

Adaptation phénologique du pin d'Alep au changement climatique

par Michel VENNETIER, François GIRARD, Cody DIDIER, Samira OUARMIM, Christian RIPERT, Laurent MISSON, Roland ESTEVE, Willy MARTIN et Aminata NDYAYE

Face aux nouvelles menaces liées au changement climatique (stress hydrique, nouveaux ravageurs...) les arbres doivent mettre en place différentes stratégies pour s'adapter.
Dans cet article, les auteurs nous présentent les résultats les plus récents en matière d'adaptation phénologique, en prenant pour objet d'étude le pin d'Alep.
Ils constatent ainsi plusieurs perturbations dans les cycles de croissance de cette espèce.

Introduction

La phénologie, point clef de l'écologie des plantes

La phénologie est la science ayant pour objet l'étude des phénomènes saisonniers qui marquent la vie des plantes et des animaux tout au long de l'année. Pour les plantes par exemple, il s'agit de l'apparition et de l'éclatement des bourgeons ; de la date de floraison ; des débuts et arrêts croissance des rameaux ; de l'apparition, du déploiement, du jaunissement et de la chute des feuilles ; de la formation, des changements de couleur, de la maturité et de la chute des fruits, etc. Les hommes ont, sans doute depuis la nuit des temps et pour des questions de survie lorsqu'ils étaient encore des chasseurs-cueilleurs nomades, fait la relation entre le climat et l'activité des plantes et animaux : arrivée ou départ des troupeaux d'herbivores, maturité des fruits à récolter, émergence des plantes médicinales. Mais ces relations ne sont pas toujours simples ni fiables sur le court terme : on sait bien qu'une hirondelle ne fait pas le printemps. C'est pourquoi le besoin d'observations régulières et sur le long terme, permettant de valider ou infirmer les savoirs populaires et de mieux comprendre ces relations, a émergé précoce-ment. Dès 1875-80, le Service de la Météorologie française, les services forestiers et des jardins botaniques ont ainsi mis en place des réseaux nationaux de suivi phénologique destiné à fournir des indices à mettre

en relation avec les données météo. Ces réseaux ont malheureusement été abandonnés au milieu du XX^e siècle. Plus récemment, de nouveaux réseaux internationaux et nationaux ont été déployés dans le même objectif. En Allemagne par exemple, plus de 6000 stations d'observations sont suivies continuellement depuis 1951. En France, l'ensemble des réseaux d'observation, généralement récents (10 à 20 ans), ont été regroupés en 2006 dans un réseau scientifique et complétés par un réseau populaire, l'Observatoire des saisons (CHUINE, 2005a)

Si la phénologie des plantes est clairement liée au climat (DIFFERT, 2001 ; LEBOURGEOIS *et al.*, 2008), cette relation dépend de l'espèce, de sa variabilité génétique et de sa sensibilité à différents facteurs météorologiques : ainsi, certaines espèces dépendent plus de la pluie, d'autres de la température, certaines sont plus sensibles aux limites imposées par le froid en hiver ou par la chaleur au printemps. Pour une espèce donnée cette dépendance thermique peut varier en fonction de sa situation par rapport aux limites de son aire de répartition (MORIN *et al.*, 2007). La phénologie est donc un élément important de l'autécologie des espèces : elle a été à l'origine de nombreux essais d'amélioration génétique, par exemple pour sélectionner des variétés ou provenances dont la date de débourrement printanier est la plus adaptée aux probabilités de gels tardifs dans les différentes régions. Sur le réseau d'observation français RENEFOR, LEBOURGEOIS *et al.* (2007) montrent les relations entre différentes variables climatiques et le comportement des principales espèces françaises. Par exemple pour les chênaies, la saison de végétation est plus courte de 30 jours à l'est et au nord de la France qu'à l'ouest et dans le sud : le débourrement est retardé de 2 jours par degré de longitude et le jaunissement intervient entre 5 et 10 jours plus tôt. La saison de végétation du hêtre est plus courte de 20 jours que celle du chêne sur les mêmes sites. Le débourrement des résineux tarde d'environ 1,5 jour par 100 m d'altitude et une augmentation de la température de 1°C en mars, se traduit par une précocité de 2 à 5 jours. Un des exemples les plus connus des relations climat/phénologie végétale concerne la maturité du raisin, traduite par la date des vendanges (DAUX *et al.*, 2007), pour laquelle on dispose de chroniques continues sur plusieurs centaines d'années, notamment en Bourgogne depuis 1370

(CHUINE, 2005b), et de nombreuses études régionales depuis 50 à 100 ans. Cette date, qui avance de 10 jours par degré de température gagné entre avril et août, quelle que soit la région, fait partie des indicateurs officiels suivis par l'ONERC (Observatoire national sur les effets du réchauffement climatique). Le trophée de la plus longue chronique revient au suivi de la floraison du *Prunus* à Kyoto (Japon) depuis le IX^e siècle!

L'allongement de la saison de végétation avec le réchauffement climatique, par avance du débourrement au printemps et retard de la fin d'activité ou de croissance, est évoquée comme une cause possible et parfois importante de l'accroissement de la productivité des forêts au cours du XX^e siècle (LEBOURGEOIS, 2005). Le pin d'Alep, qui est en France à la limite supérieure de son aire, n'échappe pas à cette règle (VILA *et al.*, 2008). Sa croissance en hauteur a fortement accéléré entre les années soixante et l'an 2000 (VENNETIER *et al.*, 1999).

Mais cet allongement de la saison de végétation n'est pas sans contreparties pour la santé et la phénologie des plantes. Un démarrage très précoce au printemps augmente le risque de dégâts sur les jeunes pousses en cas de gel tardif (MORIN *et al.*, 2007). En cas de phénomène récurrent, ces dégâts peuvent rendre la régénération de l'espèce difficile et donc limiter son aire effective de répartition. De plus, les vitesses de décalage du débourrement avec la température peuvent être très différentes d'une espèce à l'autre et notamment entre végétaux et animaux : les phases phénologiques entre plantes et symbiotes ou parasites peuvent ainsi se dissocier ou au contraire se synchroniser : floraison par rapport à la sortie des polliniseurs, déploiement des feuilles par rapport à l'éclosion de chenilles défoliarices, etc. Il a été par exemple émis l'hypothèse que le développement épidémique récent du chancre à *Crumelopsis* sur pin d'Alep (MARTINEZ, 2002) pouvait être lié au réchauffement du printemps qui favorisait le développement plus précoce de ce champignon pathogène, à un moment où les conditions d'humidité et la fréquence des pluies sont plus élevées, donc plus favorables.

Enfin, les températures élevées en hiver peuvent avoir trois effets très négatifs sur le débourrement et la croissance des végétaux. D'une part, beaucoup d'espèces ont besoin d'une certaine quantité de froid en hiver (CHUINE *et al.*, 1999) pour lever une dor-

mance qui s'installe en automne. Cette dormance est nécessaire à la protection des tissus par grand froid. Le manque de froid peut ainsi retarder le débourrement (FALUSI *et al.*, 1996), ce qui contrebalance l'effet de températures élevées au printemps qui a tendance à l'accélérer. D'autre part, l'activité physiologique hivernale induite par des températures suffisamment douces oblige les arbres à mobiliser et utiliser des réserves, au prix d'une dépense d'énergie qui n'est pas compensée par la photosynthèse. Ces réserves ne sont plus disponibles au printemps, ce qui limite la vigueur des arbres, et peut les faire passer en dessous d'un seuil critique s'ils étaient déjà affaiblis. Enfin, les alternances de périodes froides et chaudes en hiver, conduisant à des à-coups dans l'activité physiologique, peut provoquer une cavitation dans les vaisseaux conducteurs (CRUIZIAT *et al.*, 2002), qui bien que réversible peut limiter la circulation de la sève au débourrement, et donc retarder celui-ci.

Objectifs de l'étude

Notre étude a cherché à décrire en détail la phénologie du pin d'Alep et sa variabilité interannuelle dans des placettes de forêt naturelle et dans un dispositif expérimental où la pluviométrie est contrôlée, avec deux objectifs principaux : (1) d'une part définir et situer temporellement les différentes phases de croissance et de développement de ce pin, pour lequel les connaissances étaient très lacunaires, et pour certains points inexistantes, (2), d'autre part comprendre les relations entre le climat et cette phénologie, afin de mieux prédire les effets potentiels du changement climatique.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

Le site expérimental de Fontblanche (FB) est installé dans la forêt du même nom appartenant au Département des Bouches-du-Rhône (Cf. Fig. 1). Il représente le bioclimat moyen de la Provence, dans l'étage méso-méditerranéen. Les deux autres sites d'étude ont été choisis pour représenter respectivement les étages thermo-méditerranéen (Saint-Mitre-les-Remparts = SM), à basse altitude et proche de la mer, et supra-méditerranéen (Siou-Blanc = SB), en limite

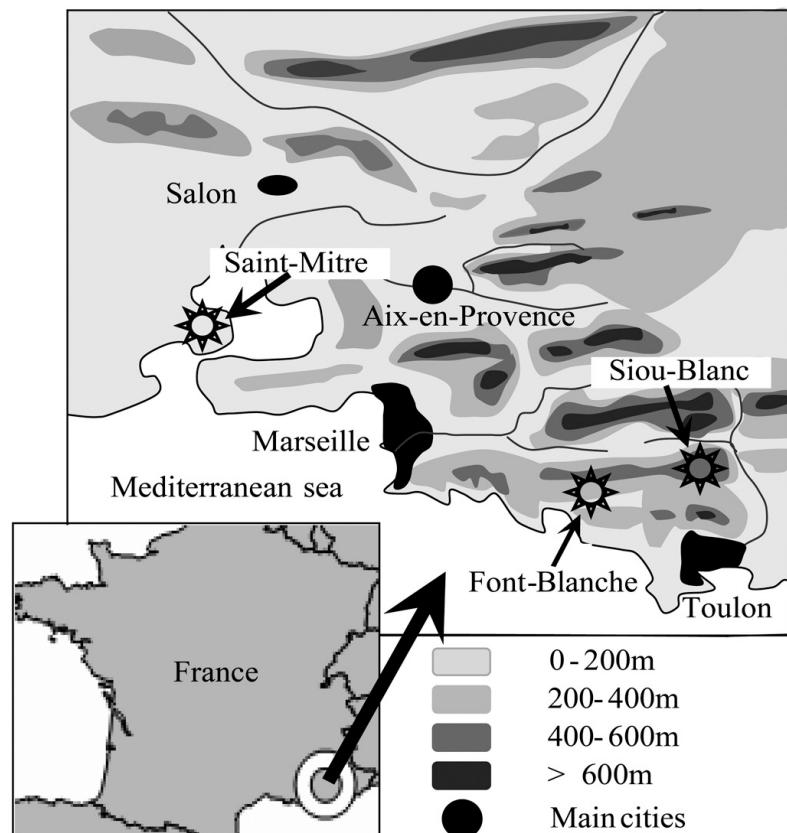


Fig. 1 :
Sites d'étude

supérieure de l'aire du pin d'Alep. Les conditions stationnelles des trois sites sont très proches : pente faible (<5%), topographie plane, sol très caillouteux constitué d'une altérite peu profonde (10-25 cm) sur des bancs de roches carbonatées dures mais fissurées.

Les caractéristiques géographiques et climatiques de ces sites figurent dans le tableau I. Leur peuplement commun est constitué de bouquets de pins d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) de 55 à 60 ans, dominant un taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) et un sous-étage bas de chêne kermès (*Quercus coccifera* L.). S'y ajoutent à Fontblanche de la philaire à large feuille (*Phillyrea latifolia*

Tab. I :
Description des trois sites d'étude

Site	Saint-Mitre	Fontblanche	Siou Blanc
Bioclimat méditerranéen	Thermo	Méso	Supra
Altitude (m)	120	400	600
Pluie annuelle (mm)*	551	721	826
Pluie d'été (juin-Août)*	65	87	102
Température moyenne (°C)	14.4	12.7	11.4
Nombre de mois secs	3	2	1
Hauteur des pins (55 ans)	12	13.5	15

* moyenne 1978 – 2008

L.) abondante et atteignant 2 à 4 m de haut, et quelques pins d'Alep plus âgés disséminés (90 à 120 ans). A Siou-Blanc, la phalaire est aussi abondante et atteint 4 à 6 m, et quelques gros chênes blancs (*Quercus pubescens* Willd.) sont disséminés dans le taillis de chêne vert qui est plus dense et plus haut que sur les autres sites.

Le site de Fontblanche comprend 4 placettes expérimentales de 900 m² chacune (30x30m) : (1) une zone d'exclusion de 30% de la pluie à l'aide de gouttières suspendues à une armature métallique, et qui évacuent l'eau hors de la placette ; (2) une zone comportant les mêmes gouttières que l'exclusion, mais renversées afin de ne pas capter la pluie. Ce témoin permet de tenir compte de l'effet microclimatique des gouttières sur le sous-bois et le sol, qui existe dans l'exclusion ; (3) une zone irriguée par aspersion, recevant 30% de pluies supplémentaires par rapport aux apports naturels au printemps et en automne. L'irrigation s'arrête de fin juin à mi-août afin de respecter la sécheresse d'été naturelle du milieu méditerranéen ; (4) une zone témoin où aucun traitement n'est appliqué. L'exclusion et son témoin à gouttière renversées a démarré en décembre 2008, l'irrigation en fin d'été 2008.

Suivi phénologique

Sur le site de Fontblanche, des échafaudages ont été montés jusqu'à 9-12 m de hauteur en 2007-2008 dans les bouquets de pin d'Alep et chêne vert afin d'accéder à la cime des arbres. Les phases phénologiques ont été observées toutes les une à deux semaines du printemps à l'automne, tous les mois en hiver. Ont été notées les phases des bourgeons terminaux et rameaux des branches, des floraisons mâle et femelle, de la fructification (cônes) et des aiguilles suivant le protocole décrit dans le tableau II. Ces données ont été relevées sur 4 à 6 arbres par placette,

à raison de 2 à 5 branches par arbre en fonction de leur accessibilité, soit 10 à 14 branches par placette. Les branches ont été choisies en nombre égal dans les trois parties du houppier des arbres : haut, milieu et bas. Sur chaque branche, 5 rameaux ont été suivis : l'axe principal de la branche, et deux paires de rameaux secondaires âgées d'environ 5 et 10 ans respectivement au moment de l'installation du dispositif (un rameau fort et un faible par paire).

Analyse rétrospective des branches

Deux types d'analyses de branches ont été effectués sur les trois sites :

– des modules comprenant les trois à quatre dernières années de croissance ont été prélevés dans la cime des arbres en situation ensoleillée en février 2008, 2009 et 2010, afin de quantifier précisément la croissance et la productivité annuelle des différents organes (taille, nombre et biomasse des aiguilles, des rameaux, des cônes) et mesurer le polycyclisme, les ramifications, la durée de vie des aiguilles ;

– des paires (côtés nord et sud du houppier) de branches entières âgées de 15, 25 et 35 ans ont été prélevées de 2005 à 2010 sur 7 arbres par an à proximité immédiate des placettes de Fontblanche et de 2008 à 2010 pour les deux autres sites, sur des arbres poussant dans des conditions identiques. L'analyse de la croissance passée de ces branches sur 15 ans (nombre et longueur des cycles par an, taux de ramification, taux de floraison mâle ou femelle, nombre, taille et durée de vie d'aiguilles) a été effectuée à l'aide de marqueurs anatomiques : présence de ramifications, de cônes ou de leur pédoncule, taille et forme des écailles sur les tiges, cicatrices d'aiguilles et de fleurs). Sur chaque branche, cinq à sept axes ont été analysés : l'axe principal de la branche, deux paires

Tab. II :
Phases de développement et de sénescence des organes du pin d'Alep
Bourgeon terminal - pousses, Fleurs mâles, femelles, cônes, chute des aiguilles

Croissance des pousses/aiguilles	Floraison mâle	Floraison femelle
1 Dormance	1 Gonflement écailles	1 Apparition bouton floral
2 Bourgeon terminal gonflé	2 Différenciation boutons floraux	2 Gonflement bouton floral
3 Bourgeon terminal éclaté	3 Ouverture des fleurs mâles	3 Formation cônelet
4 Début croissance (pas d'aiguilles)	4 Sénescence (chute des fleurs)	4 Maturation cônelet (couleur)
5 Apparition des aiguilles		
6 Aiguilles jeunes déployées		
7 Aiguilles matures		

d'axes secondaires âgés de 5 et 10 ans environ, avec pour chaque paire un axe fort et un axe faible. Sur quelques branches, des axes tertiaires ont aussi été analysés (axes tertiaire de 5 ans sur l'axe secondaire fort de 10 ans). En cas de doute sur l'âge d'un axe, d'autres rameaux latéraux ont été datés et les cernes de croissance vérifiés à différents niveaux de l'axe.

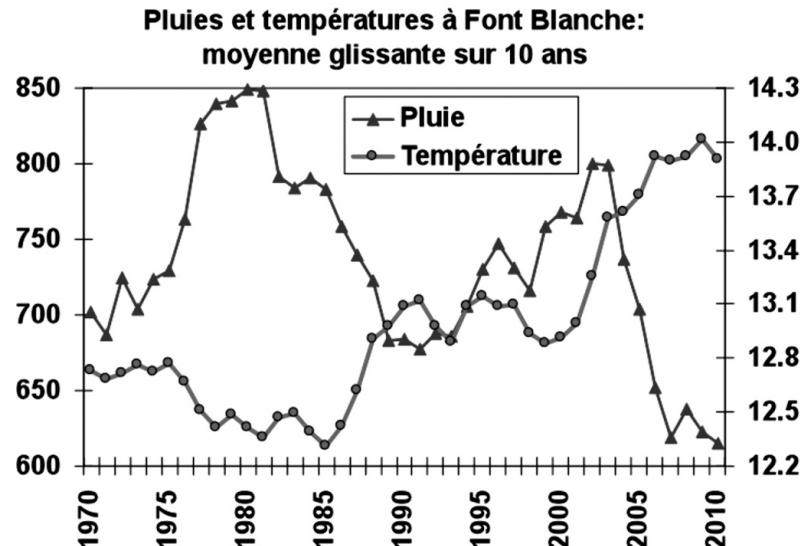
Evolution climatique

La zone d'étude a connu de 1998 à 2007 une très nette hausse de température moyenne (1.1 à 1.4°C), accompagnée d'une baisse significative des pluies de printemps (-18%) et d'été (-32%), par rapport à la normale des 30 ans précédents (Cf. Fig. 2). La canicule de 2003, qui a fortement endommagé les arbres (VENNETIER *et al.*, 2008) a de plus été suivie d'une série d'années extrêmement sèches (2004-2007), où les pluies cumulées des 8 premiers mois de l'année n'ont jamais dépassé 50% du total normal. Cette sécheresse a culminé en 2007 avec 270 à 310 mm sur l'année, ce qui en fait la 2^e année la plus sèche jamais enregistrée dans cette zone. Bien que les années 2008 et 2009 aient été plus arrosées globalement, la sécheresse estivale y a été forte et longue (4 mois). L'année 2010 a été plus favorable avec des pluies moins abondantes mais bien réparties jusqu'en juin et une très courte sécheresse d'été.

Résultats

Observations sur les phases d'activation des cycles de croissance

La différenciation de bourgeons latéraux pointant sur le côté du bourgeon de l'axe principal est un signe fiable de la formation dans ce dernier d'un futur cycle de croissance, et d'un début de développement. Ce stade peut se stabiliser durant plusieurs mois si les conditions de croissance ne sont pas favorables (été, hiver ou sécheresse). En absence de ramification, il est moins facile de déterminer la date de formation de ce cycle. Le gonflement du bourgeon et l'apparition d'une portion de tige entre le bourgeon terminal et les ramifications à sa base, ou les dernières aiguilles, témoignent du démar-



rage réel de la croissance. Si laousse doit porter des fleurs mâles, le gonflement du bourgeon terminal commence par un épaissement des écailles de sa base, chacune de ces écailles devenant progressivement un bouton floral différencié. Il n'y a alors pas d'espace libre à la base du cycle, les boutons occupant toute la longueur de la tige au fur et à mesure de son allongement jusqu'à la floraison.

Décalages phénologiques et nombre de cycles

La figure 3 montre le décalage observé au cours des dernières années (2008-2010) dans les phases de croissance du pin d'Alep.

D'après l'ensemble des flores et études antérieures, le premier cycle de croissance annuel démarre en février-mars (SERRE, 1976). Ce démarrage a été récemment observé dès l'année précédente, entre fin

Fig. 2 :
Evolution de la pluie et de la température à Fontblanche, en moyenne glissante sur 10 ans. L'année en abscisse correspond à la fin de la décennie concernée.

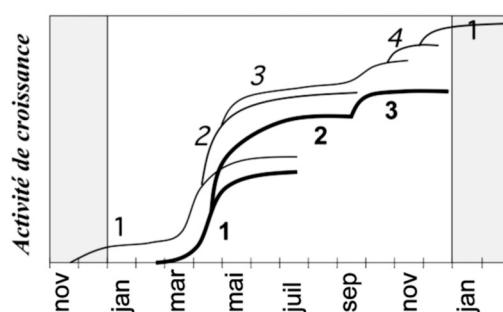


Fig. 3 :
Décalage phénologique des phases de croissance des rameaux vigoureux de pin d'Alep. En ligne épaisse, développement normal avec bicyclette de printemps et cycle supplémentaire en début d'automne. En ligne fine, développement observé avec des hivers et automnes très chauds (2009, 2010). Les chiffres indiquent les numéros de cycles de croissance.

novembre et mi-décembre. Cette première phase hivernale d'allongement est courte (de quelques millimètres à quelques centimètres) et lente. Suivant les années, elle a marqué ou non une pause en plein hiver (janvier-février) avant de reprendre une croissance accélérée en mars. En 2009 et 2010, la croissance hivernale s'est accompagnée de l'apparition très précoce de boutons floraux mâles.

La deuxième pousse commence son développement deux à trois semaines après la première au printemps (normalement fin mars ou début avril). L'élongation des deux cycles est ensuite simultanée. Elle se poursuit jusqu'à être arrêtée par la sécheresse d'été (fin juin). Au cours des dernières années, ce deuxième cycle a été très précoce. Souvent déjà apparent sur les bourgeons du premier cycle dès l'hiver, il a commencé son développement entre mi et fin mars.

Une troisième pousse peut apparaître normalement en automne quand le printemps a été suffisamment arrosé, l'été pas trop sec et quand des orages ont réhumidifié le sol précocement (fin août ou début septembre). Elle donne des aiguilles courtes et peu nombreuses. Si les deux premières pousses sont précoce et les conditions favorables, ce qui s'est produit de 2008 à 2010 et dans la plante irriguée, ce troisième cycle peut débuter dès le printemps entre mi-avril et juin. Sa croissance est d'autant plus forte qu'elle débute précocement et accompagne celle des deux pousses précédentes. Dans ce cas, elle peut marquer un temps d'arrêt en été et reprendre en automne. Ses aiguilles, bien que plus petites que celles des deux premiers cycles (elles démarrent leur croissance plus tardivement), sont cependant entièrement développées en automne car elles poursuivent leur croissance en été. Si le troisième cycle débute tardivement (juin) la pousse reste faible (quelques centimètres) et s'arrête définitivement en été, avec des aiguilles très courtes et pas entièrement développées. On ne peut pas dans ce cas différencier a posteriori un 3^e cycle de printemps d'un cycle d'automne. Un cycle d'automne peut apparaître comme bicyclisme sur des pousses n'ayant réalisé qu'un cycle de printemps, mais c'est rare.

Un cycle très tardif et incomplet (pas d'aiguilles) a été observé en 2009 et 2010 entre octobre et début décembre, moins abondamment en 2008. Une particularité de ces cycles tardifs est qu'ils peuvent avoir deux compor-

tements différents : une partie d'entre eux s'arrête en décembre. Ils font alors généralement entre 5 et 20 mm de long, donnant naissance à un nouveau bourgeon terminal qui se développera comme premier cycle du printemps suivant ; d'autres, après une pause plus ou moins nette, reprennent leur croissance directement comme premier cycle de printemps. Il est donc impossible, au démarrage d'un cycle tardif, de prédire s'il s'agit du dernier cycle de l'année en cours ou du premier de l'année suivante. En 2009 et 2010 à Fontblanche, sur les axes principaux et sur les axes secondaires vigoureux des branches, ce cycle tardif a concerné respectivement 50%, 80% et 100% des rameaux jusque-là monocycliques, bicycliques et tricycliques. Dans ce dernier cas, on aboutit finalement à du quadricyclisme. En 2009, un cas de branche portant 5 cycles, dont un tardif a été mesuré dans notre échantillon. Ce type de comportement a été observé simultanément dans la cime des arbres mesurés, sur les axes principaux du tronc et des branches les plus élevées et vigoureuses. Le quatrième cycle était déjà apparu fin juin (quelques millimètres) et il a fini sa croissance en début d'automne, avant l'apparition tardive du cinquième cycle en novembre. Ce dernier cycle est dans ce cas plus long (20-40 mm), en rapport avec la vigueur des axes concernés. Quelques cas de quadricyclisme tardif sur des branches vigoureuses ont donné lieu à l'apparition de deux cônes successifs au printemps : l'un sur le cycle tardif ayant débuté sa croissance l'année précédente, l'autre sur le cycle s'étant allongé seulement au printemps mais déjà formé l'année précédente (bourgeons latéraux différenciés).

Nous avons noté en 2008 et 2009 que certains rameaux ayant produit des fleurs mâles au printemps ont fait un polycyclisme tardif en automne.

Apparition hivernale des fleurs mâles

Le climat particulièrement chaud des derniers automnes a provoqué l'apparition et le développement des boutons floraux mâles des pins en plein hiver : janvier 2009 pour la floraison d'avril 2009 et décembre 2009 pour la floraison de 2010. En décembre 2009, les boutons étaient déjà bien gonflés (diamètre de 1 à 3 mm). En février 2008, ces boutons n'étaient pas développés. Des boutons flo-

raux étaient déjà apparus mi-décembre 2010 dans la placette irrigation, et une activité des bourgeons terminaux semblant préparer ces boutons floraux (gonflement à la base) était observée à la même date dans les placettes témoin, à un degré beaucoup moindre dans l'exclusion. Fin janvier 2011, les boutons floraux étaient pleinement développés dans la placette irriguée, avec une croissance avancée des pousses (5-15 mm), et ils étaient différenciés et en cours de gonflement dans les autres placettes.

La floraison mâle a été de plus en plus abondante entre 2007 et 2010, en proportion de rameaux fleuri comme en nombre de fleurs par rameau traduit par la longueur de la zone fleurie. Elle est passée de 20-30% des rameaux et 2 à 5 mm de longueur à 60-70% et 8-15 mm. Le gain en pourcentage s'est fait à la fois en multipliant les rameaux fleuris sur chaque branche du milieu et du bas du houppier, et en remontant de plus en plus haut dans le houppier. L'exclusion a fortement réduit ce taux de floraison qui a atteint 38% en 2009, comme le témoin, mais est retombée à 35 % en 2010. L'irrigation a augmenté le taux de floraison mâle qui a atteint 63% et 15 mm dès 2009 et s'y est maintenu en 2010.

Mortalité de branches, rameaux et cônes

Un fort taux d'avortement de branches et rameaux a été noté depuis 2003.

Une partie de ces mortalités sont directement liés à l'affaiblissement des arbres au cours de la période 2003-2007 : elles ont été surtout estivales ou automnales et ont touché les rameaux faibles et les branches basses, notamment celles qui avaient été fortement pliées par une neige lourde en 2001. Elles se sont accélérées depuis 2008 sur les branches basses, commençant par un jaunissement généralisé en fin de printemps.

Une autre partie a touché les axes principaux vigoureux du milieu ou du haut du houppier qui ont donné des cônes. Ces axes ont fortement ralenti leur croissance derrière les cônes, au point de perdre leur dominance et même fréquemment de mourir, le taux d'avortement des cônes eux-mêmes (50-80%) ayant été très élevé. La mortalité des jeunes cônes a baissé depuis 2008, tout en restant significative (20-40%).

Enfin, la mortalité est parfois directement liée à la multiplication de cycles très tardifs et même hivernaux. Une partie de ces pousses actives en hiver a été détruite par les rares coups de gel, et une autre par des champignons au printemps, sans doute en raison de lésions tissulaires.

Chute des aiguilles

Au cours des années d'observation détaillée (2007-2010), un jaunissement quasi-généralisé des aiguilles de 2 ans s'est produit en juillet, suivi de leur chute en juillet-août. Sur des rameaux faibles, environ 20% des aiguilles ont survécu un an de plus, exceptionnellement quelques-unes sur des rameaux forts. Uniquement sur les rameaux faibles, 5% des aiguilles ont survécu 4 ans.

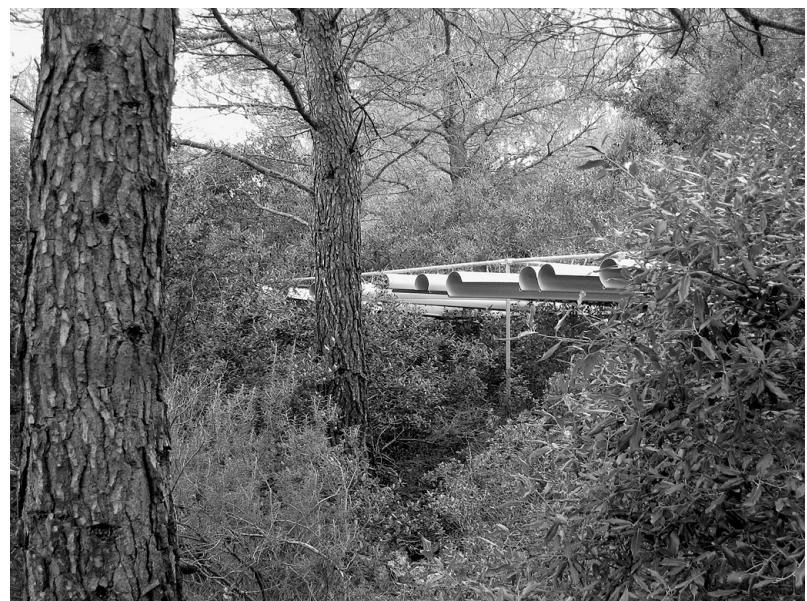
Effets de l'irrigation et de l'exclusion de pluie

(Cf. Fig. 4 et 5)

L'exclusion a eu des effets sur la phénologie au bout d'un an environ et l'irrigation dès le premier automne, ces effets s'étant accentués en deuxième année.

La placette exclusion présente en 2009 un retard déjà significatif dans les dates de débourrement (15-30 jours) et d'apparition des aiguilles (10 à 15 jours) et dans le développement printanier, d'autant plus marqué que les rameaux sont faibles. Une avance du

Photo 1 :
Les gouttières retournées sur la zone témoin : ce témoin permet de tenir compte de l'effet micro-climatique des gouttières sur le sous-bois et le sol, qui existe dans l'exclusion
Photo DA



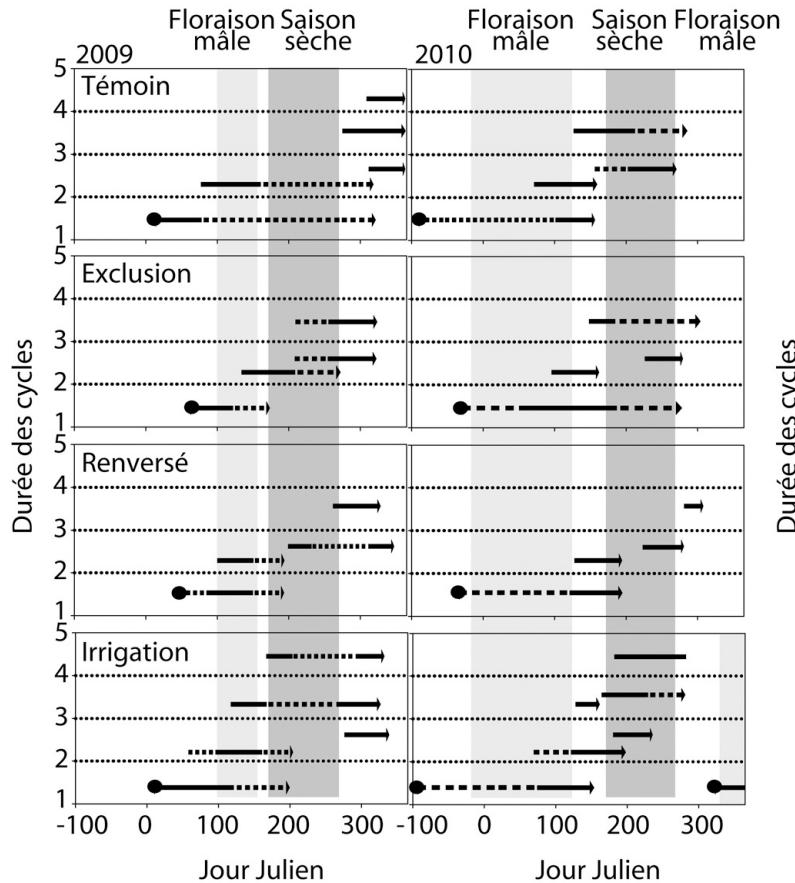


Fig. 4 :
Élongation des unités de croissance du pin d'Alep pour les années 2009 et 2010 dans les quatre placettes expérimentales de Font-Blanche. Les périodes de floraison mâle et de sécheresses estivales sont représentées par des bandes grises. Les lignes continues représentent les périodes de croissance active, les lignes discontinues représentent les périodes de croissance ralentie, tandis que les points représentent le début de la saison de croissance. Lorsqu'il y a deux phases indiquées pour le même cycle, c'est que suivant les branches le cycle a été soit précoce (printanier) soit plus tardif (estival ou automnal). En 2010, en raison de pluies abondante jusque fin juin, une croissance active a été observée exceptionnellement durant l'été.

même ordre est observée sur l'arrêt d'activité en automne. Au printemps 2010, une majorité des branches vigoureuses et principales de l'exclusion a plus de 30 jours de retard sur le débourrement et 15 jours sur le développement des aiguilles, ce débourrement s'étalant sur près de 4 mois. Sur les axes faibles, peu de pousses ont débourré avant mars, soit déjà 3 mois de retard par rapport au témoin, et beaucoup n'ont commencé leur croissance qu'en avril. Sur les deuxièmes cycles apparus au printemps, la moitié ont arrêté leur croissance après quelques millimètres et n'ont développé une pousse et des aiguilles

très petites qu'en juin, ou même pour un tiers d'entre elles en automne.

Dans la placette irriguée, il n'y a pas d'avance significative au débourrement par rapport au témoin fin 2008 pour 2009, et il y a même un petit retard fin 2009 pour les futures pousses 2010 sur les axes forts et principaux. Ce retard est dû au fait que les pousses de la placette irriguée ont souvent fait un cycle supplémentaire d'automne dont la croissance s'est terminée plus tard que le dernier cycle 2009 du témoin. En revanche, ce retard a été très rattrapé dès fin décembre.

Dans la placette d'exclusion, les cycles apparus dans l'été et ayant poussé en automne ont souvent repris leur croissance comme premier cycle de printemps, presque aucun de ces cycles n'ayant été doublé par un cycle tardif. Dans l'irrigation au contraire, et plus que dans le témoin, les deuxièmes ou troisièmes cycles apparus en fin de printemps ou en été et ayant achevé leur croissance en automne, ont donné naissance à un cycle tardif entre fin septembre et décembre, ce dernier ayant poursuivi sa croissance comme premier cycle de printemps.

Dans la placette à gouttières renversées, il n'y pas eu pour 2009 de débourrement hivernal fin 2008, contrairement au témoin et à l'irrigation. L'allongement n'a commencé que début mars mais de façon très groupée sur tous les axes. Fin 2009, ce débourrement anticipant la pousse de 2010 a été en moyenne plus tardif par rapport au témoin et plus étalé dans le temps, un tiers des axes ne débourrant qu'en mars 2010. Les axes faibles ont tous débourré très tardivement en mars 2010 mais, là encore, de façon très groupée.

En 2010, le polycyclisme a été plus précoce (8-15 jours) et deux fois plus fréquent au printemps dans l'irrigation que dans le témoin. Le polycyclisme tardif a été un peu plus abondant (+10%) que dans le témoin, il a démarré 15 jours plus tôt et a donné des pousses deux fois plus longues en moyenne (15 mm au lieu de 7 mm). A l'opposé dans l'exclusion, les cycles sont moins nombreux, apparaissent plus tardivement (10-15 jours) et ont une durée d'activité réduite quelle que soit la saison. Le polycyclisme reste à des niveaux très faibles avec les gouttières renversées et apparaît au printemps avec 15 jours de retard sur le témoin.

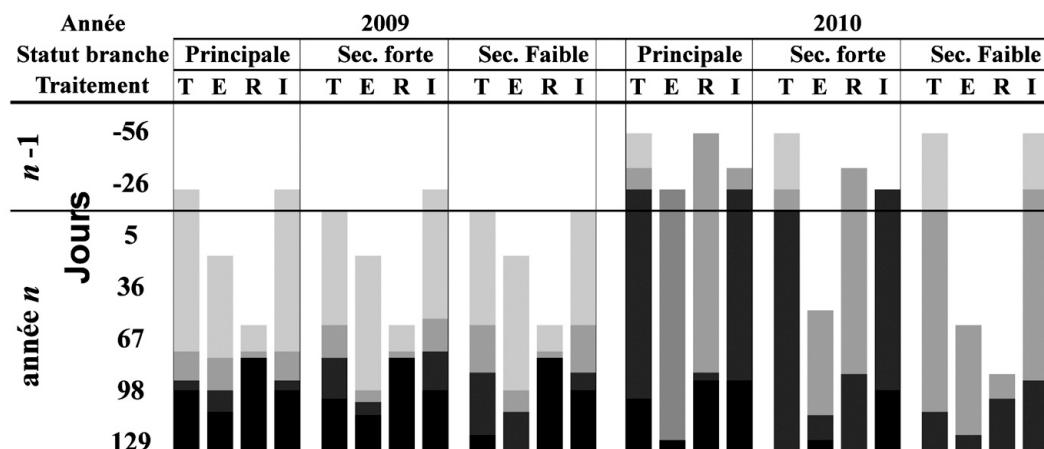


Fig. 5 (ci-contre) :
 Précocité et intensité du débourrement en fonction du traitement.
 T = témoin,
 E = exclusion de pluie,
 R = gouttières renversées,
 I = irrigation,
 Sec. = rameau secondaire.
 Le gris clair, moyen et foncé et le noir correspondent respectivement à 4 classes de pourcentages de débourrement de 1 à 50%, 50 à 80%, 81 à 99% et 100%.

Effet du gradient climatique le long du transect

D'après l'analyse rétrospective de branches sur les 15 dernières années (Cf. Fig. 6), le taux de polycyclisme a diminué fortement à Saint-Mitre et un peu moins à Fontblanche. C'est au cours de la difficile période 2004-2007 que le phénomène s'est accentué, même s'il semble avoir commencé un peu avant à Fontblanche. Dans le même temps, ce taux a légèrement augmenté à Siou-Blanc, essentiellement depuis 2003.

Des cas de quadricyclisme long (30-60 mm) et portant parfois les cicatrices d'aiguilles, ont été notés dans l'analyse des branches sur les trois sites d'étude (Cf. Tab. III). La fréquence de ces événements est très variable d'une année à l'autre : ils concernent en moyenne 5% des axes principaux des branches de Saint-Mitre et Siou-Blanc dans les années 95-99 (de 0% à 12% maximum). Par la suite et jusqu'en 2008, ce taux tombe très bas, dès 2000 pour Siou-Blanc, et à partir de 2004 pour Saint-Mitre. Fontblanche suit un chemin inverse : le taux de quadricyclisme apparent est très faible ou nul jusqu'en 2005 (moyenne 0,5%, maxi 1%) et augmente ensuite régulièrement de 2006 à 2008, respectivement 2%, 4%, 10%.

Tab. III :
 Evolution du tri et quadricyclisme dans les trois sites d'étude par périodes

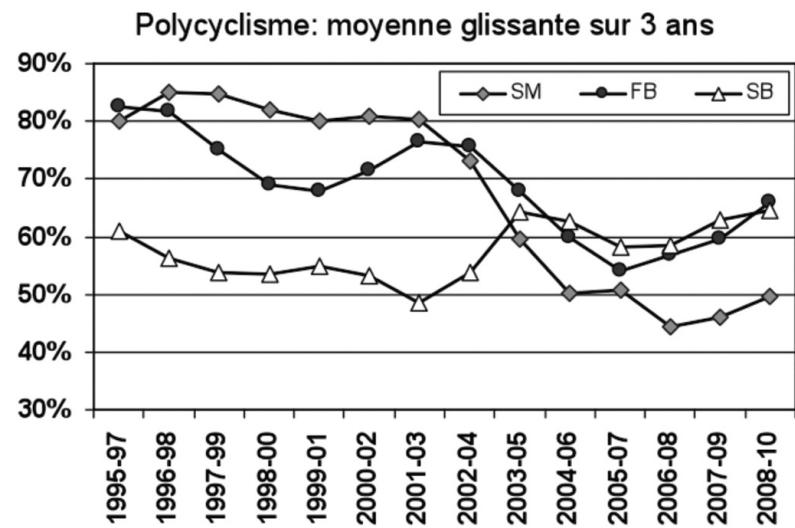


Fig. 6 (ci-dessus) :
 Evolution du taux de polycyclisme dans les trois sites d'étude de 1995 à 2008, en moyenne glissante sur 3 ans.

	Tricyclisme			Quadricyclisme		
	SM	FB	SB	SM	FB	SB
1995-99	33.4%	28.9%	28.0%	5.2%	0.7%	4.6%
2000-03	20.0%	25.0%	4.1%	5.4%	0.4%	0.8%
2004-08	10.5%	13.3%	10.3%	1.1%	2.5%	0.2%
2007	7.7%	8.6%	3.3%	0.0%	5.7%	0.0%
2008	21.4%	14.7%	16.7%	0.0%	11.8%	0.0%
2009	31.3%	35.3%	6.3%	12.5%	5.9%	0.0%

A partir des modules prélevés sur la cime des arbres, on observe une reprise irrégulière du quadricyclisme depuis 2007 à Saint-Mitre et Fontblanche, mais pas à Siou-Blanc. Mais la moitié de ces cas récents sont des cycles très courts (<10 mm), qui n'auraient pas été lisibles sur des rameaux de plus de 10 ans.

Les tendances pour le tricyclisme sont indiquées dans le tableau III. Les tendances sont à la baisse entre 1995 et 2007 pour les trois sites, mais plus tardivement pour Fontblanche. Une forte reprise est ensuite observée de 2007 à 2009 à Saint-Mitre et Fontblanche, mais pas à Siou-Blanc.

Comme pour le quadricyclisme, le taux de troisièmes cycles tardifs de petite taille augmente fortement dans les dernières années, par rapport à des troisièmes cycles longs et porteurs d'aiguilles plus fréquents précédemment.

même, les études dendroécologiques sur le pin d'Alep (RATHGEBER, 2002 ; RATHGEBER *et al.*, 2005 ; VILA *et al.*, 2003) montrent que des températures élevées en février sont corrélées à des cernes de croissance larges, témoins du démarrage précoce de l'activité cambiale allongeant la saison de végétation printanière.

Mais par rapport à des espèces monocycliques ou décidues, le polycyclisme du pin d'Alep complique les interactions entre croissance et climat. En effet, ce n'est plus simplement au printemps que se joue le débourrement : si les premiers cycles annuels apparaissent dès le début de l'hiver, ce n'est pas que la précocité des printemps, mais aussi la longévité des automnes, qui en est la cause. La conjonction de ces deux décalages permet au pin d'Alep une croissance potentiellement continue sur toute l'année. Même si elle est ralentie en hiver, cette croissance est significative sur les axes principaux et vigoureux : elle peut atteindre plusieurs centimètres entre novembre et février, et on a vu qu'elle aboutissait au développement avancé des boutons floraux. A notre connaissance, une telle activité hivernale n'avait pas été décrite chez le pin d'Alep ni d'autres pins méditerranéens en milieu naturel. PARDOS *et al.* (2003) avaient observé une croissance débutant en janvier sur 15% de branches de pin d'Alep greffés en verger à graines irrigué toute l'année dans le sud de l'Espagne. On se situait donc dans des conditions plus chaudes (15,4°C de température moyenne annuelle) que celles de Provence et en milieu totalement artificialisé. Dans ce verger, la plupart des croissances débutaient en février ou mars et toutes se terminaient entre mi et fin octobre. Des cycles tardifs de faible longueur (1-2 cm) étaient apparus sur certains clones, mais les plus tardifs dès fin août. Les boutons floraux mâles étaient déjà repérables fin janvier, indiquant une apparition précoce, mais ne se sont développés qu'en mars. Une floraison ou une croissance en décembre n'auraient pas pu échapper à l'observation dans ce dispositif suivi continulement.

Si un cycle tardif s'est arrêté en hiver et est resté très court, il n'est détectable dans l'anatomie de la branche que pendant quelques années après sa formation. Même si ce cycle tardif et le précédent ont produit des axes latéraux, ces derniers se confondront en un même verticille avec leur croissance en diamètre. Si la pousse qui a

Discussion

Les effets de la température

L'absence de recul sur la phénologie du pin d'Alep ne permet pas d'espérer voir une tendance temporelle dans les dates de débourrement ou de floraison. Sur les échantillons de pin d'Alep de l'herbier de l'Université de Provence, tous ramassés avec des boutons floraux bien développés entre 1834 et 1921, les dates de récolte varient du 5 au 30 avril, ce qui concorde avec nos observations sur Fontblanche où la pleine floraison s'est produite dans la deuxième moitié d'avril de 2008 à 2010. L'avancement du débourrement ou de la floraison pour la plupart des espèces végétales étant de l'ordre de une à deux semaines sur les 4 à 5 dernières décennies, soit du même ordre de grandeur que la variation interannuelle, il faudra des observations longues pour tirer des conclusions.

Comme le froid est un facteur limitant principal de la croissance du pin d'Alep (DEVAUX *et al.*, 1978 ; RIPERT *et al.*, 2001), on peut cependant imaginer qu'au cours des 50 dernières années la date de débourrement au printemps et de floraison ait avancé significativement. La facilité avec laquelle le pin d'Alep semble tirer parti de périodes chaudes en hiver, comme nous l'avons constaté dans ce travail, plaide pour cette hypothèse. De

démarré en fin d'année [n-1] a poursuivi sa croissance tardive au printemps de l'année [n], elle sera a posteriori classée comme première pousse de l'année [n]. On ne peut donc pas affirmer que le phénomène de croissance hivernale soit nouveau, car il a pu passer inaperçu dans le passé, et s'il s'est produit dans les années 90, il n'a pas pu être détecté dans notre analyse rétrospective des branches.

Le pin d'Alep n'est pas le seul concerné par l'apparition d'une croissance hivernale. Durant l'hiver 2010, nous avons noté de tels polycyclismes tardifs courts chez le pin maritime, lui-même polycyclique, mais aussi chez deux espèces réputées monocycliques à l'âge adulte : le pin sylvestre et le pin pignon.

L'activité hivernale du pin d'Alep a eu des conséquences négatives sur sa croissance : malgré l'intérêt des cycles tardifs pour accroître le nombre de ramifications, et donc la future surface foliaire potentielle, les avortements par dégâts de gel et attaques parasites sur ces jeunes pousses ont fait perdre un temps précieux au printemps, obligeant à repartir sur des axes inférieurs et moins vigoureux. Il s'agit de plus d'un gaspillage de ressources. Si ces dégâts ont été malgré tout relativement supportables car disséminés au cours des 10 dernières années, et limités à la cime des arbres, il n'en serait sans doute pas de même en cas de gel exceptionnel. En 1956, les plus gros dégâts ont été observés sur des arbres qui étaient en plein débourrement début février après une fin d'hiver trop chaude (DEVAUX *et al.*, 1978). Un tel incident, ou même un froid identique à celui de 1985 en janvier, décimerait sans doute les houppiers des pins couverts de jeunes pousses en activité. Il détruirait peut-être totalement la floraison mâle si les boutons étaient à un stade avancé de gonflement, comme observé de 2009 à 2011.

Le démarrage très précoce de la croissance au printemps permet durant les bonnes années de faire un cycle supplémentaire avant l'été. On a vu ainsi de nombreuses pousses vigoureuses du témoin et même des axes secondaires dans la placette irriguée produire un troisième cycle dès juin et même un cas de quadricyclisme démarré fin juin en 2009. Chaque cycle supplémentaire accroît non seulement la longueur des axes, donc la croissance en hauteur, mais aussi le nombre de ramifications, et donc la surface foliaire potentielle produite les années suivantes. En

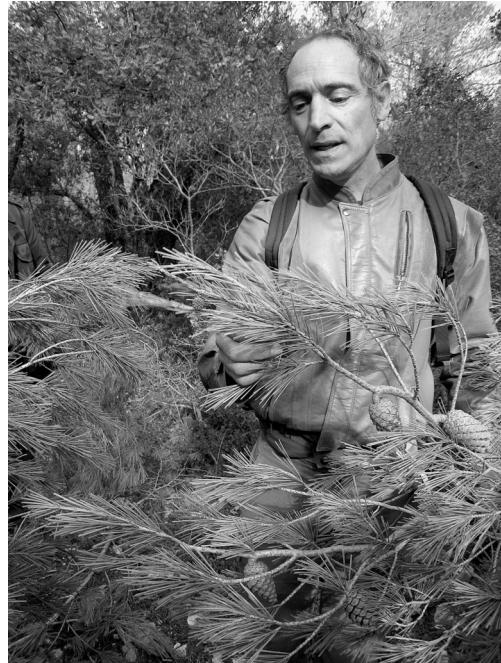


Photo 2 :
Michel Vennetier
(Cemagref) explique, sur
le site de Fontblanche,
les différentes phases de
croissance d'un rameau
de pin d'Alep.
(AG de Forêt
Méditerranéenne,
octobre 2009)
Photo DA

absence de stress hydrique majeur, le réchauffement est donc favorable à la croissance du pin d'Alep. L'apparition d'un polycyclisme d'automne fréquent sur les rameaux ayant donné des fleurs mâles au printemps est aussi une surprise relative, le phénomène n'ayant pas été décrit jusque-là. On peut penser que ce phénomène est lié à la floraison massive observée récemment, qui concerne non seulement des rameaux faibles et branches basses mais aussi des branches et rameaux relativement vigoureux jusqu'en haut des houppiers, ces derniers étant plus enclins au polycyclisme (GIRARD *et al.*, 2010). Cette floraison mâle pléthorique est sans doute liée à l'affaiblissement global des arbres après la longue période de sécheresse, combiné avec le léger mieux ressenti depuis 2008. Cette amélioration, tout en permettant un investissement important dans la reproduction, est encore insuffisante pour produire de grandes quantités de fleurs femelles.

Effet des précipitations

Les sécheresses d'été longues et dures retardent le développement des cycles d'automne, comme le montre la baisse du polycyclisme et notamment du tri et quadricyclisme au cours des années difficiles de 2003 à 2007 à Saint-Mitre et Siou-Blanc et les résultats de la placette d'exclusion de pluie.

Même lorsque ces cycles apparaissent en fin de printemps, leur croissance ne démarre alors qu'en octobre et seulement à conditions que les températures soient suffisamment élevées. Le réchauffement des automnes depuis 1998 leur permet de s'allonger mais pas d'achever leur développement faute de temps. Dans l'irrigation, leur croissance a été stoppée précocement par rapport au témoin. Bien que produisant des ramifications, ces pousses ne portent pas d'aiguilles. L'investissement de la plante n'est donc pas entièrement rentabilisé, d'autant que ces pousses tardives peuvent être endommagées par l'hiver. La légère amélioration du polycyclisme à Siou-Blanc depuis 2003 semble indiquer qu'au dessus de 600 m d'altitude, où les excès de température ont été limités, le déficit pluviométrique a eu moins de conséquence sur la phénologie. Cependant, l'étude des autres paramètres de croissance et d'architecture à Siou-Blanc indique clairement que les arbres ont fortement réduit leur croissance et leur développement, notamment l'allongement des branches, le nombre de ramification et le nombre d'aiguilles formées par année (DIDIER, 2010). Le pin d'Alep n'a donc nulle part en Provence échappé aux dégâts causés par l'élévation de température combinée à des sécheresses répétées.

Des précipitations limitées diminuent donc significativement la longueur de la saison de végétation, qui démarre plus tard et se termine plus tôt. Le développement des cycles de croissance (notamment des aiguilles) est lui-même ralenti et retardé. Des pluies abondantes et une sécheresse limitée en été ont l'effet inverse, comme le montre la placette irriguée.

L'exclusion de pluie a considérablement étalé dans le temps les différentes phases phénologiques, et en particulier le débourrement et en partie le développement des aiguilles. Ce phénomène est visible entre rameaux de même vigueur. Il est encore plus fort entre rameaux forts et rameaux faibles ; ces derniers ayant parfois un à deux mois de retard sur les pousses vigoureuses. En 2010, de nombreux rameaux faibles n'ont même pas du tout terminé au printemps le développement de leur premier cycle, et jamais, même en automne, celui d'un éventuel deuxième cycle. L'arbre en déficit de ressource semble donc favoriser les rameaux les plus vigoureux en sacrifiant les plus faibles. Cela pourrait expliquer la forte mortalité de rameaux faibles et branches basses observée

dans l'ensemble des placettes entre 2008 et 2010, qui sont sans doute une conséquence du déficit hydrique prolongé des années précédentes.

Le microclimat créé par les gouttières renversées a produit l'effet inverse en homogénéisant les périodes de débourrement et développement, tout en retardant le débourrement. L'homogénéisation peut être une réponse à l'accroissement de la disponibilité de l'eau dans le sol dû à la réduction de l'évaporation, et le retard de débourrement une réponse au microclimat plus frais créé par les gouttières, qui a pu ralentir au printemps l'activité biologique du sol, et donc des racines.

Interaction pluies-température

Il y a une forte interaction entre pluie et températures dans la réponse du pin d'Alep au changement climatique. Des pluies abondantes accroissent l'effet favorable de la hausse des températures, en permettant une croissance prolongée donnant des cycles supplémentaires au printemps et en automne. Inversement, des pluies limitées ou simplement normales combinées avec une hausse de température accentuent fortement le stress hydrique estival, qui se traduit par une croissance et un nombre de cycles réduits. Or les scénarios climatiques prédisent unanimement pour la région méditerranéenne une augmentation très importante de la température couplée à une baisse des précipitations (HESSELBJERG-CHRISTIANSEN *et al.*, 2007). L'épisode 1998-2007, et particulièrement la période 2003-2007, où la température a dépassé de plus de 1°C la moyenne des 30 années précédentes, et où la pluie a été très déficiente, étaient une bonne répétition générale, et sans doute encore assez clémente, du climat qui attend le pin d'Alep en Provence au milieu du XXI^e siècle. Les dégâts à l'ensemble de l'écosystème, et aux arbres en particulier, ont été considérables (GIRARD *et al.*, 2010 ; VENNETIER *et al.*, 2010a ; VENNETIER *et al.*, 2010b ; VENNETIER *et al.*, 2010c). Il est donc probable qu'après une accélération de sa croissance au XX^e siècle, le pin d'Alep subira une inversion de cette tendance dans les décennies à venir. La phénologie confirme ainsi ce que prédisent les modèles dendroécologiques (VENNETIER *et al.*, 2006).

Morphogénèse des cycles de croissance

La multiplication des cycles de croissance durant une année donnée pose la question de la morphogénèse de ces cycles. En effet, la floraison du premier cycle est prédéterminée dans le bourgeon terminal qui lui donnera naissance (CANNELL *et al.*, 1976). Mais l'arbre ne peut anticiper au débourrement, ni en fin d'été, le nombre de cycle qu'il pourra développer durant une année sur un rameau déterminé. Cela dépend fortement du climat de cette année. Il est donc vraisemblable que ce sont les conditions combinées de température et de durée du jour en automne qui induisent la formation du cycle florifère dans le bourgeon terminal. Il n'est pas possible qu'un tel cycle transmette cette capacité de floraison au suivant s'il devait être utilisé précocement. C'est sans doute ce qui explique les floraisons mâles hivernales récentes : les cycles anatomiquement programmés pour le printemps (LANNER, 1976) se sont développés dans le bourgeon terminal en automne, mais les températures anormalement élevées de novembre et décembre et la photopériode mimant les conditions de fin d'hiver ont provoqué le débourrement prématûr de ces cycles. Le cas de floraison femelle sur deux pousses successives au printemps suivant pourrait avoir la même explication : induction d'une première fleur femelle sur un cycle programmé en automne pour le printemps suivant mais dont la croissance a démarré immédiatement, suivie par l'induction d'une deuxième fleur sur le cycle préformé dans le bourgeon terminal en décembre.

La complexité des interactions entre formation anatomique des cycles dans le bourgeon terminal et prédestination de ces cycles par les conditions externes peut, quant à elle, expliquer le destin différent des cycles d'automne : certains arrêtent définitivement leur croissance pour donner naissance à un nouveau cycle, d'autres marquent juste un arrêt ou un ralentissement avant de redémarrer au printemps. Pour les premiers, il peut s'agir de bourgeons terminaux contenant deux cycles potentiels formés en début d'été ou fin de printemps, et dont le plus ancien sera destiné à l'automne et le plus récent configuré pour le printemps suivant. Le deuxième cas est plus difficile à expliquer. Il pourrait s'agir de cycles peu vigoureux que les températures trop hautes ne

conduisent pas à s'arrêter et ni à préparer en l'automne le cycle printanier suivant. Logiquement, ces pousses ne devraient pas porter de fleurs mâles. Ce comportement ouvre la voie à un dérèglement potentiel de la phénologie. Une observation au microscope de l'anatomie interne des bourgeons terminaux de rameaux ayant des comportements différents permettrait de déterminer le nombre de cycles préprogrammés à chaque saison. On connaît mieux ainsi la plasticité potentielle et l'adaptation du polycyclisme du pin d'Alep au changement climatique.

Conclusion

Au niveau de la phénologie, le réchauffement climatique se traduit chez le pin d'Alep essentiellement par quatre phénomènes liés : (1) un décalage temporel du démarrage et du développement des cycles de croissance normaux qui, à cause de températures élevées, peuvent être au printemps de plus en plus précoces et en automne de plus en plus tardifs ; (2) l'apparition de cycles supplémentaires très tardif en novembre ou décembre, qui pour la plupart poursuivront leur développement comme premier cycle de printemps l'année suivante ; (3) un retard au développement des cycles d'automnes à cause de stress hydriques et thermiques excessifs ou prolongés en été, ces cycles n'arrivant pas à terminer leur développement avant l'hiver, et restant sans aiguilles ; (4) une activité de croissance significative en hiver, allant jusqu'au développement des boutons floraux dès décembre.

Un accroissement du déficit hydrique pousse les arbres à favoriser les axes dominants dans l'accès aux ressources, au détriment des plus faibles, étalant le débourrement sur une plus longue durée. Un accroissement des pluies semblent homogénéiser la phénologie au sein du houppier, la différence entre rameaux forts et faibles étant moins importante.

Michel VENNETIER ^{1,2}
François GIRARD ¹
Cody DIDIER ¹
Samira OUARMIM ^{1,3}
Christian RIPERT ¹
Laurent MISSON ⁴
Roland ESTEVE ¹
Willy MARTIN ¹
Aminata NDYAYE ¹

(1) GR Ecosystèmes Méditerranéens et Risques, Cemagref, Aix en Provence

(2) Fédération de recherche ECCOREV, Aix-en-Provence

(3) UQUAT- Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

(4) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), CNRS, Montpellier

Mél :
michel.vennetier@cemagref.fr

Remerciements

Les auteurs remercient Frédéric Faure-Brac, Asier Herrero et Maël Grauer, stagiaires qui ont contribué à la récolte et aux analyses de données,

ainsi que Régine Verlaque et Bruno Vila, responsables de l'herbier de l'Université de Provence qui ont mis à disposition les collections d'échantillons anciens de pin d'Alep. Ces travaux ont été financés par l'Agence Nationale de la Recherche (projet DROUGHT+, n° ANR-06-VULN-003-04), le ministère de l'Ecologie et du Développement durable (AO GICC, projet REFORME, n° MEED D4E CV05000007), le Conseil général des Bouches-du-Rhône (CG13), la Fédération de recherche ECCOREV (FR3098) et le Cemagref.

Bibliographie

- Cannell M.G.R. ; Thompson S. ; Lines R. (1976) An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. In: *Tree physiology and yield improvement*, (eds Cannell M.G.R. ; Last F.T.), Academic Press, London, New-York, p. 173-205.
- Chuine I. (2005a) Un réseau d'observations phénologiques pour la gestion du changement climatique In: "De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt", Symposcience, Paris, 2-3 février 2005 p. 49-58. En ligne: <http://www.symposcience.org/ex-doc/colloque/ART-00002050.pdf>.
- Chuine I. (2005b) Vendange et Climat. Les dates de vendanges nous révèlent le climat passé. *Naturellement*, n° 84, p. 26-27.
- Chuine I. ; Cour P. (1999) Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist*, vol. 143, n° 2, p. 339-349.
- Cruziat P. ; Cochard H. ; Ameglio T. (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, vol. 59, n° 7, p. 723-752.
- Daux V. ; Yiou P. ; Le Roy Ladurie E. ; Mestre O. ; Chevet J.-M. (2007) Température et dates de vendanges en France. In: Actes du colloque : Réchauffement climatique, quels impacts probables sur les vignobles ?, Dijon (2007), France.
- Devaux J.P. ; Le Bourhis M. (1978) La limite septentrionale du pin d'Alep en France. Etude dendroclimatique de l'impact des froids exceptionnels. *Biologie Ecologie méditerranéenne*, vol. V, n° 4 p. 133-158.
- Didier C. (2010) The impacts of repeated drought on the aboveground primary growth of *Pinus halepensis* Mill. and *Quercus ilex* L. in Mediterranean France. Master 2R, GR EMAX, Cemagref Aix en Provence, Université de Poitier, Aix en Provence, 50 p.
- Differt J. (2001) Phénologie des espèces arborées. Synthèse bibliographique. Analyse des données du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR). ENGREF - INRA, Nancy.
- Falusi M. ; Calamassi R. (1996) Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Annales des Sciences Forestières*, vol. 53, n° 5, p. 967-979.
- Girard F. ; Vennetier M. ; Ouarmim S. ; Caraglio Y. ; Misson L. (2010) Polycyclism, a fundamental tree growth process, decline with recent climate change. The example of *Pinus halepensis* Mill. in Mediterranean France. *Trees - Structure and function*, vol. 25, n° 2, p. in press.
- Hesselbjerg-Christiansen J. ; Hewitson B. (2007) Regional Climate Projection. In: IPCC (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller eds., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. chap 11, pp 847-940.
- Lanner R.M. (1976) Patterns of shoot development in *Pinus* and their relation to growth potential. In: *Tree physiology and yield improvement*, (eds Cannell M.G.R. ; Last F.T.), Academic Press, London, New-York, p. 223-243.
- Leborgeois F. (2005) Augmentation de la productivité des forêts françaises : bilan actuel et conséquences prévisibles. *Forêt-Entreprise*, n° 162, p. 30-34.
- Leborgeois F. ; Pierrat J.-C. ; Godfroy P. ; Ulrich E. ; Cecchini S. ; Lanier M. (2007) Relation entre les stades phénologiques et les variables climatiques. *RV techniques ONF*, n° Hors série 4, p. 127-132.
- Leborgeois F. ; Pierrat J.-C. ; Perez V. ; Piedallu C. ; S. C. ; Ulrich E. (2008) Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : Etude sur les peuplements du RENECOFOR. *Revue Forestière Française*, vol. 60, n° 3, p. 323-343.
- Martinez N. (2002) Recherche du déterminisme géographique et écologique des attaques du champignon *Crumenulopsis sororia* (Karst.) Groves sur les rameaux de *pinus halepensis* Mill. en région PACA. Université Paul Cézanne, Cemagref Aix en Provence, 42 p.
- Morin X. ; Chuine I. (2007) Modification de la phénologie, des risques de gel et de la répartition des essences ligneuses nord-américaines suite au changement climatique. *Rendez-vous Techniques ONF*, vol. Hors série n°3, p. 15-20.
- Pardos M. ; Climent J. ; Gil L. ; Pardos J.A. (2003) Shoot growth components and flowering phenology in grafted *Pinus halepensis* Mill. *Trees-Structure and Function*, vol. 17, n° 5, p. 442-450.
- Rathgeber C. (2002) Impact des changements climatiques et de l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique sur la productivité des écosystèmes forestiers : exemple du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Provence calcaire (France). PHD, Université d'Aix - Marseille III, FRANCE, Marseille, 312 p.
- Rathgeber C.B.K. ; Misson L. ; Nicault A. ; Guiot J. (2005) Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees-Structure and Function*, vol. 19, n° 2, p. 162-176.
- Ripert C. ; Vennetier M. ; Blanc L. ; Brochiéro F. ; Chandioux O. ; Chapelle B. ; Estève R. ; Gadiri N. ; Hervé J.C. ; Manlay R. ; Nassif Y. ;

- Rathgeber C. (2001) Ecologie et croissance du pin d'Alep en France. Cemagref, Aix en Provence, 38 p.
- Serre F. (1976) Les rapports de la croissance et du climat chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis* (Mill)) II L'allongement des pousses et des aiguilles, et le climat Discussion Générale. *Oecologia Plantarum*, vol. 11, n° 3, p. 201-224.
- Vennetier M. ; Borgniet L. ; Thabeet A. ; Gadbin-Henry C. ; Ripert C. ; Vila B. ; Prévosto B. ; Estève R. ; Martin W. ; N'diaye A. (2008) Impact de la canicule 2003 sur les peuplements résineux de la région PACA. Rapport final. Cemagref, Aix en Provence, 22 p.
- Vennetier M. ; Cecillon L. ; Guénon R. ; Schaffhauser A. ; Vergnoux A. ; Boichard J.-L. ; Bottéro J.-Y. ; Brun J.-J. ; Carrara M. ; Cassagne N. ; Chandioux O. ; Clays-Josserand A. ; Commeaux C. ; Curt T. ; Czarnes S. ; De Danieli S. ; Degrange V. ; Di Rocco R. ; Domeizel M. ; Doumenq P. ; Doussan C. ; Estève R. ; Faivre N. ; Favier G. ; Gaudu J.-C. ; Gros R. ; Giuliano M. ; Guillaumaud N. ; Hoepffner M. ; Juvy B. ; Le Roux X. ; Lebarriller S. ; Malleret L. ; Martin W. ; Mas C. ; Masion A. ; Massiani C. ; Mermin E. ; Mille G. ; Morge D. ; Pignot V. ; Poly F. ; Renard D. ; Ripert C. ; Ruy S. ; Tardif P. ; Tatonni T. ; Théraulaz F. ; Vassalo L. ; Asia L. (2010a) Repeated droughts and fires mutually increase their impact on forest ecosystems. In: XXIII IUFRO world congress, (eds Parrotta J.A. ; Carr M.A.), Commonwealth Forestry Association, Seoul, Korea, 23-28 August 2010, p. 57-58.
- Vennetier M. ; Girard F. ; Ouarmim S. ; Thabeet A. ; Ripert C. ; Cailleret M. ; Caraglio Y. (2010b) Climate change impact on tree architecture may contribute to forest decline and dieback. In: XXIII IUFRO world congress, (eds Parrotta J.A. ; Carr M.A.), Commonwealth Forestry Association, Seoul, Korea, 23-28 August 2010, p. 45.
- Vennetier M. ; Ripert C. (2010c) Flore méditerranéenne et changement climatique: la course-poursuite est engagée. *Forêt méditerranéenne*, vol. XXXI, n° 1, p. 15-24.
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Brochiero F. ; Chandioux O. (1999) Evolution à court et long terme de la croissance du pin d'Alep en Provence. Conséquence sur la production de bois. *Forêt méditerranéenne*, vol. tome XX, n° 4, p. 147-156.
- Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.-Y. ; Guibal F. ; Ripert C. ; Chandioux O. (2006) Les changements climatiques modifient l'équilibre pin sylvestre / pin d'Alep. *Forêt Entreprise*, n° 169, p. 47-51.
- Vila B. ; Vennetier M. (2003) Impact du changement climatique sur le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne. Cemagref, IMEP, ECOFOR, Aix en Provence, 141 p.
- Vila B. ; Vennetier M. (2008) Les changements globaux ont-ils déjà induit des changements de croissance en forêt méditerranéenne ? Le cas du pin d'Alep et du pin sylvestre de la Sainte-Baume. *Forêt méditerranéenne*, vol. XXIX, n° 2, p. 161-166.

Résumé

La phénologie du pin d'Alep a été observée de façon continue de 2007 à 2010 sur un dispositif expérimental situé dans le domaine départemental de Fontblanche (Bouches-du-Rhône). Des mesures de croissance ont été effectuées annuellement le long d'un transect altitudinal allant de 80 m sur la côte (Saint-Mitre, Bouches-du-Rhône) jusqu'à 650 m (Siou-Blanc, Var). Le dispositif de Fontblanche comprend une zone d'exclusion permanente de 30% des précipitations, une zone irriguée au printemps et en automne et deux zones témoins, pour simuler les effets du changement climatique sur la pluviométrie. Le réchauffement climatique en cours se traduit par d'importantes modifications phénologiques, et notamment des variations du polycyclisme. De 2008 à 2010, le pin d'Alep à Fontblanche a montré une activité quasiment ininterrompue sur toute l'année : le premier cycle de croissance printanier a ainsi démarré dès les mois de novembre ou décembre de l'année précédente, au lieu de février-mars. En 2009 et 2010, l'apparition des boutons floraux mâles a été observée en décembre, soit avec 1 à 2 mois d'avance, phénomène qui n'avait jamais été mentionné. En raison d'automnes chauds, des cycles de croissance très tardifs sont apparus en octobre ou début novembre, conduisant à des pousses inachevées, sans aiguilles ou portant des aiguilles très petites. La fréquence de ce phénomène semble avoir augmenté dans les 10 dernières années. Il a conduit à de nombreux avortements de pousses mal lignifiées suite à des dégâts de gel ou de champignons en hiver. L'exclusion de pluie a diminué le nombre annuel de cycles de croissance des pousses et la durée de ces cycles. Elle a aussi diminué la vitesse de croissance des aiguilles. L'irrigation a augmenté le nombre et la durée des cycles, qui ont été plus précoces. Elle a permis une croissance active et continue des aiguilles et d'une partie des pousses en été. L'analyse rétrospective sur 15 ans de nombreuses branches le long du transect a permis de quantifier l'évolution temporelle du polycyclisme. Elle montre que la phénologie est contrainte à la fois par la longueur et la précocité de la sécheresse d'été, et aux plus hautes altitudes par le froid qui limite la durée de la saison de végétation. Le changement climatique joue de façon opposée sur ces deux contraintes.

Mots clefs : phénologie, pin d'Alep, changement climatique, polycyclisme, croissance, floraison, aiguilles, exclusion de pluie, irrigation

Summary

Phenological adaptation of the Aleppo pine to climate change

The phenological phases of the Aleppo pine were observed weekly from 2007 until 2010 in experimental plots in the Fontblanche forest (*Bouches-du-Rhône*, S.-E. France) and along an altitudinal transect from 80 m on the coast up to 650 m. The Fontblanche experiment includes a permanent rain exclusion plot (-30 %), a plot irrigated in spring and autumn and two control plots, to simulate the effects of climate change on rainfall. The current ongoing climate warming has induced important phenological modifications. From 2008 until 2010, the Aleppo pine in Fontblanche showed almost continuous activity throughout the year: the first growth cycle of spring, usually in February-March, began in November or December of the previous year. In 2009 and 2010, the development of male floral buds was observed in December, 2 - 3 months too early, which had never been mentioned. Because of warm autumns, very late growth cycles appeared in October or the beginning of November, leading to unfinished shoots, carrying either no or only very small needles. The frequency of this phenomenon seems to have increased in the last 10 years. It has led to the abortion of numerous shoots which were insufficiently lignified following damage by frost or fungus in winter. The rain exclusion reduced the annual number of shoot growth cycles as well as the duration of these cycles. It also slowed down the lengthening of needles. Irrigation increased the number and the length of cycles which also started earlier. It enabled the active, continuous growth of needles and of part of the shoots in summer. A 15-year retrospective branch analysis along the transect made it possible to quantify the evolution of polycyclism. It showed that phenology is forced by the length and the earliness of the summer drought and, at the highest altitude, by cold which limits the duration of the growth season. Climate change results in the opposite effect in modifying these two constraints.

key words: Phenology; *Pinus halepensis*; climate change; polycyclism; growth; flowering; needles; rain exclusion; irrigation

Riassunto

Adattamento fenologico del pino d'Aleppo al cambiamento climatico

La fenologia del pino d'Aleppo è stata osservata in modo continuo dal 2007 al 2010 su un dispositivo sperimentale situato nel demanio dipartimentale di Fontblanche (Bocche de Rodano). Misure di crescita sono state effettuate annualmente lungo un transetto altitudinale andando di 80 m sulla costa (Saint-Mitre, Bocche del Rodano) fino a 650 m (Siou-Blanc, Var). Il dispositivo di Fontblanche racchiude una zona di esclusione permanente di 30 % dei precipitazioni, una zona irrigata alla primavera e in autunno e due zone campioni, per simulare gli effetti del cambiamento sulla pluviometria. Il riscaldamento climatico in corso si tradusce da importanti modifiche fenologiche, e in particolare variazioni del policlismo. Dal 2008 al 2010, il pino d'Aleppo di Fontblanche ha mostrato un'attività quasi ininterrotta tutto l'anno : il primo ciclo di crescita primaverile è così incominciato fino i mesi di novembre o dicembre dell'anno precedente, invece di febbraio-marzo, sia con 1 a 2 mesi d'anticipo. Nel 2009 e 2010, la comparsa dei boccioli maschi è stata osservata in dicembre, sia con 1 a 2 mesi d'anticipo, fenomeno che non è stato mai menzionato. In ragione di autunni caldi, cicli di crescita molto tardivi sono apparsi in ottobre o inizio di novembre, conducendo a germogli incompiuti, senza aghi o portando aghi piccolissimi. La frequenza di questo fenomeno sembra di avere aumentato nei 10 ultimi anni. Ha condotto a numerosi aborti di germogli male legnificati in seguito a danni di gelo o di funghi in inverno. L'esclusione di pioggia ha ridotto il numero annuale dei cicli di crescita dei germogli e la durata dei cicli. Ha anche ridotto la velocità di crescita degli aghi. L'irrigazione ha aumentato il numero e la durata dei cicli, che sono stati più precoci. Ha permesso una crescita attiva e continua degli aghi e di una parte dei germogli in estate. L'analisi retrospettiva su 15 anni di numerose branche lungo il transetto ha permesso di quantificare l'evoluzione temporale del policlismo. Mostra che la fenologia è costrinta contemporaneamente dalla lunghezza e dalla precocità della seccità estiva, e alle altitudini più alte dal freddo che limita la durata della stagione di vegetazione. Il cambiamento climatico gioca in modo opposto su queste due costrizioni.

Parole chiavi : fenologia, pino d'Aleppo, cambiamento climatico, policlismo, fioritura, aghi, esclusione di pioggia, irrigazione.