes femelles par année et par ordre.
 - Fig. 8 - Rapport biomasse cône femelle/biomasse totale en fonction des années et de l'ordre hiérarchique des branches.
- Fig. 9 – Ratio de la biomasse des cônes, aiguilles et bois.

LISTES DES ANNEXES

- Annexe I « Constat de vérification standard de la balance de précision ».
- Annexe II « Pourcentage de rameaux donnant des cônes mâles à l'échelle des houppiers entiers dans les placettes expérimentales IRSTEA ».

1. Introduction

La forêt méditerranéenne est caractérisée par une forte pression anthropique depuis des millénaires. (Quezel & Medail. 2003) La végétation qui la structure est la conséquence du pâturage, des incendies et de fortes sécheresses estivales (Le Houérou 1980). Depuis le siècle dernier, la déprise agricole et la baisse du pâturage ont favorisé l'expansion du Pin d'Alep, notamment grâce à son potentiel allélopathique marqué en succession secondaire post déprise agricole (Bonin *et al.* 2007). Ce dernier a explosé démographiquement au point de devenir la principale essence résineuse de la région méditerranéenne (Debazac 1965). Il doit cette progression à sa stratégie expansionniste (Barbero *et al.* 1990) et aux nombreux reboisements effectués au 19^{ème} siècle (Barbero 1995).

Le règne végétal comporte, comme l'ensemble du monde vivant, de nombreuses stratégies différentes, avec comme finalité, assurer une descendance pérenne. (Lloyd 1979). L'investissement reproducteur diffère selon les espèces, il est donc nécessaire d'étudier chaque espèce afin de mieux cerner ce processus. Les études sur l'investissement reproducteur des résineux méditerranéen tel que le pin d'Alep restent lacunaire, principalement au niveau de la reproduction mâle. (Vennetier, Comm. Pers.).

Dans un contexte de changement climatique, la prise en compte de la fixation du carbone par la forêt est primordiale pour obtenir des modélisations fiables des climats futurs. (Pelloux 2000). De nombreuses études sur le Pin d'Alep ont permis de comprendre les variations de sa croissance en fonction du climat et l'impact d'évènement climatique comme les chutes de neige. (Vila *et al.* 2008 ; Thabeet *et al.* 2009 ; Vennetier *et al.* 2011 ; Girard 2012). Cependant une donnée est encore relativement méconnue, celle de la part de la reproduction du pin d'Alep dans l'allocation de ses ressources. Sa quantification précise permettrait d'affiner les modèles existants, la floraison mâle et femelle utilisant des ressources importantes. (Vennetier *et al.* 2011).

Dans cette étude préliminaire, nous essayerons d'appréhender les mesures utiles à la quantification de l'investissement du Pin d'Alep et leurs variabilités dans le but de fournir des résultats destinés à améliorer de futurs modèles de croissance, développement et reproduction du pin d'Alep, et potentiellement d'autres espèces.

2. Matériels et méthodes

2.1 Site d'étude

Deux sites d'études ont été prospectés, Font-blanche et le Tholonet.

Le premier site de prélèvements est situé dans la forêt départementale de Font-Blanche, dans la commune de Roquefort-la-Bédoule (Bouches-du-Rhône) à 420 m d'altitude. Les précipitations annuelles moyennes sont de 625 mm. Font-Blanche est une forêt méditerranéenne typique, composée d'une strate supérieure de pins d'Alep, atteignant 15 m de hauteur, d'une strate intermédiaire de chênes verts de 6 m.

Le site se compose d'un enclos de 80 x 80 m et de 4 placettes de 25 x 25 m permettant une exclusion de pluie et l'irrigation, et deux témoins. Après Puechabon dans l'Hérault, Font-Blanche est le deuxième site de ce type et à avoir vu le jour en région méditerranéenne, et le seul en forêt mélangée. Les données expérimentales servent de support aux simulations du fonctionnement de l'écosystème. Les recherches effectuées par IRSTEA sur ce site concernent la phénologie, le développement architectural et la reproduction des végétaux

Font-Blanche fait partie du réseau national SOERE FORET et du réseau européen ICOS. Le site accueille temporairement des scientifiques d'autres organismes pour leurs propres mesures. Les chercheurs de l'Inra Paca ont pu observer que l'été particulièrement chaud de 2015 a occasionné les stress hydriques les plus intenses mesurés sur les arbres depuis la création du site en 2008. Les échantillons furent prélevés sur des individus hors du site d'étude scientifique de Font-blanche afin de ne modifier le comportement de la forêt et les suivis en cours.

Le second site se trouve dans la pinède du Tholonet, à proximité d'Aix en Provence sur la propriété de l'IRSTEA, au pied de la montagne Sainte-Victoire à 192 m d'altitude. Les précipitations annuelles moyennes sont de 555 mm. Le pin d'Alep est la seule essence de strate supérieure. La zone de prélèvement a été fortement anthropisée comme en témoigne la présence de restanques, vestiges d'une agriculture passée. Le pastoralisme et les incendies répétés sont la cause de l'érosion du sol amenant l'apparition de la roche mère affleurante.

2.2 Méthode d'échantillonnage terrain :

Les différentes branches porteuses des cônes mâles et de cônes femelles ont été prélevées selon une méthode d'échantillonnage non probabiliste. Cette méthode non aléatoire, à choix raisonné consiste en un échantillonnage volontaire dit au jugé. L'objectif étant d'avoir des branches représentatives ayant des cônes mâles et des cônes femelles afin de pouvoir

étudier la biomasse reproductive et végétative du pin d'Alep. Ce ne fut pas évident de trouver des rameaux porteur de cônes mâles sur Font-blanche, ces derniers étant très rares en 2016. Les rameaux sont prélevés à la scie à main et à l'échenilloir. Nous grimpons dans l'arbre ou récoltons au pied. Nous identifions les branches selon leur exposition, leur position dans le houppier, leur ordre hiérarchique et le site de prélèvement. Avant de mesurer les rameaux, nous les entreposons à l'ombre.

2.3 Mesures effectuées en laboratoire

De manière commune, les rameaux ont été décortiqués en séparant les aiguilles de chaque année et les différentes parties de bois au sein d'une unité de croissance (UC). Le bois des différentes UC est mesuré au pied à coulisse, par la suite il est séparé en bois portant les aiguilles, bois portant les cônes et bois portant des bractées stériles. Ces différentes parties sont pesées après passage à l'étuve durant au moins trois jours à 40°C, avec une balance de haute précision (plage de mesure : 0-160g)

Mesures sur les cônes mâles :

Les mesures des longueurs d'aiguilles et de cônes ont été effectuées de deux manières distinctes suivant que les individus ont été récoltés sur le Tholonet et Font-Blanche.

Sur les rameaux issus du Tholonet ont été pris au pied à coulisse la longueur des aiguilles et la longueur des cônes mâles. Pour les cônes, au minimum 5 cônes représentatifs ont été prélevés sur la longueur du bois portant les cônes de l'année 2016. Lorsque le nombre de cônes total étaient inférieur à 5, tous les cônes ont été prélevés.

Le site de Font-blanche faisant l'objet de suivi régulier nous avons opté pour une méthode alternative. Pour mesurer les aiguilles et les cônes mâles le plus précisément possible, nous avons utilisé le logiciel Winseedle version 2016. Ces données seront utilisées par IRSTEA dans un second temps.

Mesures sur les cônes femelles :

Précision sur la phénologie du cône femelle : Le nombre d'écailles est déterminé dans le bourgeon l'année n-1. Le cône apparait l'année n (cônelet). Il grandit l'année n+1 (taille finale) et mûrit l'année n+2.

Après avoir échantillonné et identifié les rameaux prélevés, nous datons chaque branche en commençant par les extrémités (année 2016). Les années sont datées et marquées à l'aide d'un feutre de couleur afin d'avoir un bon visuel des pousses annuelles. Lors de la datation, il faut être vigilant au polycyclisme fréquent sur les branches fortes portant des cônes femelles. Par la suite, nous réalisons un schéma de la branche en relevant les rameaux

portant des cônes femelles et ceux n'en portant pas. Nous relevons l'année et l'ordre dans lequel était positionnée l'unité de croissance et mesurons la biomasse du bois et des cônes femelles, ainsi que les longueurs de cônes. Nous découpons en section afin d'isoler et de déshydrater les unités de croissance. Les échantillons passent à l'étuve durant 72 heures à 60°C. Le temps est suffisant pour assécher le bois du rameau et les cônes femelles. Nous pesons toutes les unités de croissance avec une balance de précision (plage de mesure : 0-160g) (Annexe I) en séparant bois, cônes et aiguilles. Pour chaque branche mesurée, nous calculons le rapport entre la biomasse des cônes femelles et la biomasse totale et le mettons en relation avec des variables explicatives telles que le site, l'exposition (est, nord, sud, nord-est, sud-est) la position dans le houppier (bas, milieu, haut) l'ordre hiérarchique des rameaux (2, 3, 4), les années (de 2008 à 2015) et les données climatiques de Font-Blanche transmises par l'INRA d'Avignon.

2.4 Analyses statistiques

La mise en relation entre les variables biomasse reproductrice femelle et biomasse végétale permet de travailler sur le rapport cône/biomasse totale de 2008 à 2014. Nous ne prenons pas en compte les années 2015 et 2016 car les cônes femelles ne sont pas matures. Par ailleurs, les aiguilles ne sont présentes qu'en partie pour l'année 2014. Pour les années antérieures, ces dernières sont tombées.

Les variables quantitatives étudiées pour les cônes mâles sont la longueur de l'unité de croissance (UC), la biomasse de l'UC, la biomasse des cônes mâles, la longueur du bois portant les cônes. Le rapport biomasse des cônes mâles sur la biomasse du bois portant les cônes est créé à partir de corrélations. L'indice de vigueur est calculé en fonction de la longueur de la pousse des trois dernières années. La moyenne pour une année est obtenue par division et rapportée à l'échantillon sur les années 2013 à 2015. L'indice de vigueur utilisé correspond à trois niveaux, faible vigueur (1), vigueur moyenne(2) et forte vigueur(3).

Un pin d'Alep beaucoup plus jeune que les autres sujets de l'étude a été enlevé de l'analyse, les résultats de comparaison de médianes le faisaient sortir du lot. Les deux sites de Font-blanche et du Tholonet sont traités séparément durant l'analyse car il y a un effet site mis en évidence par Anova sur le poids des cônes mâles (suit une loi normale) et par comparaison des médianes, pour les longueurs du bois portant les cônes et longueur de l'unité de croissance de l'année. Pour inférer la biomasse des cônes mâles des années précédentes, le poids moyen des cônes mâles de 2016 a été utilisé sur chaque site après qu'il ait été vérifié qu'aucune corrélation n'existait avec le reste des données cibles.

Les analyses statistiques ont été faites sur Excel, R et Statgraphics. Pour les comparaisons des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis suivi d'un post hoc de Bonferonni, et des tests de Mood sur les médianes ont été utilisés. Des modélisations par PLS et GLM ont également été faites.

3. Résultats

3.1 Cônes mâles

3.1.1 Relation longueur du bois portant les cônes mâles en 2016 et le nombre de cônes mâles pour retrouver le nombre de cônes mâles sur les années précédentes.

La figure 1 représente le nuage de point du nombre de cônes mâles compté sur 2016 en fonction de la longueur du bois portant les cônes mâles en 2016. Les régressions qui y figurent ont servi à l'extrapolation des valeurs de biomasse des cônes mâles pour les années 2013 à 2015.

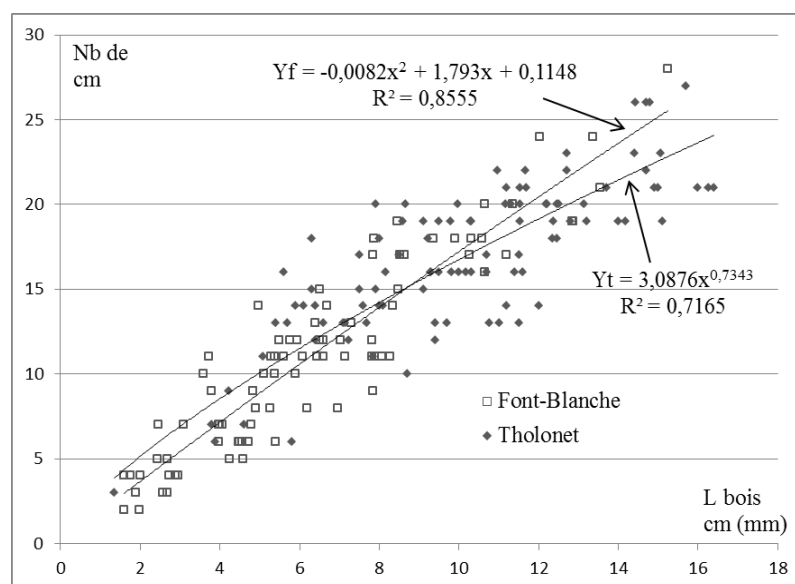


Fig1. - Régressions linéaires du nombre de cônes mâles sur l'échantillon (Nb de cm) en fonction de la longueur en mm de bois portant les cônes mâles (L bois cm) en 2016.

3.1.2 Relation longueur UC 2015 et poids UC 2015 pour inférer la croissance primaire.

La figure 2 représente la longueur de l'unité de croissance de 2015 en fonction de son poids. Les régressions qui y figurent ont servi à l'extrapolation des valeurs de biomasse du bois primaire portant les cônes mâles pour les années 2013 et 2014. L'axe de l'abscisse en échelle logarithmique pour montrer la répartition des nuages de point autour des régressions.

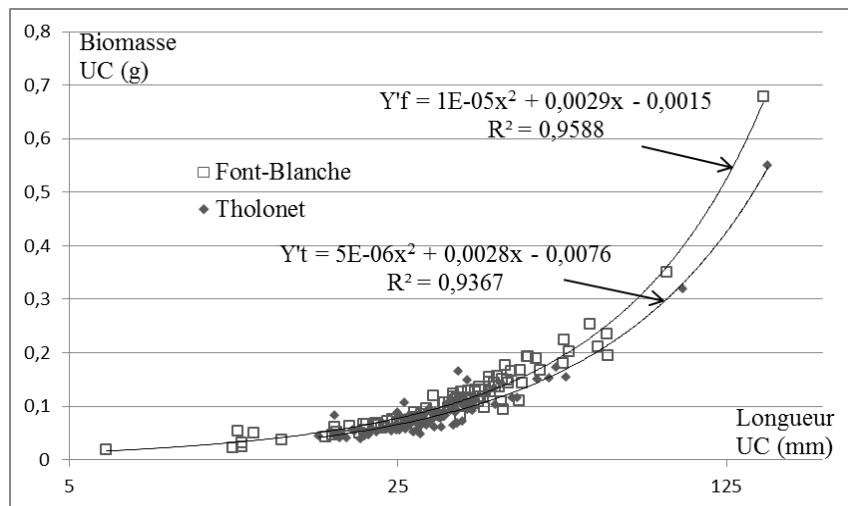


Fig. 2 - Régressions de la biomasse des unités des croissances (UC) en g en fonction de leurs longueurs en mm sur l'année 2015 pour inférer la croissance primaire des rameaux du *Pinus halepensis*. Echelle logarithmique pour l'axe des abscisses.

3.1.3 Pourcentage de rameaux n'ayant pas produits de cônes mâles sur les années 2013 à 2015

La figure 3 permet la comparaison des proportions de rameaux n'ayant pas données de cônes dans les années 2013 à 2015 entre les sites du Tholonet et de Font-Blanche. L'échantillonnage privilégiant les rameaux porteurs de cônes mâles, tous les rameaux mesurés en 2016 en portaient. L'année 2016 ne figure donc pas sur ce graphique comparatif. On observe une très nette différence de l'année 2013 sur le site du Tholonet avec un grand nombre sans cône mâle.

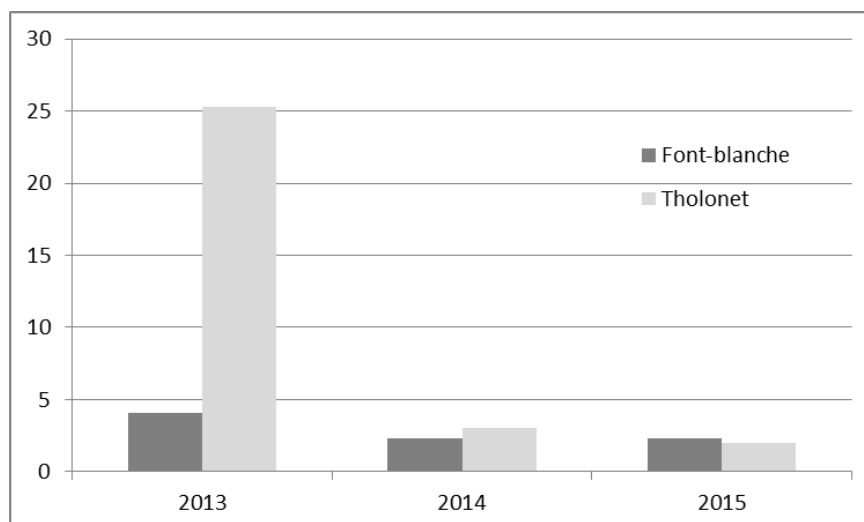


Fig. 3 - Histogramme des pourcentages de rameaux n'ayant pas produits de cônes mâles sur les sites de Font-Blanche et du Tholonet durant les années 2013 à 2015, tous les rameaux mesurés portant des fleurs mâles en 2016.

3.1.4 Mise en évidence du rôle de la vigueur dans le rapport biomasse de cônes mâles / biomasse de bois primaire sur les échantillons des deux sites rassemblés.

La biomasse des cônes mâles retracée sur un rameau varie entre 0,310712465 g et 0,012368838 g avec une moyenne à 0,137521459 g sur les années 2013 à 2013. La biomasse primaire annuelle déduite des corrélations ci-dessus est comprise entre 0,007894152 g et 0,684893136 g avec une moyenne de 0,110997593g.

Effet de la vigueur

Le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative entre les rapports de biomasses suivant l'indice de vigueur. Test statistique = 80,4123 Proba. = 0

En utilisant la procédure de Bonferroni, on constate que les individus à forte vigueur (indice 3) sont significativement différent des indice de vigueur inférieur, au niveau de confiance de 95,0%. Leur médiane est de 53,3455 contre 65,342 et 63,0586 pour les indices 1 et 2.

Le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative entre les longueurs du bois portant les cônes suivant l'indice de vigueur. Test statistique = 68,9277 Proba. = 0

D'après la procédure de Bonferroni les trois niveaux de vigueur sont significativement différents les uns des autres au niveau de confiance de 95,0%. Les valeurs des médianes sont croissantes selon les vigueurs; 8,85, 12,785 et 13,09 pour les indices 1, 2 et 3.

3.1.5 Résultats des recherches sur les facteurs influençant le rapport des biomasses.

Effet de la position des branches dans le houppier

Tab I : Tableau récapitulatif du Test de Kruskal-Wallis pour le rapport des biomasses par la position dans le houppier sur le site du Tholonet (P = 0,0622815)

<i>Place dans le houppier</i>	<i>Taille de l'échantillon</i>	<i>Rang moyen</i>	<i>Médiane</i>
Bas	181	151,68	63,9124
Haut	28	111,464	55,4388
Moyen	82	145,256	62,7539

Le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative entre les longueurs du bois portant les aiguilles par position dans le houppier sur le site du Tholonet (P<0,001).

Le test post hoc indique une différence statistiquement significative entre la position haute dans le houppier (médiane 18,87) et les deux autres, bas et milieu (respect. 9,68 et 11,05).

Le test de Mood sur les médianes indique une différence significative pour le rapport des biomasses par l'exposition sur le site du Tholonet ($P < 0,001$). Les médianes sont de 64,5073 pour l'exposition Est et 58,6786 pour le Sud.

Le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative pour le rapport des biomasses par exposition sur le site de Font-Blanche ($P < 0,001$). Les médianes sont de 63,0551 pour le Sud-Est 58,4053 pour l'Est, et 40,4872 pour le Sud. Le test post hoc indique une différence significative, les expositions Est, Sud et Sud-Est sont toutes différentes les unes des autres.

Effet des ordres architecturaux

Sur le site du Tholonet le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative du rapport des biomasses entre les ordres hiérarchiques ($P < 0,007$). En utilisant la procédure de Bonferroni, seule la comparaison entre les ordres 2 et 7 est statistiquement significative au niveau de confiance de 95,0%.

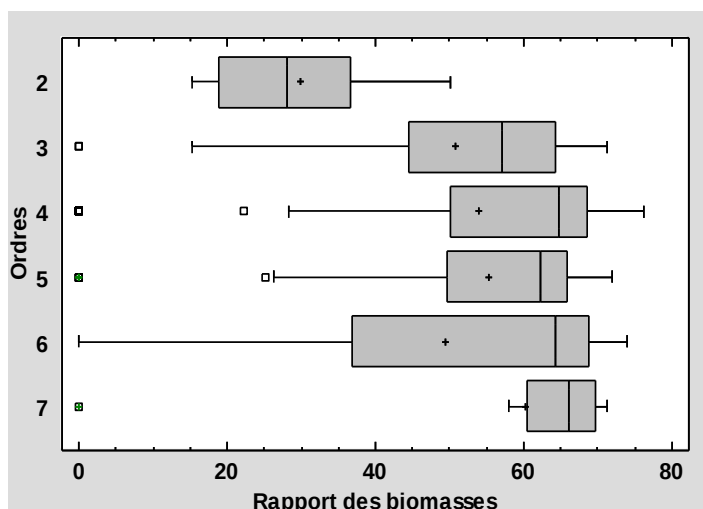


Fig. 4 - Boxplot de l'ordre en fonction du rapport des biomasses sur le site du Tholonet.

Sur le site de Font-blanche le test de Kruskal-Wallis indique une différence significative entre les ordres ($P < 0,001$). En utilisant la procédure de Bonferroni, six des comparaisons sont statistiquement significatives au niveau de confiance de 95,0%. Il s'agit des comparaisons 2-4 ; 2-5 ; 2-6 ; 3-4 ; 3-5 et 3-6.

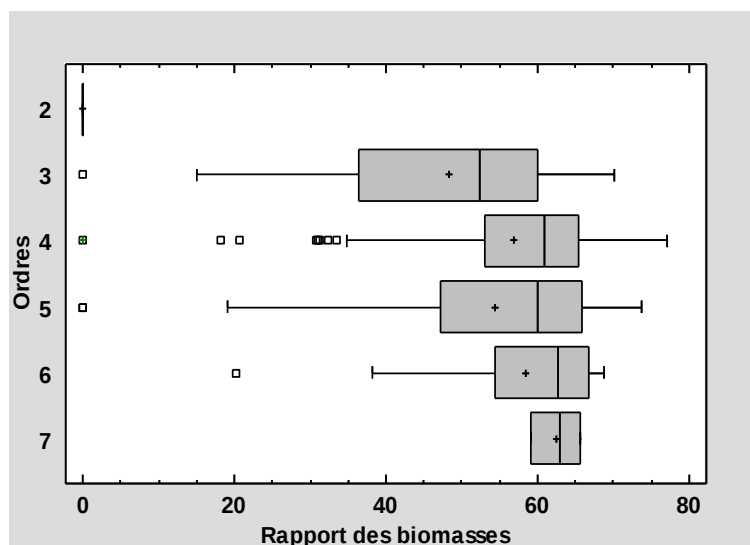


Fig. 5 - Boxplot du rapport des biomasses en fonction de l'ordre sur Font-blanche.

Sur Font-Blanche et le Tholonet les ordres 2 et 7 ont un très faible nombre d'échantillons. Les valeurs des médianes indique les valeurs les plus faibles pour l'ordre 2.

Tab II : Résumé des données des ordres sur les sites du Tholonet et de Font-Blanche.

Font-Blanche			Tholonet		
<i>Ordre</i>	<i>Taille de l'échantillon</i>	<i>Médiane</i>	<i>Ordre</i>	<i>Taille de l'échantillon</i>	<i>Médiane</i>
2	3	0	2	5	28,1107
3	59	52,3971	3	43	57,0322
4	96	60,9223	4	121	64,7516
5	70	60,1353	5	81	62,3754
6	19	62,7122	6	29	64,2101
7	3	62,9582	7	12	66,1947

3.2 Cônes femelles

3.2.1-Test de normalité sur les données biomasse reproductrice femelle et biomasse végétale

On peut rejeter l'idée que les données de biomasse reproductrice femelle et biomasse végétative associée suivent une loi normale au niveau de confiance de 95% ($P =$ respectivement 1.92037^{E-7} et 0.0001). L'analyse de ces variables sera réalisée par des tests non paramétriques.

3.2.2 Variables non significatives

Le site - Le Tholonet (LT) et Font Blanche (FB) - n'a pas un effet significatif au niveau de la biomasse cône femelle/biomasse totale ($P=0,508199$).

Avec une probabilité de 0.0736596 , l'exposition n'a pas d'effet sur le rapport cône/biomasse totale suite au test de Kruskal-Wallis.

La position du rameau dans le houppier (bas, milieu, haut) n'a pas d'effet sur le rapport cône/biomasse totale ($P=0.373463$) après avoir réalisé le test de Kruskal-Wallis.

Les données climatiques tel que la température ($T^{\circ}C$), la pluviométrie (P), l'ETP, l'humidité relative (Hr), le déficit de pression de vapeur (VPD) et le rayonnement global (Pyra) ont été introduites sur la période de 2008 à 2015 sur un modèle de régression des moindres carrés partiels (*Partial Least Squares regression* : PLS) afin de déterminer par saison, l'influence de ces différentes variables explicatives climatiques. L'échantillon décrit 8 années. La période est trop courte pour intégrer le climat. Le modèle aurait tendance à mettre en avant la température et les précipitations mais ce dernier n'est pas significatif.

3.2.3 Variables significatives

Au niveau des ordres hiérarchiques, deux effets significatifs entre les ordres n°2 et n°3 et n°3 et n°4 ($P=0,000199975$) sont démontrés par le test de Kruskal-Wallis.

Les années mesurées de 2008 à 2014 nous apportent une vision sur 7 ans sur le rapport biomasse reproductrice femelle et biomasse totale (figures 1 à 3). Le test de Kruskal-Wallis montre une différence statistiquement significative ($P=3,92607E^{-7}$). Quatre comparaisons par paires sont statistiquement significatives, celles de 2014 avec 2008, 2009, 2010 et 2011.

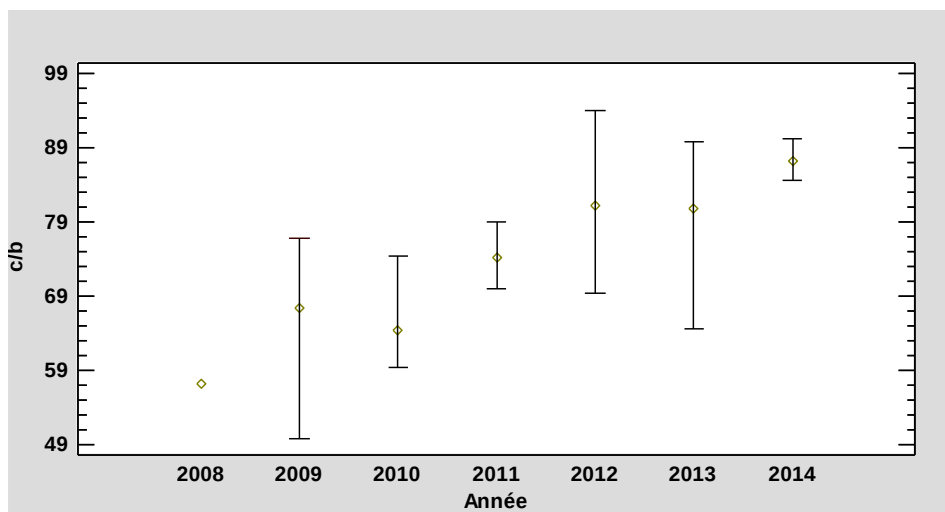


Fig. 6 - C/B en relation avec la période 2008-2014.

3.2.4 Tableaux de synthèse

Les trois ordres suivent les mêmes tendances. Les années de sécheresse (2003, 2007) et de gel (2012) correspondent à une faible production de cônes contrairement aux années 2010 et 2014 plus favorable pour l'investissement reproductif.

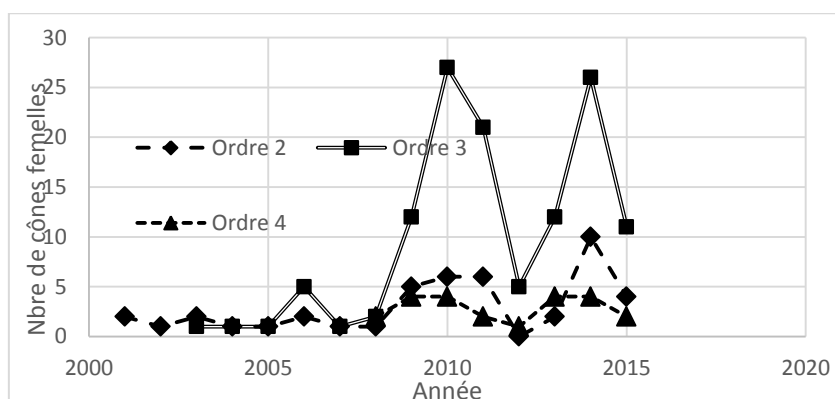


Fig. 7 - Nombre de cônes femelles par année et par ordre.

Le rapport de la biomasse des cônes à la croissance primaire totale de la branche qui les porte, année 2015, est variable suivant les ordres. Pour les ordres n°2 et n°3, le ratio se

situe entre 28.6 et 32.9%. Pour l'ordre n°4, la biomasse relative des cônes est beaucoup plus faible, de 9.1%. Toutes années confondues sauf 2015 exclue, le ratio des cônes sur la production totale de biomasse des branches est significativement inférieur pour l'ordre n°4 par rapport aux ordres n°2 et n°3 (fig. 7 et 8). L'ordre n°2 est significativement différent de l'ordre n°3 de 2003 à 2014. L'ordre 4 diffère significativement de l'ordre 3 de 2011 à 2015.

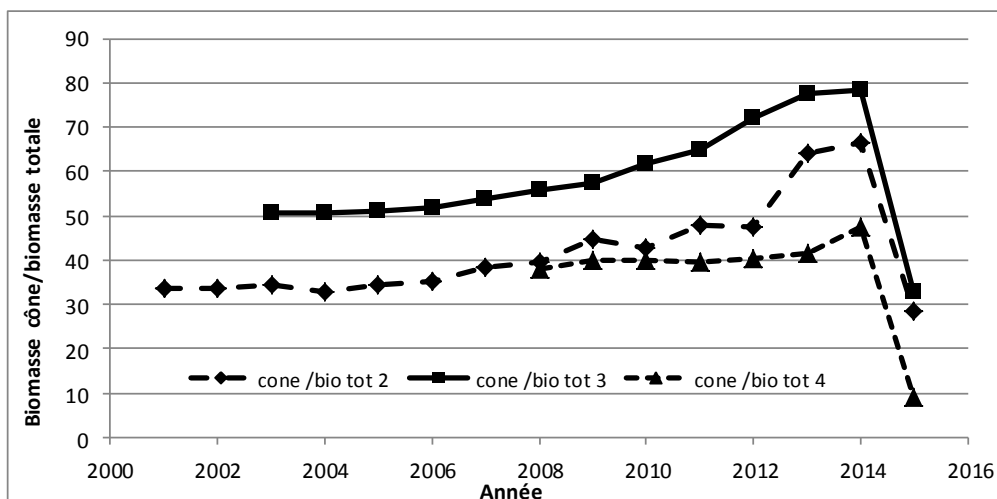


Fig. 8 - Rapport biomasse cône femelle/biomasse totale en fonction des années et de l'ordre hiérarchique des branches.

La figure 9 représente une estimation de la proportion des biomasses bois, cônes et aiguilles. Pour les cônes femelles, à gauche, le calcul est effectué sans tenir compte des aiguilles manquantes des années antérieures à 2014. La biomasse des cônes femelles représente de 45% de la biomasse totale présente sur les 8 à 15 années mesurées.

Pour les cônes mâles, à droite, le poids total des aiguilles a été mesuré sur 37 rameaux, donnant des valeurs sur les deux années 2014 et 2015. La biomasse totale est majoritairement expliquée par les aiguilles (70.3 et 71.5%), les cônes (15.9 et 17.4%) et le bois (13.8 et 11.1%).

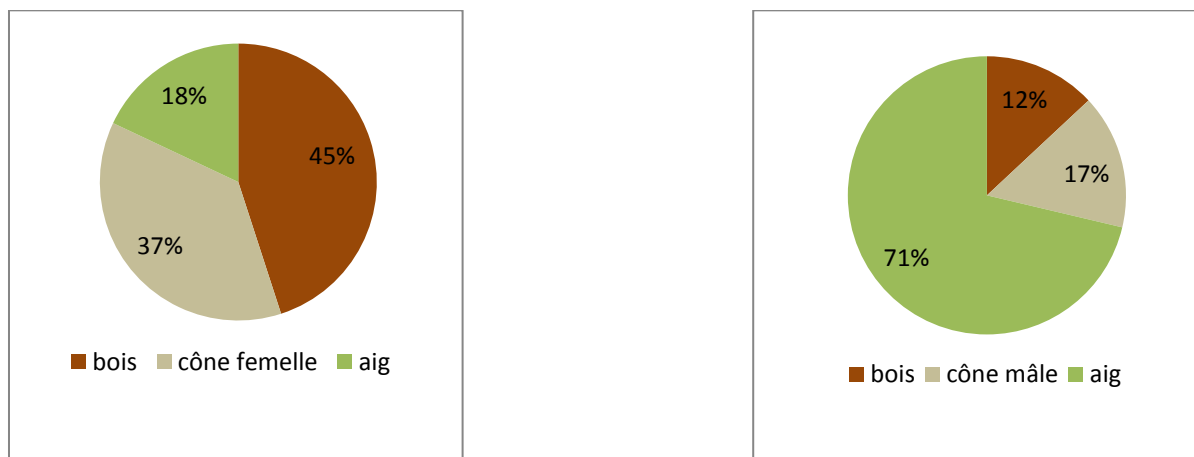


Fig 9- Ratio de biomasses cônes, aiguilles, bois pour rameaux florifères.

4. Discussion

Pour quantifier l'importance relative des cônes mâles dans l'investissement du Pin d'Alep il a été choisi une variable en pourcentage représentant un rapport de biomasses, cela permet de se rendre rapidement compte de la part de la reproduction mâle. Le rapport des biomasses a pu être établi grâce aux fortes corrélations entre la longueur du bois portant les cônes mâles en 2016 et le nombre de cônes mâles (Fig 1) et entre la biomasse issue de la croissance primaire en 2015 et la longueur de l'unité de croissance annuelle (Fig 2). La croissance secondaire débute à partir de la seconde année, elle correspond à une croissance radiale des branches déjà existante. (Girard 2012). Les échantillons ayant été ramassés en avril il n'y avait encore que le bois issus de la croissance primaire sur l'année 2015. Le rapport des biomasses a été sélectionné car il est peut être retracé de manière corrélative. Cette variable prend également en compte un phénomène à cyclicité annuelle qui est la production en biomasse de l'année n. La part de la biomasse des aiguilles dans l'investissement n'a malheureusement pas pu être défini dans ce travail. Sa part n'en reste pas moins très importante et il faudra absolument la prendre en compte dans les futures études.

Le poids des cônes mâles diffère entre les sites, cela pourraient être dues à des différences phénologiques due soit à l'écart temporel dans le ramassage des branches soit aux différences climatologiques entre les stations, ce qui aurait entraîné une différence non négligeable dans le pollen retenu. En effet, les cycles phénologiques du pin d'Alep varient en fonction des climats (Vennetier et Al, 2011). On a pu observer des valeurs plus importantes de biomasse pour les cônes mâles des branches touchées par le chancre (*Crumelunopsis sororia*) qui a arrêté leur développement. Ces derniers malgré leur petite taille sont plus lourds car ils ont retenu le pollen. La différence n'a pas été testée car nombre d'échantillons atteints par le chancre est trop petit, les branches malades ayant été écartées au préalable de l'échantillonnage. Un protocole d'échantillonnage prenant en compte la biomasse du pollen serait à envisager pour une étude future, cela permettrait de vérifier si l'effet site provient de l'échantillonnage, de différences stationnelles (édaphiques ou météorologiques) ou encore de différences génétiques. (Ayari & Larbi Khouja 2014).

Le pourcentage de rameaux n'ayant pas produit de cônes mâles est différent selon les sites. On observe un pic important sur le Tholonet en 2013. (Fig 3) Le nombre de cônes mâles du premier cycle de l'année n est déjà déterminé à l'année n-1 dans le bourgeon. (Cannell *et al.* 1976). Le développement architecturale du pin d'Alep, et donc les différentes structures de

l'unité de croissance, est partiellement à entièrement dépendant du climat de l'année précédente. (Vennetier 2013) Le coup de gel de 2012 pourrait donc être à l'origine de la faible productivité en cônes des individus du Tholonet en 2013. Une limite importante vient cependant du protocole d'échantillonnage non aléatoire. L'étude porte sur l'investissement en cônes, il était ciblé particulièrement les rameaux producteur de cônes. Sur le site de Font-Blanche l'année 2016 a dû être particulièrement mauvaise pour la floraison mâle car il a fallu prospecter une grande zone pour avoir assez d'individu producteur de cônes mâles. Ce point est confirmé par l'absence de floraison mâle sur les placettes du dispositif expérimental (Annexe II). Le fait que l'année 2013 se démarque moins sur Font-Blanche peut être dû à l'échantillonnage favorisant les producteurs même en condition défavorables ou à des conditions météorologiques plus clémentes en 2013 par rapport au Tholonet.

Le rôle de la vigueur dans le rapport des biomasses est primordial. Neeman (2011) démontre que les différences de vigueur entre les pousses mâles et femelles sont dues à leur localisation dans le houppier. La densité du bois primaire est relativement similaire entre les le Tholonet et Font-Blanche (Fig 2), les différences entre les sites serait au niveau de la vigueur des peuplements. On peut ainsi rassembler les échantillons des deux sites pour tester l'effet de la vigueur sur le rapport des biomasses et sur la longueur du bois portant les cônes. On observe que plus le rameau est vigoureux moins le rapport des biomasses est important.

La part de ressource allouée à la production des cônes mâles diminue en proportion de la biomasse totale chez les plus vigoureux. Cependant la longueur du bois portant les cônes augmente avec la vigueur du rameau. La corrélation négative entre le ratio cône mâles/bois et la vigueur des pousses est due au fait que plus un individu est vigoureux, plus la longueur du bois portant les aiguilles sera importante: l'augmentation de cette longueur de bois végétatif avec la vigueur moyenne du rameau est en proportion plus forte que celle du bois portant les cônes, et que le poids de cônes.

L'augmentation de la biomasse totale des cônes avec la vigueur de la pousse se fait jusqu'à un certain point, les rameaux très vigoureux portant prioritairement des cônes femelles et non des cônes mâles (Ne'eman 2011). Mais ce phénomène n'est pas quantifiable dans cette étude car l'échantillonnage ciblait les rameaux producteur de cônes mâles. On peut conclure d'après ces résultats que moins une pousse est vigoureuse, plus elle investit ses ressources dans la reproduction à travers la production de cônes mâle. Les pousses les plus productives en biomasse de cônes mâle seraient les plus vigoureuses de celle donnant des cônes mâle, mais en allocation de ressource elles favoriseraient la photosynthèse à travers une

grande proportion de bois portant les aiguilles. Par ailleurs, le suivi des expérimentations montre que les rameaux les moins vigoureux ne produisent plus aucun cône mâle (IRSTEA comm.pers.).

Concernant les facteurs testés entre les sites on observe une variabilité dans les résultats, avec des réponses et des significativités différentes. Au Tholonet le facteur position de la branche dans le houppier est sub-significatif. (Tab I). Ce résultat peut être dû au faible nombre d'échantillons situés dans la partie haute du houppier. Il faudrait augmenter l'effort d'échantillonnage dans ce sens pour espérer des résultats significatifs. Sur le Tholonet les branches placées en haut des arbres auraient potentiellement une production moindre de cônes mâles que les branches qui leur sont inférieurs (Tab I). Cela pourrait être l'effet de la vigueur, les pousses situées en position apicales grandissant plus vite et vont généralement porter les cônes femelles. Elles ne feront donc pas de cônes mâles (Ne'eman 2011). Les branches hautes produisent plus de bois portant les aiguilles comme l'on a pu le voir avec l'effet de la vigueur ce qui diminue le rapport des biomasses.

L'exposition des pousses a une action significative sur Font-Blanche et le Tholonet. Les échantillons prélevés en orientation sud auraient tendance à moins produire de biomasse de cônes mâles par rapport à la biomasse totale. Cela pourrait être dû à deux phénomènes entrecroisés : une production de cônes moindre et une croissance du bois portant les aiguilles plus forte au sud. . L'effet de l'exposition est à retenir avec précaution car il pourrait être la conséquence d'un effet branche du au faible nombre de réplicats, huit branches sur chaque site. L'exposition n'est en effet pas un facteur significatif dans le développement architectural ni la vigueur des branches du pin d'Alep d'après Girard *et al.* (2012).

Au niveau des ordres ou de la hiérarchie architecturale des rameaux, les pousses d'ordre 2 se distinguent de manière significative sur les sites du Tholonet et de Font-Blanche. On observe une tendance à l'augmentation du rapport des biomasses entre les ordres 2, 3 et 4, suivie d'une stagnation à un palier atteint à l'ordre 4. (Fig 4 et fig 5). Le retrait des années sans floraison mâles pourrait permettre une meilleure visibilité de ce phénomène. Ces observations auraient tendance à renforcer l'hypothèse d'une production de cônes mâles favorisée sur les rameaux moins vigoureux et d'ordres inférieurs. Il faut tout de même interpréter ces résultats avec précaution car les ordres extrêmes 2 et 7 ont très peu de réplicats (Tab II) ce qui enlève de la fiabilité aux tests statistiques. Dans une prochaine étude sur les ordres, il serait pertinent de prélever un nombre suffisant de pousse dans chacun des ordres. Le suivi des placettes expérimentales montre une plus faible production de cônes mâles en

nombre sur les rameaux d'ordre 2 vigoureux et dans le haut du houppier par rapport aux rameaux d'ordres supérieurs (respectivement 26% contre 57%). Ce taux de floraison mâle n'est plus significativement différent dans le milieu et le bas du houppier (56 contre 59%), où les ordres 2 sont moins vigoureux. (IRSTEA comm.pers.). Ces rameaux très vigoureux pourraient être à la limite de produire des cônes femelles. Cela pourrait expliquer pourquoi entre 2013 et 2016 le rameaux d'ordre 2 sur Font-Blanche n'a produit de cônes qu'en 2016. Sur tous ces facteurs testés la vigueur revient majoritairement en explication. L'indice de vigueur moyenne des rameaux pourrait être un bon déterminant de la floraison mâle du Pin d'Alep.

Le rapport des biomasses en fonction des ordres (Fig 4 et Fig 5) indique que la biomasse des cônes mâles est en générale comprise entre 40 et 70% pour les ordres 3 à 7 et 20%-60% pour l'ordre 2. Ces résultats sont à relativiser car la biomasse des aiguilles n'est pas prise en compte et elle représente elle aussi une part non négligeable de la biomasse totale. La biomasse de cônes mâles annuelle sur un rameaux représente en moyenne à 0,138g, elle est donc plus importante que la biomasse du bois primaire qui a une moyenne de 0,111g.

Le climat méditerranéen en Provence est très variable entre les années, cela complique fortement l'établissement de relation entre croissance du Pin d'Alep et données climatiques. (Nicault, 1999). Des essais de modélisation ont été réalisés sans succès dans le but de relier la croissance primaire et la biomasse des cônes mâles avec les données climatique journalières de Font-blanche (Pluviométrie, Températures moyennes et minimales et déficit de pression de vapeur). La forte variabilité climatique, la finesse de l'échelle temporelle nécessaire à l'élaboration des processus physiologique du pin d'Alep, et le faible nombre d'année à disposition pour construire le modèle sont les principales causes de l'échec.

Les essais de modèle linéaire généralisé (GLM) et de régression par les moindres carrés partiels (PLS) effectués suggèrent une forte variabilité des processus induisant la floraison mâles du pin d'Alep.

L'étude sur la proportion de biomasse de cônes femelles par rapport à la biomasse totale a été réalisée sur deux sites, Le Tholonet et Font-Blanche. L'investissement reproducteur des cônes femelles n'est pas influencé par le site ni l'exposition de la branche dans le houppier. Depuis 1998, les années à faible fructification et à faible production de graines sont de plus en plus récurrentes (Girard *et al.* 2012). Les pins d'Alep, en situation de faiblesse, produisent moins de cônes femelles et les limitent aux branches les plus vigoureuses, majoritairement situées dans le haut du houppier. La position dans le houppier

influence la production de cônes mais, d'après nos calculs, elle ne change pas le rapport cône/bois. La faible taille de notre échantillon nous pousse à émettre une réserve sur ce résultat qui peut cependant s'expliquer: les cônes sont moins nombreux par axe sur des branches plus basses, mais ces dernières sont plus ramifiées car plus anciennes, donc portent un plus grand nombre d'axe potentiellement porteurs de cônes femelles. Ils ont aussi une croissance primaire et secondaire ralentie, ce qui conserve le ratio cône/biomasse totale pour les branches basses qui produisent encore des cônes femelles. Les branches les plus faibles ne produisent plus aucun cône femelle, mais elles ne rentrent pas dans notre échantillonnage.

L'année 2014 diffère des années 2008, 2009, 2010 et 2011. 2014 a permis une hausse de 10 à 20% du rapport cône/biomasse totale par rapport aux années 2008 à 2011 (Fig.6). Les variations du rapport viennent du fait que la croissance secondaire s'accumule avec le temps dans les branches alors que les cônes ne poussent plus. Les conditions climatiques ont été optimales pour former des cônes femelles en 2010 et 2014 (Fig.7). L'investissement reproducteur durant ces années a été conséquent. La sécheresse de 2007 a été intense (El Khorchani *et al.* 2007 ; Ayari *et al.* 2011). Seulement 7 cônes sont arrivés à maturation pour l'année 2008. La forte production de cônes de 2010 a été déterminée post sécheresse 2007. Les arbres ont repris de la vigueur après cet épisode. L'année 2009 a favorisé le développement du bourgeon du cône femelle permettant à l'arbre d'investir massivement dans sa reproduction. Durant les hivers 2010-2011 et 2011-2012, les taux de mortalité des rameaux ont été de l'ordre de 20-50%. Les gels ont été intenses au milieu d'un hiver globalement très chaud. Il est arrivé sur les forêts de pin d'Alep autour d'Aix en Provence, que certains arbres affaiblis, soient totalement grillés. Les dégâts du gel sur les pousses actives constituent un risque majeur pour la santé et la productivité des arbres. Les forêts étudiées ont mis deux ans à se remettre des deux gels successifs. Les accidents climatiques ont des effets directs et différés sur l'architecture du pin d'Alep. L'année 2013 plus clémente a favorisé le bon développement des bourgeons ce qui a permis un regain dans la reproduction. Le stress hydrique et le gel réduit l'allongement de l'ensemble des branches dans tout le houppier limitant de cause à effet l'investissement reproducteur femelle. Ces branches se ramifient beaucoup moins et réduisent le nombre d'unités de croissance par an (Vennetier *et al.* 2011) contrairement au siècle dernier où la production de pin d'Alep augmentait régulièrement. (Vila *et al.* 2008).

La part des cônes dans la croissance primaire est inférieure sur les rameaux d'ordre 4 par rapport aux rameaux d'ordre 2 et 3. Les petits cônes ont presque toujours la même taille et

leur poids varie peu. Les rameaux d'ordre 2 et 3 sont en moyenne plus vigoureux et devraient donc produire une biomasse totale plus importante. Le ratio des rameaux d'ordre 4 est plus faible (Fig.8). Ils produisent moins de cônes car leur vigueur est plus faible que sur les autres ordres. Le ratio cône/biomasse totale est beaucoup plus faible en croissance primaire dû à la formation du cônelet. Ces cônelets restent très petits (10-15mm). L'essentiel de leur croissance en taille et biomasse se produit en 2^{ème} année, d'où le pic du ratio qui atteint son maximum en 2014, les cônes de 2014 atteignant leur masse finale 20 à 60 fois plus importante qu'en première année, tandis que la production de bois et feuilles n'est multipliée que par 2 à 5 entre la 1^{ère} et la 2^{ème} année.

A l'échelle des branches entières, la biomasse des cônes en rapport avec la biomasse totale est plus importante sur l'ordre n°3 (environ 60%), que sur les ordres 2 (45%) et 4 (40% sur les années 2008-2014) (Fig 8). Ces branches d'ordre 3 sont beaucoup moins ramifiées que celles d'ordre 2 (Girard *et al.* 2012). Ces ramifications sont aussi plus faibles (ordre n°4 et plus). Pour chaque cône développé, la contrepartie en bois et feuille est beaucoup plus faible. Derrière chaque cône, il est fréquent que le diamètre de la branche chute brusquement, ou même que l'axe principal qui porte le cône avorte, le cône ayant monopolisé une grande partie des ressources locales. Ce phénomène est moins visible sur les ordres n°2, qui étant beaucoup plus ramifiés, portent donc de nombreux rameaux dont des ordres n°3 très vigoureux, et accumulent donc mécaniquement beaucoup plus de biomasse relativement à chaque cône, en croissance primaire et secondaire.

Le rapport cône/biomasse totale diminue progressivement à partir de la 3^{ème} année puis se stabilise. Cette stabilisation intervient rapidement concernant l'ordre n°4, au bout de deux ans après la maturation des cônes. Pour les ordres n°2 et n°3, elle se produit huit ans après que le cône ait atteint sa taille et son poids maximal. La baisse après 2 ans s'explique par la poursuite du développement des parties végétatives alors que le cône ne grandit plus. Par ailleurs, une branche qui se développe derrière un cône ne porte que peu de cônes hors de l'axe principal durant quelques temps, sauf pour les plus vigoureuses. Il faut plusieurs années pour qu'une ramification de l'axe principal porte à son tour des cônes (Vennetier, Comm. Pers.). Par la suite, les ramifications vigoureuses vont fructifier en multipliant les cônes alors que la croissance des parties végétatives ralentit. Un équilibre entre investissement reproductif et investissement végétatif semble être atteint et se maintenir au bout de ses 7 à 8 ans. Excepté les accidents climatiques que subissent les forêts étudiées de pin d'Alep, les facteurs qui influent de façon importante la biomasse reproductrice femelle du pin d'Alep sont les agents

pathogènes. En 2010 et 2015, la maladie chancreuse du pin d'Alep *Crumenulopsis sororia* a causé de fort dégât. Ce champignon affaiblit l'arbre, certains rameaux sont abandonnés (Martinez 2004). Nous avons constaté une coloration anormale des aiguilles due aux piqûres de la cicadelle adulte *Haematoloma dorsata* cochenilles entraînant une perte foliaire amenant à un affaiblissement. La croissance reproductive primaire et secondaire est ralentie (Riou-Nivert 2005).

Cette étude permet de donner une idée de l'importance de l'investissement du pin d'Alep dans sa biomasse reproductrice femelle par rapport à la biomasse totale tous ordres hiérarchiques et toutes années confondus.

Pour les études suivantes, la taille de l'échantillon devra être augmentée. L'analyse de l'effet néfaste des pathogènes permettrait de comprendre au mieux l'énergie dépensée pour la reproduction du pin d'Alep. Il serait intéressant, dans une prochaine étape, de faire des mesures similaires sur des durées plus longues pour étudier le passage progressif de l'équilibre « cône/biomasse totale » à une production limitée au végétatif et à la sexualité mâle sur des branches d'âge avancé.

Les graphiques, en annexe II, issue des recherches sur le site expérimental de Font-Blanche (IRSTEA Comm.Pers.) mettent en évidence le maintien du pourcentage de rameaux donnant les cônes mâles par rapport au témoin durant les mauvaises années (2011 et 2012). L'arrêt de l'irrigation en 2015 a conduit à un rapprochement des pourcentages entre l'irrigué et le témoin, indiquant la résilience du processus fonctionnel.

Le climat a un effet sur le pourcentage de rameaux donnant des cônes mâles ou des cônes femelles (Annexe II). Les pourcentages de la reproduction semblent non négligeables par rapport à la biomasse totale, aiguilles comprises. (Fig. 9). Cependant ce résultat reste approximatif car issu d'un petit nombre de rameaux pour les cônes mâles, et calculé sans prise en compte de la perte des aiguilles au cours du temps pour les cônes femelles. Il reste donc à quantifier dans de futures expérimentations sur la biomasse reproductive du pin d'Alep.

Les mesures de biomasses de cônes poids sec et la longueur des différentes unités de croissance semblent être de bons indicateurs pour évaluer la part de la reproduction du pin d'Alep, permettant à terme l'ajustement des modèles architecturaux et une évaluation plus précise du bilan carbone de l'espèce. Les limites du protocole et les questions soulevées dans cette étude pourrait inspirer de futures recherches.

5. Conclusion

La biomasse reproductive du pin d'Alep occupe une part importante dans l'allocation de ses ressources. Rapportée à la croissance primaire du bois, sans prise en compte des aiguilles, elle équivaut pour les cônes mâles à plus de 60% de la biomasse pour les ordres les moins vigoureux. La fructification femelle demande également un gros investissement, avec entre 45 et 80 % de la biomasse du rameau au cours de la seconde année de croissance suivant les ordres. Le climat méditerranéen, est contraignant pour les végétaux supérieurs à cause notamment de sa variabilité interannuelle et de ses périodes de sécheresses. En tant qu'espèce monoïque, le pin d'Alep doit favoriser un genre sexuel de cônes plutôt qu'un autre. La vigueur des rameaux semble jouer un rôle prépondérant dans ce choix.

La vigueur est un facteur complexe à multiples composantes. Elle dépend de l'architecture, position de la branche dans le houppier, ordre et de paramètres biotiques et abiotiques. Les ramifications vigoureuses vont fructifier multipliant les cônes femelles contrairement à la croissance des parties végétatives. Un équilibre entre investissement reproductif et investissement végétatif semble être atteint au bout de quelques années, variables suivant les ordres. Les rameaux faibles initialement producteur de cônes mâles stoppent leur investissement dans la reproduction si la vigueur atteint une limite basse. Les résultats semblent montrer qu'avant l'arrêt total de production de cônes mâles, l'allocation des ressources se ferait prioritairement pour la reproduction en dépit de la croissance du bois portant les aiguilles.

Sur Font-Blanche, une étude précédente sur la variation des réponses du pin d'Alep au changement climatique (Vennetier *et al.* 2011) montre que des meilleures conditions hydriques augmentent le pourcentage de floraison mâle. Le changement de vigueur des arbres subissant le changement climatique pourrait mener à un changement de priorisation dans l'allocation des ressources du pin et modifier son bilan carbone.

La part des ressources investie dans la reproduction par le pin d'Alep et plus généralement les résineux, semble importante. Sa biomasse n'est pas encore intégrée dans les modèles permettant de mettre en relation le changement climatique et le bilan carbone de la forêt méditerranéenne. Cette étude préliminaire a permis une estimation cette biomasse. Des mesures similaires seraient nécessaires sur des durées plus longues pour étudier le passage progressif de l'équilibre « cône femelle/biomasse totale » à une production limitée au végétatif et à la sexualité mâle sur de très vieilles branches.

6. Références bibliographiques

- Ayari, A. Moya, D. Rejeb, M. N. Mansoura, A. B. Albouchi, A. De Las Heras, J. Henchi, B., 2011. Geographical variation on cone and seed production of natural. *Journal of Arid Environments*, **75**: 403-410.
- Ayari, A. & Larbi Khouja, M., 2014. Ecophysiological variables influencing Aleppo pine seed and cone production: a review. *Tree Physiol*, **34**: 426-437.
- Barbero, M., 1995. Evolution des espaces forestiers et de la faune sauvage en Provence Côte d'Azur. Quels modes de gestion?. *Forêt méditerranéenne*, **3**, XVI : 349-360
- Barbero, M. Bonin, G. Loisel, R. Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basi. *Vegetation*, **87**: 151-173.
- Bonin, G. Bousquet-Melou, A. Lelong, B. Voiriot, S. Nozay, S. Fernandez, C., 2007. Expansion du pin d'Alep. Rôle des processus allélopathiques dans la dynamique successione. *Forêt méditerranéenne*, **3**, XXVIII : 211-218.
- Cannell, M.G.R. Thompson, S. Lines, R., 1976. *Tree physiology and yield improvement*, Editions Cannell M.G.R, Last F.T., Academic Press, London, New-York, 576 p.
- Debazac, E.F. & Tomassone, R., 1965. Contribution à une Etude comparée des Pins Méditerranéens de la Section Halepensis. *Annals of forest Science*, **2**, 22: 2013-256.
- El Khorchani, A. Gadbin-Henry, C. Bouzid, S. & Khaldi, A., 2007. Impact de la sécheresse sur la croissance de trois espèces forestières en Tunisie. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, **18** : 113-121.
- Girard, F. Vennetier, M. Guibal, F. Corona, C. Ouarmim, S. & Herrero, A., 2012. Crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, **131**: 919-931.
- Le Houérou, H.N., 1980. L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. *Forêt méditerranéenn*, **1**, II : 31-44.
- Lloyd, D.G., 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, **4**, 17: 595-606.
- Martinez, N., 2004. Recherche du déterminisme géographique et écologique de la maladie chancreuse du pin d'Alep, Région Provence-Alpes-Côte d'Azur.
- Ne'eman, G. Goubitz, S. Werger M.J. A. Shmida, A., 2011. Relationships between tree size, crown shape, gender segregation and sex allocation in *Pinus halepensis*, a Mediterranean pine tree. *Annals of Botany*, **108**:197-206.
- Nicault, A., 1999. Analyse de l'influence du climat sur les variations inter et intraannuelles de la croissance radiale du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Provence calcaire. Directeur de thèse : Lucien Tessier. Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille III.
- Pelloux, J., 2000. Contribution à l'étude des effets de l'ozone, de la sécheresse et du stress salin sur le métabolisme carboné du pin d'Alep. *Régulation de la rubisco et de la rubisco activase*, Doctoral dissertation.
- Quézel, P. & Médail, F., 2003. Que faut-il entendre par "forêts méditerranéennes" ?. *Forêt méditerranéenn*, **1**, XXIV : 11-31.
- Riou-Nivert, P., 2005. *Les résineux: Ecologie et pathologie Tome II : Ecologie et pathologie*. Forêt privée française, **2**, 449p.
- Thabeet, A. Vennetier, M. Gadbin-Henry, C. Denelle, N. Roux, M. Caraglio, *et al.*, 2009. Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. *Trees*, **23** : 843-853
- Vennetier, M. Girard, F. Didier, C. Ouamim, S. Ripert, C. Misson, L. *et al.*, 2011. Adaptation phénologique du pin d'Alep au changement climatique. *Forêt méditerranéenne*, **2**, XXXII: 151-166.
- Vennetier, M. Girard, F. Taugourdeau, O. Cailleret, M. Caraglio, Y. Sabatier, S.A. *et al.*, 2013. *Climate Change – Realities, Impacts Over Ice Cap, Sea Level and Risk*. Edition Bharat Raj Singh, Rijeka, 508 p.
- Vila, B. Vennetier, M. Ripert, C. Chandrioux, O. Liang, E. Guibal, F. *et al.*, 2008. Les changements globaux ont-ils déjà induits des changements de croissance en forêt méditerranéenne? : Le cas du pin d'Alep et du pin sylvestre de la Sainte-Baume. *Forêt méditerranéenne*, **29** :161-166.

Annexe I : Constat de vérification standard de la balance de précision.

Constat n° : FR0822-727-012916

METTLER TOLEDO

Constat de Vérification Standard

Client

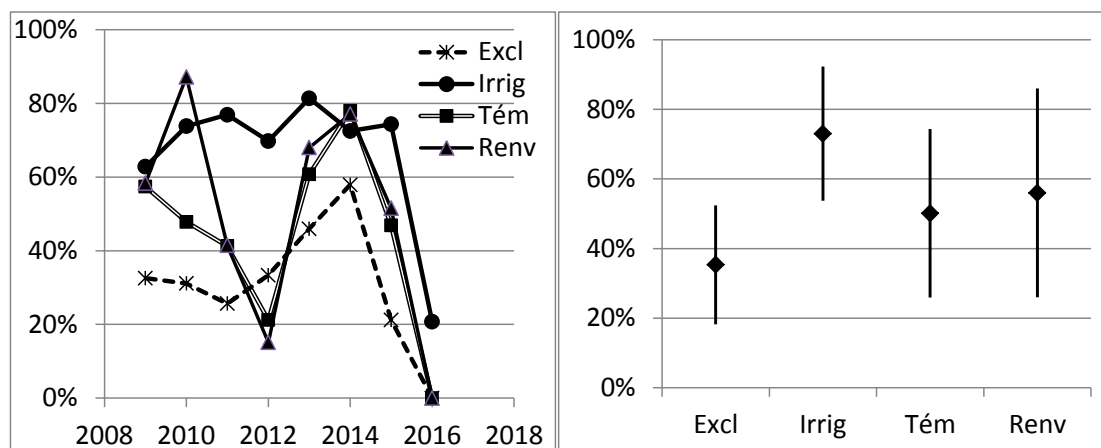
Société :	IRSTEA		
Adresse :	3275 ROUTE DE CEZANNE		
	GPT D AIX EN PROVENCE		
Ville :	AIX EN PROVENCE CEDEX 1		N/A
Code postal :	13182		
Contact :	Mr NUNES	N° feuille de travail :	

Instrument

Constructeur :	Bel Engineering	Type de Terminal :	N/A
Modèle :	MARK 160 TRP	N° série Terminal :	N/A
N° de série :	29201	N° série Imprimante :	N/A
Portée maximale :	160 g	Emplacement :	EMAX
Résolution :	0,001 g	N° d'inventaire :	N/A
Classe :	II	e :	0,002 g
Type de tolérance :	En service		
Procédure:	L'instrument cité dans ce document a été testé selon la procédure METTLER TOLEDO DAQ4. Ce constat fait référence à : Avant Réglage		
Conformité :	Cet instrument est CONFORME avec la procédure MT-F.		

Date de Vérif. :	29-janv-2016	Date proch. Vérif. :	31-janv-2017
Technicien :	Christophe Chovet	Signature:	SIGNATURE ÉLECTRONIQUE

Annexe II : Pourcentage de rameaux donnant des cônes mâles à l'échelle des houppiers entiers dans les placettes expérimentales IRSTEA



Pourcentage de rameaux donnant des cônes mâles à l'échelle des houppiers entiers dans les placettes expérimentales: Excl = exclusion de pluie (-30%), Irrig = placette irriguée de 2008 à 2011 (+30%), Tem = témoin sans gouttières (forêt naturelle), Renv = témoin avec gouttières renversées pour reproduire l'effet d'ombrage des gouttières sans exclusion de pluie.