

Quelques aspects méconnus de la régénération du pin d'Alep après incendie

par Michel VENNETIER

Cet article aborde un aspect peu connu : celui des phénomènes qui contribuent à expliquer une irrégularité de la régénération par graines du pin d'Alep après incendie. Nous avons choisi de publier cet article dans une version longue et détaillée car il nous semble utile à un large public.

Les scientifiques y trouveront un protocole robuste et détaillé qu'ils pourront reproduire s'ils le souhaitent ; les gestionnaires, qui vivent au quotidien en été les températures extrêmes décrites dans l'article, trouveront des données utiles dans les parties « Résultats » et « Discussion » ; enfin, les lecteurs moins spécialistes se référeront facilement aux graphiques qui illustrent chaque résultat et pourront aller ensuite directement à la partie « Discussion ».

Introduction

Le feu est depuis toujours indissociable de la forêt méditerranéenne, et en particulier de l'action des hommes depuis la préhistoire (CLÉMENT, 2008), et tout au long des derniers siècles (CHALLOT, 2004). Il fait aussi partie du fonctionnement normal et naturel de nombreux types d'écosystèmes dans le monde (VENNETIER, 2006). Depuis plusieurs milliers à dizaines de milliers d'années suivant les régions, l'homme a accru considérablement la fréquence des incendies en utilisant le feu : pour défricher de nouvelles terres, entretenir des pâturages, chasser, faire la guerre, par intérêt ou par imprudence. Les espèces végétales qui vivent ou survivent dans ces écosystèmes ont donc une reproduction adaptée aux contraintes du feu. Elles ont en particulier développé une reproduction sexuée résistante aux conditions de température élevées qui règnent lors de l'incendie. Les pins méditerranéens, mais aussi des eucalyptus et de nombreux autres arbres et arbustes, possèdent ainsi des cônes sérotineux ou des fruits ligneux, qui conservent durant de nombreuses années leurs graines à l'abri d'écaillés ou de coques épaisses et isolantes. Ces fruits ne s'ouvrent qu'après le choc thermique lié au feu (NE'EMAN *et al.* 2004). C'est pourquoi beaucoup de travaux de recherche ont porté sur la résistance et l'adaptation des graines à des températures élevées pendant l'incendie, allant dans les fruits de 50°C à plus de 400°C au niveau des houp-piers ou au niveau du sol, (BELHASSEN *et al.*, 1987). La plupart de ces

travaux portent sur les chocs thermiques de courte durée, correspondant au passage d'un feu de forêt (de quelques minutes à 20 mn) bien que certains essais aient testé, pour le principe, des durées allant jusqu'à 120 mn à des températures de plus de 100°C (HABROUK *et al.*, 1999). Mais après le premier choc thermique lié au feu lui-même, une autre contrainte thermique apparaît : le sol noirci par le feu, généralement dénudé et privé d'une partie ou de la totalité du couvert végétal, s'échauffe sous l'action des rayons du soleil. Et c'est dans ce contexte que les fruits sérotineux libèrent leurs graines qui tombent sur les cendres ou le sol noirci. Or très peu d'auteurs ont exploré l'échauffement du sol après incendie ou l'effet de cet échauffement sur la capacité germinative de différentes espèces. Certains l'ont fait en forêt après des brûlages dirigés (IVERSON et HUTCHINSON, 2002, MBALO *et al.*, 1997) : ils ont mesuré des températures qui sont en moyennes assez faibles (40 à 60°C) bien que pouvant localement dépasser 60°C, en raison notamment de la conservation partielle d'un couvert arboré non détruit par le feu. Des références d'échauffement extrême du sol sous l'action des rayons du soleil en plein découvert peuvent être trouvées dans différents contextes de terrains dénudés : plages en France (50 à 60°C en surface du sable), et surtout déserts chauds, avec 70°C mesurés par satellite et jusqu'à 78,2 °C dans le désert iranien du Dacht-e Lout en 2017.

Au cours d'un travail sur la pluie de graines de pin d'Alep en Provence, dans les semaines qui suivent les incendies, nous avons constaté que l'enveloppe plastique d'une boussole, oubliée sur le sol, avait fondu en moins d'une heure. Nous avons alors mesuré la température au sol, et constaté qu'elle pouvait localement dépasser 70°C en milieu de journée. Comme les graines que nous comptions se trouvaient justement en surface du sol, et étaient susceptibles d'y rester longtemps, nous avons décidé d'étudier précisément les variations temporelles et spatiales de cette température, et l'effet potentiel sur la germination d'un séjour de quelques heures à quelques semaines dans ces conditions.

Dans cet article, nous faisons la synthèse des résultats obtenus durant 8 années de travail sur différents facteurs qui peuvent influencer la régénération de résineux méditerranéens après incendie. Nous analysons : d'une part le devenir des graines tombant après le feu (durée et abondance de la pluie

de graines, distances parcourues par celles-ci durant et après leur chute, temps de séjour en surface et temps d'enfouissement, prédation) ; d'autre part l'effet de la date et de l'heure sur les températures potentielles du sol, à travers le rayonnement solaire direct et diffus reçu en fonction de l'exposition et de la pente ; ensuite les facteurs qui modulent localement cette énergie reçue (nébulosité, ombrage de la végétation rémanente ou de reliefs au sol, tapis d'aiguilles ou feuilles mortes non brûlées tombant des arbres peu après le feu), mais aussi l'effet du substrat lui-même (nature, couleur, texture) ; et enfin la capacité germinative des graines de pin d'Alep soumises aux régimes thermiques mesurés.

Nos hypothèses étaient : (1) que les graines des pins méditerranéens ne pouvaient qu'être résistantes aux températures extrêmes constatées, étant donné le succès de nombreuses régénérations après incendies ; (2) que cette résistance pouvait avoir des limites en fonction des niveaux des températures et des durées subies, ces limites devant contribuer à l'irrégularité spatiale et temporelle et à l'échec parfois de ces régénérations.

Matériels et méthodes

Suivi de la pluie et de la dissémination des graines, et germination naturelle

Vingt-sept sites ont été utilisés pour le suivi de la pluie de graines de pin d'Alep et leur germination : sur les communes de Peynier et Rousset (feux de 1998, 12 sites) et des Alpilles (1999, 5 sites), et sur une dizaine de feux de 2001 dans les Bouches du Rhône et le Var. Mais en 2001, quasiment aucune graine n'a été libérée après feu, et ces sites ont été abandonnés. Dans chaque feu étudié, les sites comportent différentes densités de pin d'Alep adultes (> 40 ans), allant d'un couvert dense et continu à des pins dispersés (moins de 20% de couvert). Sur ces sites, trois ou quatre transects parallèles distants de 10 m ont été repérés dans des parties homogènes du peuplement, chaque transect comportant 8 à 12 quadrats de 1m² séparés de 10 m et matérialisés par des piquets. Au total, 680 quadrats ont été suivis. Sur l'un des sites, nous avons aussi installé des transects perpendiculairement aux lisières dans une clairière rectangulaire large de 40 m,

pour confirmer les distances de dissémination des graines, et suivi visuellement puis mesuré le trajet de plusieurs centaines de graines libérées spontanément. Nous avons aussi vérifié ces résultats d'observations aléatoires de chute de graines, et ceux acquis grâce aux comptages au sol, en provoquant artificiellement des chutes de graines, le lendemain des incendies, nous avons frappé des cônes juste ouverts situés entre 10 et 12 m de haut avec des perches, et suivi précisément le trajet des graines libérées, par vent faible et par vent fort. Sur tous les transects, les graines ont été comptées au sol chaque jour durant 1 à 2 semaines dès le jour du feu ou son lendemain, tant que de nouvelles graines étaient observées. Le comptage a différencié les graines encore ailées des graines désailées. Les mesures se sont faites dans les quadrats à l'aide d'un cadre en bois, lui-même divisé en 16 sous-quadrats pour faciliter et fiabiliser le comptage. Ces quadrats ont ensuite été suivis durant 1 à 2 ans pour la germination des graines et la survie des semis. Sur l'un des sites, une récolte a été effectuée au troisième jour après le feu pour faire des tests de germination. Nous avons différencié, parmi les graines ailées, celles qui étaient encore libres en surface de celles qui étaient en partie ou totalité enfoncées (« plantées ») dans le substrat, dans des anfractuosités du sol ou des trous, et avaient peu de chance de se déplacer.

Au cours des comptages de graines au sol durant des journées venteuses, nous avons constaté que celles-ci se déplaçaient fréquemment, entrant ou sortant des quadrats durant la mesure. Nous avons donc installé un dispositif de suivi des déplacements de graines au sol, dans trois zones proches se différenciant par l'intensité du feu : d'une part intensité faible, ayant brûlé toute la végétation mais sans la consumer entièrement, préservant une partie du feuillage haut, les souches des herbacées et de nombreuses petites tiges du sous-bois formant de gros fragments résiduels ; d'autre part intensité maximale, ne laissant quasiment aucune trace de végétation au sol, consommant quasiment tous les ligneux y compris leurs souches, à l'exception des troncs de plus de 5 cm de diamètre, et produisant un dense tapis de cendres et petits charbons remplissant les aspérités du sol et en partie les trous ; enfin un niveau intermédiaire, dans lequel il reste des chicots et troncs de ligneux et aucun reste d'herbacées, mais où de nombreuses souches sèches et leurs racines se

sont consommées, formant des trous. Au cours d'une journée de vent fort (moyenne 50 km/h avec rafales dépassant 70 km/h), deux jours après un feu, deux ou trois aires de départ de 1m² ont été délimitées pour chaque zone. Des graines ailées récoltées dans les environs, marquées à la peinture fluorescente rouge et séchées, y ont été déposées (100 à 120 dans chaque aire, 1100 au total). Nous avons ensuite suivi le temps de résidence des graines dans les aires de départ, les distances parcourues par celles qui se déplaçaient, et noté les conditions d'arrêt de celles qui ont pu être retrouvées.

Mesures de température sur et dans le sol, et dans l'air, et mesures de lumière et de vent

Les températures en surface et dans les couches superficielles du sol, de quelques millimètres à quelques centimètres de profondeur, ont été mesurées à l'aide de deux types de sondes thermiques : (1) des sondes de précision (+/- 0.1°C), d'un diamètre de 2 mm et d'une longueur de 3 cm, ou (2) des sondes moins précises (+/- 0.5°C) mais d'une longueur d'un demi-cm, donc plus faciles à positionner précisément, reliées à un écran à lecture manuelle. Les mesures de lumière ont été réalisées à l'aide de solarimètres (d'une longueur de 50 cm), et de pyranomètres de précision (diamètre du capteur 5 cm), ces derniers servant aussi à calibrer les mesures des solarimètres. Dans chaque site, le vent a été mesuré à 1m du sol à l'aide d'anémomètres horizontaux à godet. Pour une parfaite synchronisation, sondes thermiques de précision, solarimètres et anémomètres étaient reliés aux mêmes centrales d'acquisition enregistrant les données toutes les secondes, et les moyennant dans notre cas sur une minute. Les 18 solarimètres et les pyranomètres ont été intercalibrés dans des conditions de plein découvert, puis de couvert homogène (ombrière), et leurs données ont été automatiquement transformées dans les centrales par leur coefficient de calibration. Les sondes thermiques ont également été intercalibrées dans des conditions homogènes de températures variant de 30 à 70°C, et n'ont pas montré de différences significatives. Les mesures ont été réalisées en trois phases :

– au départ directement en forêt brûlée dans les conditions naturelles, les petites

sondes thermiques étant disposées à différentes expositions et pentes sur le sol ou à quelques millimètres de profondeur, pour une première approximation des régimes thermiques suivant l'heure et le couvert rémanent ;

– puis en raison de l'hétérogénéité du sol (nature, texture, teneur en éléments grossiers) et de l'intensité du feu, produisant des conditions très variables de couleur et de texture en surface, nous avons ensuite fait en milieu naturel des mesures dans des bacs métalliques rectangulaires standardisés (40x30x5 cm). Posés au sol, ils étaient préalablement remplis de matériaux identiques au sol naturel (texture fine pure ou mélange avec des cailloux) et couverts au besoin de cendres et charbons tamisés de texture et couleur homogènes. Les bacs étaient intercalés en conditions homogènes, et ont montré des différences moyennes dépassant rarement 1°C sur plusieurs heures. Les sondes de précision étaient disposées au milieu de ces bacs, en affleurement ou à différentes profondeurs. Les solarimètres étaient alors placés par couples de part et d'autre des bacs. Nous avons ainsi mesuré les variations de températures sur quelques heures (en milieu de journée) ou des journées entières, dans différents peuplements moyennement ou peu brûlés (mais ayant perdu la totalité de leurs feuilles ou aiguilles), représentatifs des types de végétation de Provence : pinèdes plus ou moins âgées et denses avec ou sans sous-étage feuillus, peuplements de chêne, garrigues. Dans chaque cas, six bacs étaient installés dans le peuplement, et un bac de contrôle, un pyranomètre, deux solarimètres et un anémomètre étaient installés en plein découvert à proximité immédiate, afin de mesurer le rayonnement solaire maximal et les températures correspondantes. Des petites sondes thermiques étaient également installées dans certains cas à l'ombre, tous les 20 cm le long d'un piquet de 1,30 m de haut pour mesurer la température de l'air. Le diamètre et la hauteur des arbres, et la surface terrière, ont été mesurés dans le rayon d'influence des ombres portées sur les bacs. Pour ces mesures de lumière sur la durée, les bacs et solarimètres devaient être installés autour et à proximité (rayon de 5 à 10 m) des centrales de mesure, et ne pouvaient couvrir toute la variabilité des peuplements. Nous avons donc réalisé dans différents peuplements plus ou moins brûlés, eux aussi représentatifs de la végétation méditerranéenne, des

mesures ponctuelles de la lumière au ceptomètre en milieu de journée, suivant une grille systématique de 5x5m (entre 30 et 100 mesures), pour évaluer de façon plus fiable la densité moyenne du couvert ;

– ensuite, nous avons mesuré en forêt et hors forêt, dans les mêmes bacs remplis de terres et couverts de cendres, en éliminant parfois l'effet du vent par des bâches, les différences de températures au sol et en profondeur en fonction de la pente et de l'orientation, de la nature, de la texture et de la couleur du sol ou des cendres. Nous avons également testé l'effet d'un tapis plus ou moins dense d'aiguilles de pin, reproduisant la chute rapide au sol des aiguilles de pin non brûlées mais mortes. La densité des couverts d'aiguilles (15 à 80% de recouvrement) a été calculée et ajustée par analyse d'image sur la partie centrale des bacs, après un traitement contrastant permettant d'extraire le nombre relatif de pixels correspondant aux aiguilles. Les graines se déplaçant avec le vent ont de fortes chances d'être arrêtées par les nombreux cailloux qui tapissent fréquemment la surface du sol dans les zones méditerranéennes. Elles risquent donc de se retrouver contre ou à proximité de l'un d'eux après avoir perdu leur aile. Ces cailloux ont des ombres portées qui peuvent protéger les graines lors des plus fortes chaleurs, en particulier dans les zones dominées par le mistral qui les pousse surtout sur leurs faces nord. Mais les cailloux sont susceptibles de chauffer fortement au soleil, surtout s'ils sont noircis par le feu. Nous avons donc évalué l'effet des éléments grossiers du sol : soit en comparant la température à leur surface quand ils étaient juste affleurants, à celle du sol voisin, soit en mesurant l'effet local de leur ombre lorsqu'ils dépassent de la surface, en fonction de leur taille, et l'effet de leur inertie et conduction thermiques sur la transmission de chaleur aux graines qui peuvent être en contact avec elles et dans le sol. Pour l'effet d'ombrage, nous avons choisi des éléments de 1, 3 et 5 cm de diamètre, de forme arrondie mais présentant une face un peu plus plate pour pouvoir placer les sondes thermiques totalement dans leur ombre au moins quelques heures. Pour les deux tailles supérieures, les sondes ont été placées soit au contact du cailloux (effet ombre + contact), soit à 5 mm de celui-ci (effet ombre seul) ;

– pour finir nous avons utilisé en laboratoire un dispositif d'éclairement artificiel, à l'aide de neuf lampes de forte puissance

reproduisant la lumière du jour ou d'un spot puissant, pour déterminer hors de toute perturbation la relation entre intensité lumineuse et température du sol, et répété certaines des expériences précédentes. L'effet d'un vent contrôlé produit par un ventilateur a également été testée.

Exposition des graines à différents régimes thermiques

Nous avons testé la résistance des graines de pin d'Alep aux régimes thermiques observés sur le terrain. Les graines proviennent de récoltes réalisées au sol par nous-même en forêt, le matin suivant le jour d'un incendie, donc avant que la température ne s'élève. Ces graines ont donc subi dans les cônes le léger choc thermique de l'incendie, comme celles qui germent dans la nature. La récolte s'est faite sous un grand nombre d'arbres différents et éloignés les uns des autres (plus de 30), puis les graines ont été désaillées et brassées pour homogénéiser l'ensemble, avant d'être séparées en lots de 100 à 300 graines. Chaque lot a été pesé pour vérifier leur homogénéité, et aucune différence significative n'a été constatée (+/- 5% pour les lots de 100 graines, +/- 2% pour les lots de 300).

Les graines ont été mélangées à un tapis de cendres et micro-charbons homogénéisé par tamisage à 0,5 mm et brassage, d'une épaisseur quelques millimètres, dans la moitié centrale des mêmes bacs métalliques de 40x30 cm que ceux utilisés pour mesurer la température. Ce lit de cendre reposait sur une couche de terre de 5 cm d'épaisseur prélevée en forêt sur les lieux de l'incendie, de texture argilo-limoneuse et accompagnée de 20 à 25% de graviers et petits cailloux calcaires. La 19 juillet, les bacs ont été posés à l'horizontale sur le sol en zone brûlée sans restes végétaux, en limite sud d'un peuplement pour éviter toute ombre de la végétation rémanente. Ils étaient donc dans des conditions d'ensoleillement maximal mais d'humidité et température naturelles. Le vent était partiellement contrôlé par des brise-vents pour éviter que les cendres ne soient emportées par des rafales trop fortes. Des sondes thermiques de précision ont mesuré la température en continu dans quatre bacs au niveau des graines (dans les premiers millimètres de cendre), cette température étant contrôlée à chaque visite par des thermomètres mobiles. Il n'a pas plu durant la période d'exposition.

Huit durées de traitement en nombre de jours ont été testées : 0 (témoin), 1, 2, 4, 7, 14, 21 et 35 jours, soit jusqu'à 5 semaines. Les conditions de température ont été très homogènes durant les 2 premières semaines, puis sont devenues plus irrégulières, avec un à deux jours par semaine présentant des baisses sensibles de température, durant une partie ou la totalité de la journée (nuages ou vent). Globalement, les traitements de durée inférieure ou égale à 14 jours ont subi un nombre de cycles de températures élevées correspondant à la durée du traitement. Les traitements de 21 et 35 jours correspondent à des durées de respectivement 19 et 30 jours de températures élevées. Les températures maximales des jours non nuageux oscillent entre 67 et 72 °C, avec une moyenne à 70°C, des valeurs supérieures à 60°C durant 4 à 6 heures par jour et supérieures à 70°C de 1 à 4 heures. Les jours plus ou moins nuageux, la température maximale n'a pas dépassé 65°C, a été de 61 °C en moyenne, ne dépassant 60°C que quelques heures par jours (1 à 4 heures), souvent en plusieurs phases.

Germination des graines

Les tests de germination étaient réalisés dans une pièce à température constante (20°C +/- 1°C) et humidité contrôlée de 80% (+/-2%). Les graines ont été semées directement après les traitements thermiques, sans pré-germination, sur du papier buvard imbibé par des mèches baignant dans une eau traitée au fongicide pour éviter le risque de moisissures, et maintenant les graines humides. Elles étaient mélangées à une mince couche de sable fin les enserrant, sans les couvrir entièrement pour assurer la surveillance, les humidifiant par contact sur une grande partie de leur surface. Elles ont été humectées au départ avec le même liquide par pulvérisation, cette pulvérisation étant répétée une fois par semaine. Nous avons considéré comme germées les graines ayant développé une radicule d'au moins 5 mm. Ces graines sont retirées du lot et mises de côté dans des conditions identiques pour suivre leur développement. Les semis issus de cette germination ne sont considérés comme viables que lorsque les cotylédons et les deux premières feuilles sont déployés. On suit individuellement le temps de déploiement des semis depuis la date de germination.

Résultats

La pluie de graines du pin d'Alep

La pluie de graines se déclenche entre 2 et 4 heures après le feu, et elle augmente rapidement : 5 à 10% des graines tombent dans les premières 24 heures. Le pic est atteint entre le 2^e et le 4^e jour, (60 à 75% des graines) puis la chute diminue régulièrement pour disparaître entre le 6^e et le 8^e jour (Cf. Fig. 1). Il n'y a quasiment plus de graines ailées 9 jours après le feu, même si des chutes sporadiques (moins de 5% du total) se produisent durant plusieurs semaines à plusieurs mois, à l'occasion de coups de vent ou lors du décortilage de cônes par des animaux (écureuils, oiseaux). Les ailes se détachent des graines surtout à partir du 2^e jour après la chute, et le plus souvent entre 3 et 5 jours.

L'observation des cônes dans les arbres montre que toutes les graines ne sont pas libérées, en particulier celles situées à la base du cône. Un autre phénomène participe à la dispersion des semences : la chute des cônes. Les branches qui ont été presque totalement consommées sont très fragiles et peuvent céder à cause du vent ou des choc entre houppiers. Les cônes portés par ces branches tombent au sol et libèrent souvent, à cause du choc, un nombre important de graines sur une faible surface. Si le terrain est en pente, ces cônes peuvent rouler et disperser leurs graines sur des surfaces plus importantes. Bien que ce phénomène se produise généralement dans les premiers jours après le feu, il peut libérer des graines restées coincées dans les cônes plusieurs mois après le feu.

Sur l'ensemble des 17 sites suivis et des 680 quadrats, une moyenne de 76 graines/m² (de 26 à 170) a été déposée. Les variations spatiales au sein d'un site et les variations entre peuplements a priori similaires sont

importantes. Les maximum et minimum par quadrats ont été respectivement de 220 et 3 graines/m². Une relation a pu être établie entre la densité des peuplements et l'intensité de la pluie de graine (Cf. Fig. 2). Le nombre moyen de graines tombées augmente régulièrement avec la densité des peuplements, depuis des arbres dispersés (46 graines/m²) jusqu'à des peuplements assez fermés mais sans concurrence excessive (91 graines/m²), les branches donnant encore des cônes dans la partie moyenne des houppiers. Lorsque le peuplement est extrêmement dense et que les houppiers sont réduits à une faible fraction de la hauteur des arbres, en sur-concurrence, ils produisent peu de cônes par arbre et uniquement sur les branches les plus hautes. La pluie de graines diminue alors significativement. La figure 2 confirme la forte variabilité des pluies de graines à densités comparables.

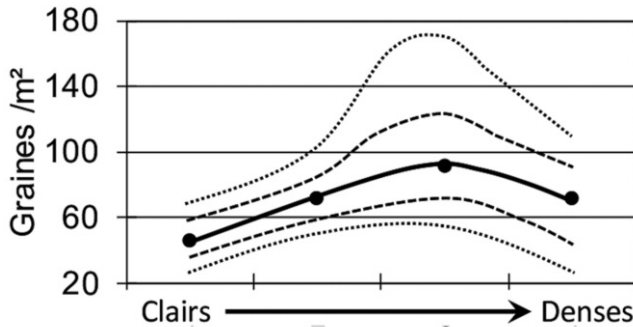
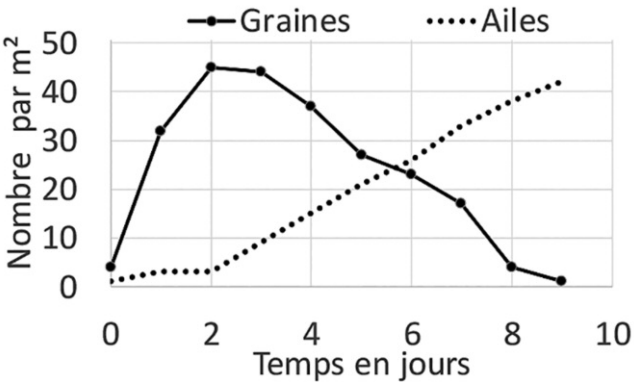
La distance parcourue par les graines

Les observations réalisées pendant la pluie de graines, et sur les transects en limite de peuplement, montrent qu'en absence de vent fort (≤ 40 km/h) les graines parcourent peu de distance en volant avant de toucher le sol (Cf. Fig. 3). Une forte proportion ($\sim 90\%$) tombe dans un rayon de 10 m autour de l'arbre mère. Ces résultats attendus confirment les données publiées antérieurement.

En période de vent fort (50-70 km/h), en provoquant le départ des graines avec des perches, nous avons pu mesurer des distances de dissémination de 10 à 80 m à partir d'arbres isolés et dans un peuplement peu dense. Le nombre de graines dépassant 50 m est faible ($<15\%$). Les phénomènes de turbulence derrière les houppiers sont forts et réduisent en moyenne la distance de dissémination, tout en accroissant la distance de dissémination d'un petit pourcentage de

Fig. 1 (à gauche) :
Pluie de graines moyenne et séparation de l'aile sur 17 sites des Bouches-du-Rhône.

Fig. 2 (à droite) :
Intensité de la pluie de graines en fonction de la densité des peuplements de pin d'Alep adultes, de très clairs (arbres dispersés) à très denses (surconcurrence). Les courbes en tirets indiquent l'écart-type, les pointillés les maximums et minimums observés.



graines emportées plus en hauteur par les tourbillons. Dans un peuplement plus dense, la réduction de la vitesse du vent, les turbulences et l'interception par les obstacles réduisent la distance moyenne de dissémination même par vent fort. Sur la figure 3, l'asymétrie de la distribution des graines provient sans doute de la fraction transportée à plus de 20 m de la lisière de gauche par le vent dominant, en vol ou sur le sol, notamment lors de rafales. Une partie de ces graines ont été piégées par la végétation rémanente de la lisière opposée, et l'affaiblissement du vent au niveau de cette lisière.

Les graines arrivées au sol ne sont pas forcément arrivées à leur destination finale. Environ 80% des 1100 graines marquées à la peinture sur les aires de départ contrôlées les ont quittées dans un délai de six heures (Cf. Fig. 4) avec un vent moyen de 50 km/h et des rafales à plus de 70 km/h, ce qui est fréquent les jours de mistral. Ce temps de départ a été très homogène à la fois entre les différents transects et dans le temps (10 à 15% par heure).

La distance parcourue au sol par les graines au cours de ces 6 heures de suivi varie beaucoup suivant la rugosité des transects (Cf. Fig. 5). Seules 35 à 55% des graines ailées marquées ont pu être suivies ou retrouvées. Les autres ont en grande partie perdu en chemin leurs ailes que l'on a retrouvées sans savoir si la graine était à proximité. Il est possible que dans le transect lisse, certaines graines aient été emportées plus loin que la limite que nous avons fixée en nous basant sur des observations préliminaires (90 m). Sur le transect « lisse », 15% des graines n'ont parcouru que 5 à 10 m, 5% de plus jusqu'à 15m, puis on note des graines réparties plus ou moins régulièrement (1 à 2% toutes les tranches de 5 mètres) jusqu'à

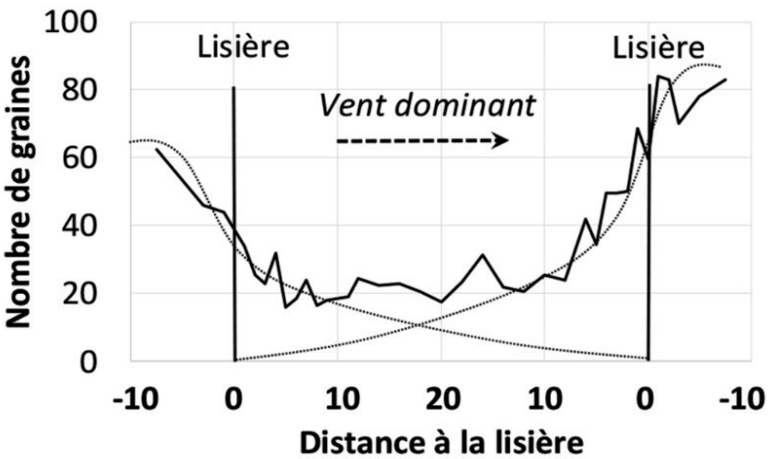


Fig. 3 (ci-dessus) :
Nombre moyen de graines tombées par mètre carré suivant la distance aux lisières. Les courbes en pointillé indiquent le profil moyen à partir de chaque lisière.

90 m. Dans le transect rugueux, on observe un pic de dissémination dans les 5 premiers mètres, puis une chute forte entre 5 et 15 m, et plus loin seulement quelques graines isolées ne dépassant pas 40 m. Dans le transect intermédiaire, beaucoup de graines ont été interceptées et enfouies dans les trous de souches et racines consumées, que le vent a en partie comblés de cendres. Cela a limité leur déplacement, et seule une petite fraction des graines a été retrouvée, empêchant d'en tirer des conclusions. On peut cependant supposer que les distances parcourues n'ont en moyenne pas été très longues.

Durant ces mesures, nous avons observé fréquemment un mécanisme particulier d'enfouissement des graines. Les graines sont pointues et plus lourdes que l'aile ; en se déplaçant elles ont tendance à se piquer verticalement ou en biais dans le sol dès qu'elles rencontrent une anfractuosit  dans la texture du substrat. Si cette anfractuosit  est peu profonde, une rafale de vent peut remobiliser rapidement la graine attach e   l'aile et les emporter plus loin. Si cette anfractuosit  est plus profonde que la moiti  de la longueur de la graine, ou si le substrat est mou

Fig. 4 (  gauche) :
Pourcentage de graines restant sur les aires de d part en fonction du temps en heures (moyenne et valeur des trois transects).

Fig. 5 (  droite) :
Distance parcourue par les graines sous l'effet du vent, entre l'aire de d part et leur position au bout de 6 heures, suivant la nature du transect (lisse ou rugueux).

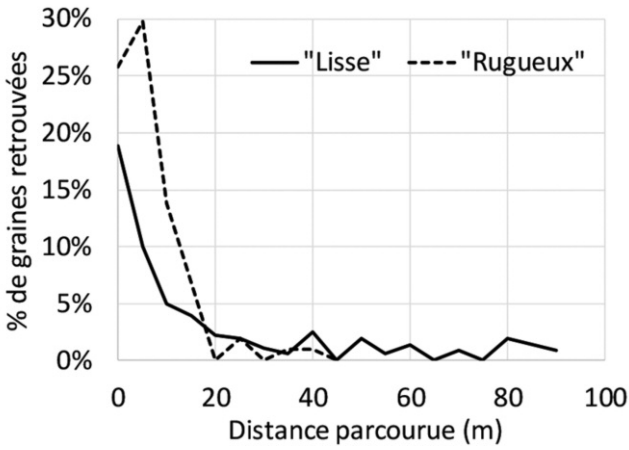
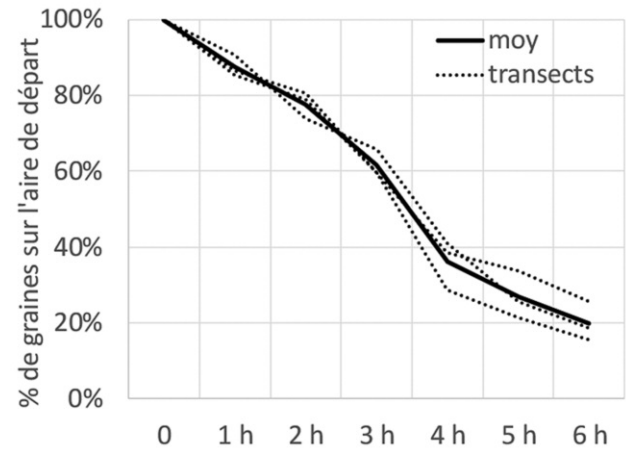


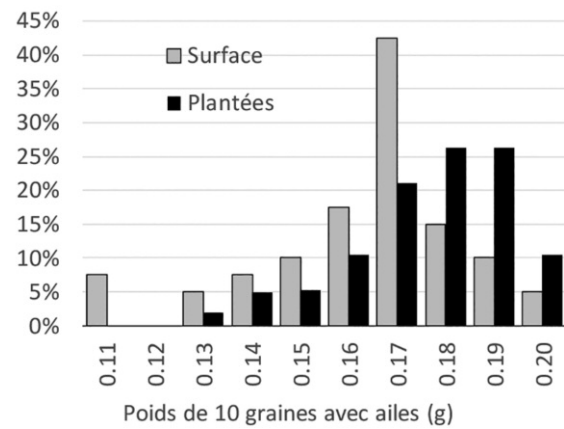


Photo 1 (ci-dessus) :

Graine plant e verticalement dans une anfractuosit  du substrat et graine pos e horizontalement sur le sol noirci.

Fig. 6 (  droite) :

Distribution des poids des graines r colt es trois jours apr s un feu suivant qu'elles soient plant es (effectif 190) ou rest es en surface (effectif 490).



(tapis de cendres par exemple), le vent fait tourner et battre l'aile, ce qui comme une foreuse tend rapidement   l'enfoncer plus profond ment. Celle-ci ne pouvant ensuite plus  tre d log e de ce trou o  elle s'est piqu e ou qu'elle a creus  elle-m me, les rafales de vent finissent par d tacher l'aile sous l'effet des contraintes m caniques. Ind pendamment des obstacles qui peuvent subsister   la surface du sol (souches, herbac es, branches tomb es, cailloux) et contre lesquelles le d placement des graines peut venir buter, ce ph nom ne explique pourquoi les graines parcourent moins de distance avec le vent sur les sols « rugueux », notamment quand de nombreux micro-charbons se m lent aux cendres   la surface du sol.

Les mesures de graines « plant es » avec leurs ailes, compar es aux graines encore mobiles, pos es horizontalement sur le sol, ont montr  une diff rence significative de poids. Logiquement, les graines les plus lourdes tendent   se planter plus rapidement (Cf. Fig. 6), les diff rences entre les distributions de poids et les moyennes  tant significatives ($P < 5\%$).

Enfin, lors des suivis de la pluie de graines, nous avons observ  r guli rement la

pr dation de graines de pin d'Alep par des fourmis. Nous avons quantifi  ce ph nom ne dans un de nos transects, en comptant le nombre de graines ail es, de graines non ail es et d'ailes libres sur le passage duquel se trouvait une grosse fourmili re. En deux jours, les fourmis ont r colt , d sail  et enterr  90% des graines tomb es dans un rayon de 5 m autour de la fourmili re, soit plusieurs milliers. Le d sailage  tait r alis  en tirant la graine en force et en la remuant vigoureusement   l'int rieur d'un des trous d'entr e, alors que l'aile  tait coinc e   l'ext rieur.

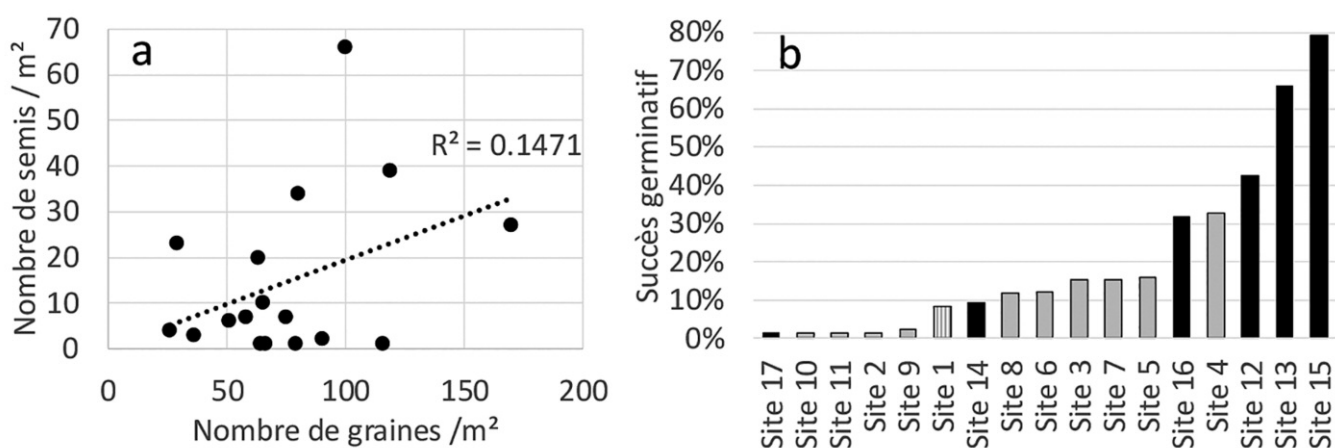
Dans les feux de petite taille, des oiseaux ont aussi r guli rement r colt  des graines au sol, mais nous n'avons pas quantifi  cette pr dation.

Temps et pourcentage de germination des graines tomb es apr s le feu

Le nombre de semis apparus 4 mois apr s le feu dans nos 17 sites montre une relation faible avec le nombre de graines tomb es (Cf. Fig. 7a), et une tr s grande variabilit  intra- et inter-sites (Cf. Fig. 7b). Il varie de 1   66

Fig. 7 (ci-dessous) :

Nombre de semis apparus 4 mois apr s le feu en fonction du nombre de graines tomb es (7a) et succ s germinatif par site et par zone (7b) avec les Alpilles en noir, Peynier en gris et Rousset (site 1) en hachur .



par m², avec des pourcentages de succès apparent allant de 0.9% (1 semis pour 116 graines) à 79% (23 semis pour 29 graines). Dans les Alpilles comme dans la région de Peynier, on trouve à proximité l'un de l'autre des sites quasiment sans semis (1%) et à faible succès de germination, et des sites ayant les meilleurs succès en valeur absolue (30 à 66 semis) comme en pourcentage de germination (33 à 79%).

Il n'y a pas eu de germinations dans l'hiver suivant le feu, mais quelques semis (1 à 4/m²) sont apparus l'année suivante, au début du printemps (mars-avril) dans de nombreux sites, et en début d'été jusque début août notamment dans les Alpilles suite à des pluies. Peu de semis sont apparus à l'automne n+1. Ils étaient très dispersés, et seuls quelques sites en ont bénéficié. La troisième vague de germination a été plus importante et s'est déroulée au printemps de l'année n+2, soit un an et demi après le feu. Dans les Alpilles, elle a représenté suivant les sites entre 5 et 50% des semis vivants au comptage d'avril, atteignant régulièrement plus de 5 et parfois plus de 10 nouveaux semis par m². L'apport de ces nouveaux semis est donc important pour la réussite de la régénération, en complétant des endroits d'où la majorité des semis de l'année précédente avaient disparus à cause de l'été très sec ou en l'hiver. Toutefois, cette germination n'atteint jamais le niveau de la première.

Energie solaire maximale reçue

L'énergie globale reçue perpendiculairement au soleil dans la zone méditerranéenne française est théoriquement proche de 1000 watts/m² durant les mois d'été, à basse altitude. Cette énergie augmente légèrement avec l'altitude, de quelques pourcents par tranche de 1000 m, en raison d'un moindre filtrage par l'atmosphère. Elle est d'abord modulée par la pente et l'orientation, et atteint son maximum en versant sud quand le soleil est au plus haut (14h en heure d'été). Le tableau I donne l'intensité d'éclairement (en Watts/m²) et le ratio d'énergie correspondant pour les orientations nord et sud suivant trois degrés de pente et pour trois dates clefs de la saison chaude (solstice, mi-été et équinoxe).

On voit ainsi que les situations horizontales sont très proches du maximum au solstice (98%) et encore chaudes aux équinoxes

(82%). L'énergie reçue sur les pentes nord diminue très vite avec la pente, et d'autant plus vite que l'on s'éloigne du solstice d'été. Mais une pente de 25° plein nord au solstice reçoit autant d'énergie (71%) qu'un terrain horizontal à l'équinoxe, et peut donc être considérée comme assez chaude en début d'été. Les expositions est et ouest peuvent recevoir quasiment la même énergie maximale que les situations au sud ou horizontales, en milieu de matinée et d'après-midi respectivement.

Températures au sol

En milieu contrôlé au laboratoire, la température au sol sur un tapis de cendre, ou sur un mélange de cendres et petits charbons, est parfaitement corrélée à l'intensité lumineuse reçue. La relation est linéaire ($r^2 = 99.7$) et représente 6.9°C pour une variation de 100W/m². Cette température atteint 85 °C pour 930 W/m², qui représente une énergie proche du maximum habituellement mesuré en milieu naturel dans le sud de la France. Mais en milieu naturel, on n'atteint jamais de telles températures au sol car cette relation est modifiée par de très nombreux facteurs que nous détaillons ci-dessous. La plus forte température mesurée en forêt durant nos expériences a été de 76°C.

Effet de l'exposition et de la pente

Avec la course du soleil dans le ciel, c'est l'est qui est l'exposition la plus chaude le matin, le sud en milieu de journée et l'ouest en fin d'après-midi. Ces variations se traduisent par des variations importantes de la température au sol sur des zones incendiées, comme le montre la figure 8.

Tab. I :
Partie gauche, énergie reçue au sol par mètre carré dans la région méditerranéenne française à midi - heure solaire - en fonction : de l'exposition la plus chaude (sud = S) et la plus fraîche nord = N et de la pente ; Partie droite, ratio de l'énergie reçue par rapport à son maximum théorique (1000 W/m², 100%) à basse altitude.

		Energie reçue W/m ²			Ratio d'énergie reçue		
		solstice	mi-été	équinoxe	solstice	mi-été	équinoxe
Angle soleil		70°	60°	44°	70°	60°	44°
Pente	S 30 °	985	1000	966	98%	100%	97%
	S 20 °	1000	985	906	100%	98%	91%
	S 10 °	985	940	819	98%	94%	82%
	Horiz 0	940	866	707	94%	87%	71%
	N 10°	866	766	574	87%	77%	57%
	N 20°	766	643	423	77%	64%	42%
	N 30°	643	500	259	64%	50%	26%

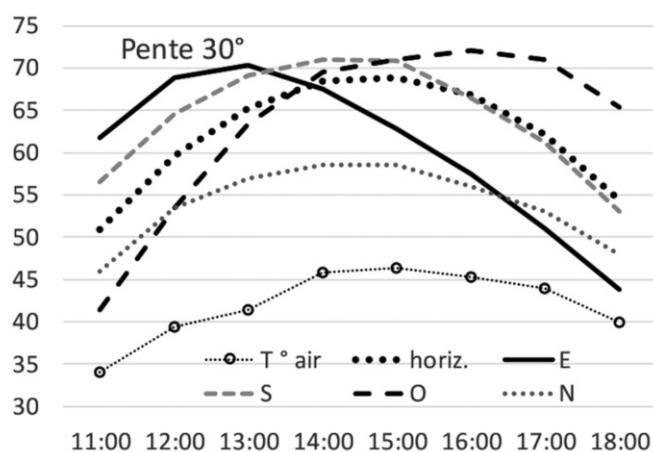
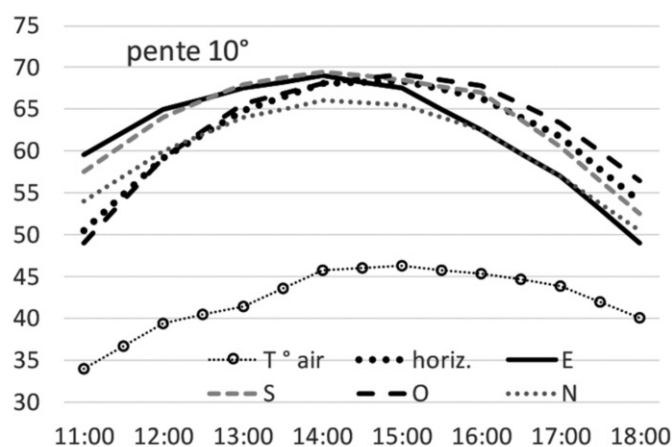


Fig. 8 :

Températures au sol un 21 juillet suivant l'exposition (quatre points cardinaux) et la pente (horizontale, 10 et 30°), sur dans un tapis de cendre, dans les conditions contrôlées de bacs métalliques, par temps très clair, avec peu de vent et sans couvert végétal haut. Une pente de 20° (non représentée ici) donne des résultats parfaitement intermédiaires entre 10 et 30°. Les courbes ont été lissées des micro-irrégularités (de l'ordre de 1 à 2°C maximum) liées aux variations du vent et de la nébulosité. La température ambiante est prise à l'ombre à 1,30 m du sol.

Fig. 9 :

Variation de température au sol sur une zone brûlée en fonction de l'énergie lumineuse lors de brefs passages nuageux.

Mi-été à 14h (midi solaire), entre les expositions sud /30° et horizontale, la différence d'énergie reçue est de 13% (Cf. Tab. I) soit 104 W/m², et la différence de température de 2.8°C ; entre horizontale et nord /30°, la différence est de 37% soit 296 W/m² pour une différence de 10°C. De façon générale sur nos mesures, la variation de température liée à l'exposition dans les heures chaudes suit une pente de 2.7 à 3.5 °C pour 100 W/m². Pour la montée de température le matin dans les quatre heures qui précèdent le midi solaire, et la descente de température l'après-midi dans les quatre heures qui suivent, en situation horizontale, les mesures sur plus de 20 journées différentes d'été indiquent des variations respectives de 4.6 °C et 3.3°C pour 100W/m². La différence entre ces deux vitesses de variation est liée d'une part à l'élévation rapide le matin de la température de l'air, et d'autre part le soir à la descente plus lente de la température de l'air et à l'inertie thermique du sol.

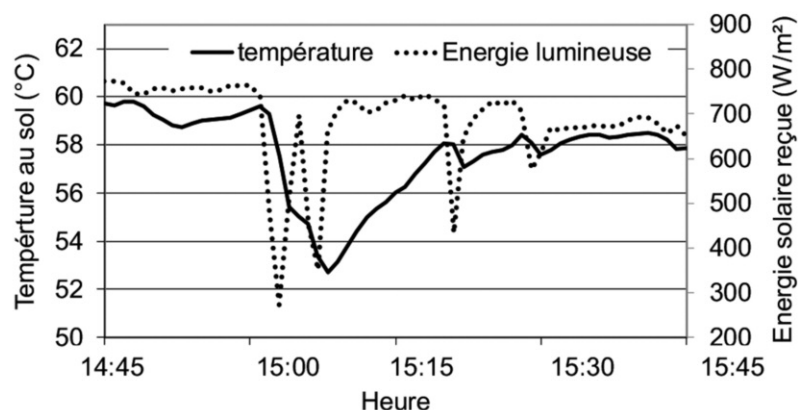
Les variations de nébulosité et les passages nuageux modulent plus ou moins fortement l'énergie reçue. En raison de l'inertie thermique du sol, et dans une moindre mesure de celle de l'air, ces modulations doi-

vent être suffisamment longues (plusieurs minutes), pour avoir un effet significatif, et la température ne remonte ensuite que progressivement, comme le montre la figure 9.

Dans cet exemple, la variation de température de courte durée liée aux petits nuages est d'environ 1.5°C pour 100W/m². Les passages nuageux durables, ou une forte nébulosité continue, entraînent par contre des variations proches de ce qui est observé pour les différences d'expositions ou d'heures de la journée, ou avec des couverts rémanents assez denses avec des pentes de 3.3 à 4°C pour 100W/m².

Effets de la température de l'air et du vent

La température de l'air et le vent jouent un rôle clef dans les maximales atteintes au sol. En effet, une forte dissipation de l'énergie du sol se produit par échange avec l'atmosphère au niveau de la couche limite. Plus l'écart de température entre l'air et le sol est important, plus cette dissipation est forte. Au cours de nos expériences, la température de l'air dans les 10 cm au-dessus du sol brûlé dans une zone incendiée de grande taille a fréquemment dépassé 50°C, et a atteint au maximum 55°C. La température à l'ombre à 1,30 m dans les mêmes conditions dépasse 40°C dès que le vent est faible et peut atteindre 50°C. Une couche d'air à 50°C ou plus près du sol lui permet d'atteindre des températures très fortes (> 70°C) sous l'effet du soleil, car il ne le rafraîchit que peu. Cet air très chaud, combiné avec l'inertie thermique du sol, atténue aussi fortement les baisses de températures lors des réductions temporaires d'intensité lumineuse, car la température au sol se rapproche alors beaucoup de cette température de l'air. Avec des tempéra-



tures fraîches de l'air, le sol s'échauffera plus difficilement et plus lentement, et refroidira plus vite avec les baisses d'éclairement. La figure 10 illustre les températures au sol les plus extrêmes que nous avons mesurées sur le terrain, par une journée très chaude en absence de vent : températures de l'air près du sol de 55°C. Elle montre aussi que la température ambiante qui continue d'augmenter dans l'après-midi, et l'accumulation de chaleur dans le sol lui-même, permettent des températures de surface supérieures à l'ouest dans l'après-midi qu'au sud en milieu de journée.

En brassant l'air, même faiblement, le vent empêche la constitution d'une couche extrêmement chaude au contact du sol. C'est ce qui explique notamment qu'on n'atteint jamais sur le terrain les valeurs extrêmes (85°C pour 930W/m²), ni les variations fortes, obtenues en laboratoire. Le vent amène aussi de l'extérieur de la zone brûlée un air qui est plus frais, et a d'autant moins le temps de se réchauffer sur la zone brûlée qu'elle est petite, et que le vent est fort. En laboratoire sur un tapis de cendre, un vent de 5 et 10 km/h abaisse la température de respectivement 5 et 14°C. En forêt, un vent chaud (t° 35 - 40°C à l'ombre) mesuré en plein découvert à 5, 10, 15 et 20 km/h de moyenne pendant plus de 15 mn abaisse la température du sol brûlé de 3, 5, 10 et 15 °C par rapport à une référence sans vent. Un vent plus frais (25-30°C) la fait tomber de 50% supplémentaire, soit jusqu'à 22°C pour une vitesse de 20 km/h. La différence entre le laboratoire et la forêt vient de la limitation du vent, au niveau de la couche limite, par la végétation rémanente, et par l'irrégularité du microrelief et de la surface du sol brûlé (charbons, tiges couchées, humus partiellement brûlé). La remontée rapide des températures en surface du sol entre deux rafales

contribue aussi à maintenir une température plus élevée qu'avec un vent très régulier. Les variations du vent à l'échelle de quelques minutes sont très corrélées aux variations de température au sol, mais ces dernières sont limitées à quelques degrés, et en léger décalage à cause de l'inertie thermique du sol, comme le montre la figure 11. Les variations fortes du vent moyen au cours d'une journée ont de ce fait plus d'importance.

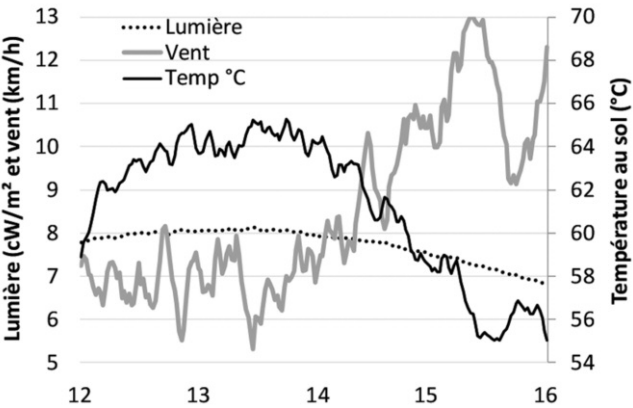
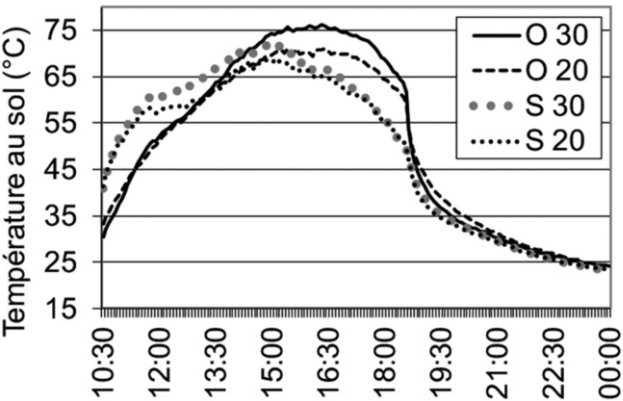
L'importance du vent est aussi illustrée par des mesures réalisées dans un jeune taillis de chêne avec un dense sous-étage de garrigues, et dans des peuplements de pins jeunes assez denses ; assez fortement brûlés, ils conservaient cependant de très nombreuses tiges dressées, avec peu de branches et sans feuilles, et des refuges moins brûlés disséminés. Les températures au sol aux heures chaudes, hors ombrage, étaient supérieures de 3 à 5°C à celles du plein découvert. Cela s'explique par un vent moins fort au sol dans le peuplement brûlé grâce à la densité du peuplement rémanent, alors que les tiges brûlées, majoritairement verticales, n'interceptent que très peu de lumière.

Effet du couvert végétal rémanent après incendie

Comme pour les variations d'intensité d'éclairement liées aux nuages, les variations liées à l'ombre de branches ou de troncs n'ont d'influence significative sur la température moyenne au sol que si elles sont répétées ou durables. Pour les grosses branches et les troncs, l'occultation de la lumière directe est totale, seul subsistant le rayonnement diffus non intercepté par le couvert voisin. Pour une dimension identique, l'effet est d'autant plus fort que l'objet est proche. Ainsi au moment du midi solaire, un tronc

Fig. 10 (à gauche) : Températures au sol sur un lit de cendres, en bacs normalisés installés en forêt dans une zone brûlée et sans vent, en fonction de l'exposition (ouest = 0, sud = S) et de la pente (20 et 30°).

Fig. 11 (à droite) : Variations synchrones de la température sur un sol brûlé avec la vitesse du vent (en moyenne glissante sur 4 mn). La température baisse significativement avec l'augmentation de la vitesse moyenne du vent à partir de 13h30. L'intensité lumineuse baisse très lentement et n'explique au mieux que 30% de cette variation.



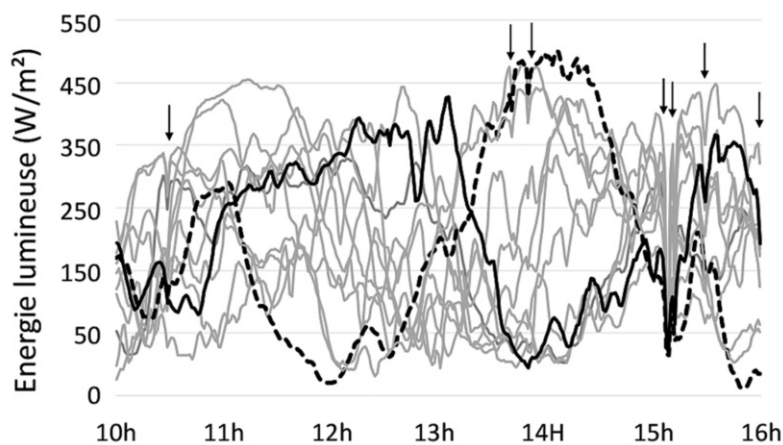
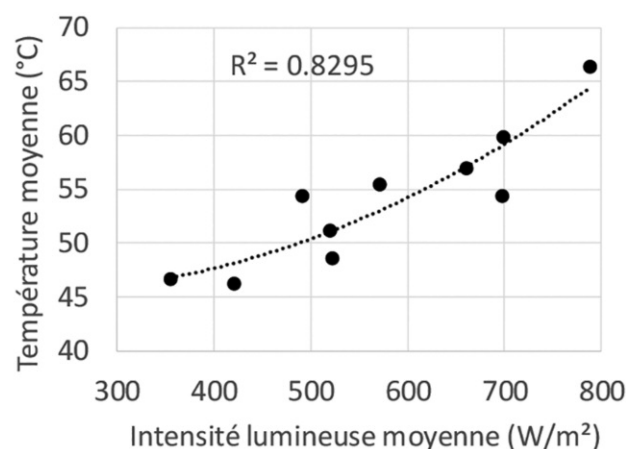
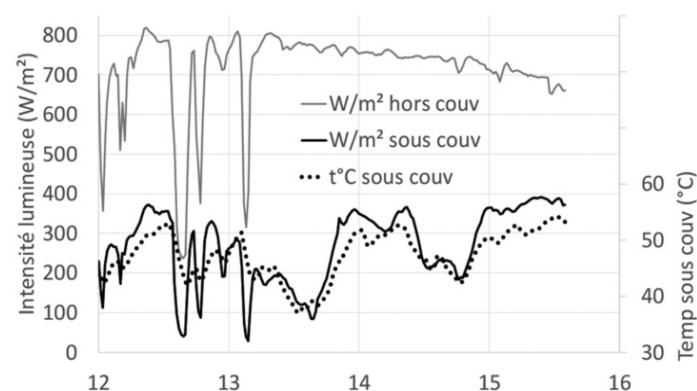


Fig 12 : Interception de la lumière sous un peuplement brûlé de pins d'Alep adultes inéquienne et multi-étagé. Toutes les aiguilles ont disparu mais les branches sont intactes, sauf les plus fines. Les courbes correspondent à 12 solarimètres différents alignés dans le peuplement à quelques mètres l'un de l'autre. Deux des solarimètres, représentatifs des variations enregistrées, ont été surlignés. L'intensité maximale hors couvert est de 870W/m², la moyenne aux heures chaudes de 820W/m², et l'interception moyenne de 71 %. Les flèches indiquent de courts passages nuageux. Le temps est un peu brumeux.

Fig. 13 (à gauche) : Variations d'énergie lumineuse reçue et de température au sol dans un peuplement brûlé de pin d'Alep adulte moyennement dense. La courbe supérieure représente l'énergie reçue hors couvert, et montre des passages nuageux.

Fig. 14 (à droite) : Variation de la température moyenne au sol en milieu de journée sur plusieurs heures (4 à 6h) dans différents peuplements brûlés en fonction de l'énergie lumineuse moyenne arrivant au sol après interception par le couvert. Les périodes de passages nuageux importants ont été exclues.

de 10 cm de diamètre interceptant la lumière à 2 m de haut produit une baisse de température durant 12 mn, de 10°C maximal. Un tronc de 30 cm de diamètre à 15 m de haut produit un effet similaire. L'interception de la lumière par les houppiers dépend surtout de la densité de leurs branches conservées. Dans les feux très violents, seules restent les grosses branches, dont l'effet est faible quand la canopée est élevée (les ombres sont très passagères et atténuées). L'interception de moyenne de la lumière peut alors être très réduite aux heures chaudes avec un soleil haut dans le ciel (<20%), même dans des peuplements initialement denses. Le matin et dans l'après-midi, les troncs ont des ombres portées plus longues et interceptent une proportion plus importante de lumière quand le soleil est plus bas sur l'horizon.



Quand toutes les branches sont intactes, l'interception moyenne de la lumière peut dépasser 50% dans les peuplements denses peu ou moyennement brûlés, comme le montre la figure 12, où elle atteint 71% entre 10 et 16h (énergie moyenne reçue = 244W/m²). La température moyenne au sol y est quasiment constante sur la journée (45°C) mais cache des variations importantes : les mesures varient de 33 à 55°C ponctuellement, et ayant dépassé 50°C durant au moins 1 heure pour chacun des 6 thermomètres installés.

La figure 13 illustre la très bonne corrélation entre l'énergie lumineuse reçue et la température au sol, dans un peuplement de pin d'Alep moyennement dense et équienne. Les passages nuageux entre 12 et 13 h sont trop courts et intermittents pour produire de fortes baisses de température. Les variations de lumière du même ordre de grandeur mais plus longues dans l'après-midi, liées au couvert de la canopée, ont un effet plus marqué et sont fidèlement suivies par la température. Bien que l'énergie reçue sous couvert après 14 h soit faible (350 à 400W/m²), la température au sol dépasse 50°C.

Sur l'ensemble de six peuplements forestiers ayant des densités très variables mais un couvert d'au moins 40%, la relation entre température et énergie reçue varie de 3 à 5°C pour 100W/m² sous couvert au cours d'une journée, que ces variations soient liées aux variations longues d'interception par le couvert ou aux variations progressives de l'intensité lumineuse reçue, hors passages nuageux de courte durée. La température maximale au sol dans ces peuplements varie de 55 à 65°C.

La relation entre température et énergie lumineuse reçue est du même ordre de grandeur entre peuplements, pour les valeurs moyennes sur plusieurs heures en milieu de



Photo 1 (à gauche) :
Pin d'Alep fortement brûlé.



Photo 2 (à droite) :
Pin d'Alep peu brûlé.

journée, qu'au sein des peuplements lorsque l'énergie lumineuse évolue dans le temps aux mêmes heures (Cf. Fig. 14). Le ratio varie entre 2.5 et 5°C pour 100W/m². Les différences s'expliquent en partie par le vent et la température ambiante au moment des mesures. Il semble que le ratio augmente quand le couvert diminue, mais cela demanderait confirmation avec un plus grand nombre de données, notamment dans les valeurs les plus hautes et les plus basses qui tirent la tendance.

Les mesures au ceptomètre ont montré qu'à végétation initiale similaire, un feu violent en cime diminuait de 50 à 70% le couvert en pinède par rapport à un feu faible ayant seulement défolié la canopée. Les mesures en chênaies donnent des résultats moins forts qu'en pinèdes, en raison notamment d'une branchaison fine moins dense : mais ces résultats sont très variables, et le nombre réduit de peuplements étudiés ne permet pas de donner une valeur fiable. Dans les peuplements très brûlés, les températures maximales au sol mesurées ponctuellement sont systématiquement supérieures à 60°C en milieu de journée, par temps clair sans vent fort, et atteignent couramment 65 à 70°C.

Effets locaux au niveau du sol

Effet de la couleur et de la nature et texture du substrat

La couleur du sol ou des cendres joue un rôle dans les températures atteintes, notamment le niveau d'albédo. Si les différences de nuances au sein des cendres jouent relativement peu dans nos essais, en raison d'une

forte hétérogénéité à l'échelle millimétrique, le noircissement de la surface du sol ou des éléments grossiers a plus d'importance, produisant des différences de température de surface de 5 à 10°C par rapport à une surface blanche ou beige (pour des éléments calcaires par exemple). Un sol noirci par la carbonisation de la matière organique ou couvert d'une pellicule très fine de cendres peut ainsi être aussi chaud dans les premiers millimètres de profondeur qu'un tapis de cendres et charbons sombres.

La texture du substrat est également importante : des cendres pures très fines (< 1 mm), de couleur grise, ont des températures de surface de 2 et 3 °C inférieures à celles de résidus de combustion plus grossiers tamisés à 5 mm ou à 10 mm et contenant donc de nombreux éléments plus grossiers et plus noirs (micro-charbons), et de 4°C inférieure à un mélange naturel non tamisé tel qu'il se présente sur le terrain : éléments de toutes tailles (entre 0.1 et 10 mm) et toute nature, cendres fines, micro charbons de feuilles et aiguilles, charbons de petites branches, débris d'humus. La différence se fait aussi en profondeur : la température perd 4 à 5°C à 5 millimètres de profondeur dans un tapis de cendres très fines pures, seulement 1 à 2°C dans un mélange plus grossier, et peut gagner entre 0 et 3°C dans un mélange grossier, naturel et aéré de cendres et éléments de toutes tailles sur un sol brûlé en forêt. A 1 cm de profondeur, la température tombe de 14°C dans un tapis de cendres fines pures par rapport à la surface, mais de seulement 7 à 11°C dans les

mélanges naturels de cendres et éléments grossiers, d'autant moins qu'ils sont aérés et hétérogènes.

La température maximale atteinte aux heures chaudes descend deux fois plus vite avec la profondeur dans un sol limono-argileux non aéré que dans le tapis de débris de carbonisation d'un peuplement incendié. Cependant sur une journée, le sol fin peut s'échauffer en profondeur. Pour une surface à 65°C, nous avons ainsi mesuré des températures de 48°C à 2 cm de profondeur.

Effet des éléments grossiers dans le sol et à l'échelle des graines

Les éléments grossiers de roches dures ont une inertie thermique importante, d'autant plus qu'ils sont gros. Dans une expérience en milieu d'été en forêt naturelle (Cf. Fig. 15), la surface des cailloux chauffe moins vite que la surface du sol brûlé le matin, rattrape son retard progressivement en milieu de journée pour rejoindre ou dépasser la température du sol en début d'après-midi, et maintenir son avance jusqu'en milieu d'après-midi. La différence est surtout sensible en versant sud, avec une différence entre cailloux et terre de + 3°C pour les maximales en début d'après-midi, et de - 3°C en versant nord le matin. Dans cet essai, la température dépasse 60°C durant plus de 6 heures en versant sud et 70°C durant presque 3 heures.

Dans une deuxième expérience similaire où les températures étaient aussi mesurées en profondeur et sur terrain plat, la montée de température était de la même façon légèrement en retard à la surface des cailloux en matinée, les cailloux ne rattrapant leur retard qu'en début d'après-midi (15h30, 65°C) et passant en tête jusqu'à 18h avec une différence de 3°C atteinte vers 17h. En

profondeur les différences suivaient les mêmes courbes relatives : les différences étaient cependant peu significatives à 5mm de profondeur (+/- 1 à 2°C d'écart maximum, pour un pic à 60°C) et plus forte à 3 cm (+/- 3°C avec un pic à 50°C). Un sol fortement caillouteux a donc un pic de température maximale et une descente de température décalées de 1 à 2 heures par rapport à un sol noirci constitué surtout d'éléments fins, ou par rapport à un tapis de cendres.

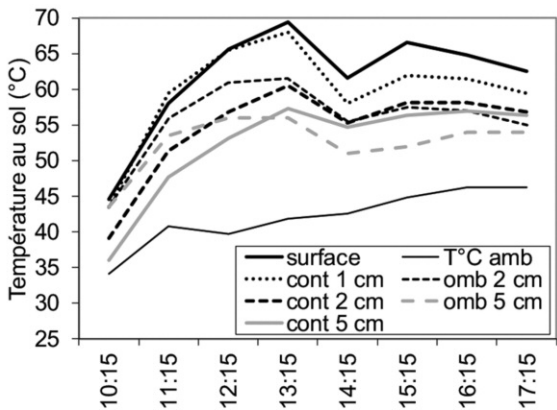
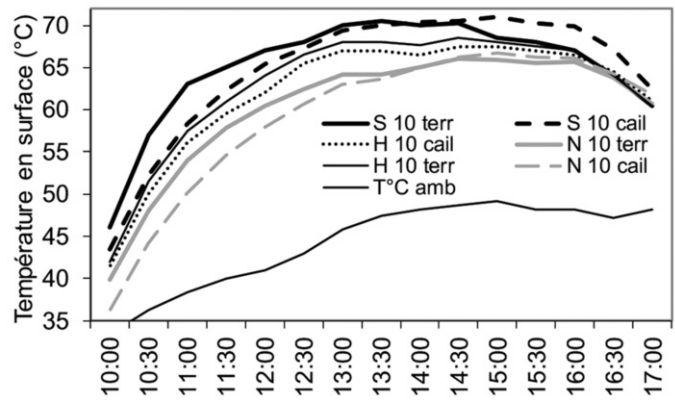
Similairement, l'inertie thermique des cailloux et leur capacité de conduction de la chaleur ralentissent le réchauffement matinal de la température dans leur ombre à leur contact, par rapport à leur ombre seule, mais augmentent la température maximale atteinte dans l'après-midi (Cf. Fig. 16). Si les petits cailloux n'ont qu'un effet limité (- 4°C maximum par rapport au plein découvert), les cailloux de 2 et 5 cm font tomber la température dans leur ombre de respectivement 9 et 14°C au pic de chaleur et dans l'après-midi. Le contact avec les cailloux de 2 cm n'augmente que de 1 à 2°C la température dans leur ombre, ceux de 5 cm faisant gagner jusqu'à 5°C, ce qui ne les différencie plus en température absolue des cailloux plus petits. Ces différences seraient sans doute un peu accentuées si un passage nuageux n'avait pas ralenti la progression des températures en milieu de journée dans cet essai. Elles sont aussi sans doute un peu plus marquées pour les graines qui sont plus petites que les sondes, et restent donc plus longtemps dans l'ombre des cailloux.

Effet aiguilles

Les recouvrements d'aiguilles de 15, 30, 50 et 80% ont tous un effet sur la température de surface, mais relativement modéré par rapport à l'interception de lumière corres-

Fig. 15 (à gauche) :
Evolution journalière des différences de températures entre la surface des cailloux (cail) noircis par le feu et d'un tapis de cendres et charbons en surface de sol (ter), suivant l'exposition (N=nord, S=sud, H=horizontale).

Fig. 16 (à droite) :
Températures à la surface d'un sol brûlé et dans l'ombre de cailloux de différentes tailles (1, 2 et 5 cm de diamètre), les graines étant dans l'ombre soit à 5 mm du cailloux (omb) ou au contact de celui-ci (cont). La température ambiante est prise à l'ombre à 1,30 m du sol.



pondante (Cf. Fig. 17). Les écarts apparaissent dès le début de l'ensoleillement pour 80%, et ne deviennent significatifs qu'à partir de 10h30 pour 50%, 12h pour 30% et 14h pour 15%. La baisse est respectivement de 2, 3, 4, 5 et 7 °C autour du midi solaire, s'accroît légèrement en tout début d'après-midi, pour diminuer ensuite très progressivement à partir de 15h30. On note dans l'après-midi un resserrement des valeurs entre les différentes densités, les plus fortes (50 et 80%) se refroidissant plus lentement. C'est sans doute d'une part l'effet de couverture des aiguilles et d'autre part la moindre différence avec la température ambiante qui ralentit cette baisse.

Il n'y a pas eu de pluie significative durant les étés de nos expériences en forêt, et nous n'avons donc pas pu tester l'effet de l'humidité du sol. Mais comme les températures potentiellement létales se limitent aux premiers centimètres de profondeur, et qu'en période estivale ces premiers centimètres se dessèchent en quelques heures lors d'une journée ensoleillée, l'effet d'une pluie est sans doute de courte durée.

Germination des graines

Quel que soit le régime thermique auquel les graines ont été soumises, au moins 10 % avaient germé au bout 3 mois, et 30% au bout de 8 mois (Cf. Fig. 18). Cette durée de germination est particulièrement longue, le délai habituel pour obtenir 90% de la germination totale de graines de pin d'Alep ne dépassant pas 2 à 3 mois. Ce peut être lié au lot particulier de graines ramassées, ou à l'effet d'un des fongicides employés. Parmi les graines ayant subi de 2 à 5 semaines de traitement, la germination s'est poursuivie après le 150^e jour à un taux supérieur à ce qu'indique la figure 18 (pour atteindre 50 à

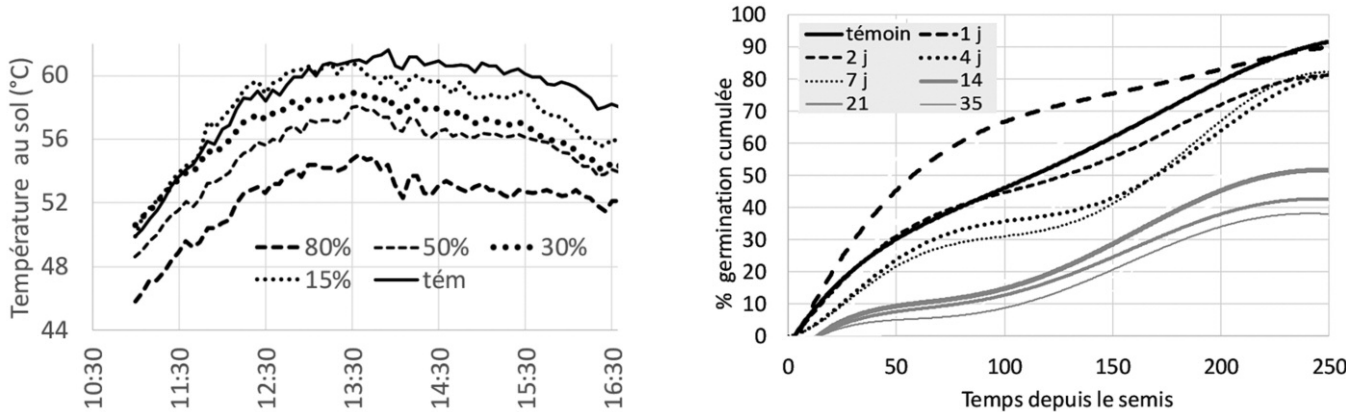
60% au total), mais la plupart de ces germinations tardives n'ont pas donné naissance à des semis viables. Dans une moindre proportion, les traitements de 7 et 5 jours ont aussi eu des germinations vaines après le 150^e jour. Les graines ayant subi un choc thermique de 4 heures durant 1 seul jour ont vu leur germination fortement accélérée par rapport au témoin. Le traitement 2 jours est très similaire au témoin au départ, avec un taux final légèrement plus faible (- 10%). Les traitements 4 et 7 jours germent un peu moins vite que le témoin au départ, et perdent ensuite un peu plus de terrain entre 100 et 200 jours, avant de rattraper une partie de leur retard tardivement. Au-delà d'une semaine de traitement, les graines germent beaucoup plus lentement et beaucoup moins. Pour tous les lots de 2 à 35 jours, on note qu'une accélération de germination s'est produite entre le 130^e et le 150^e jour après un ralentissement d'une centaine de jours. Cette accélération montre qu'un phénomène de dormance provisoire a frappé de façon similaire ces lots de graines, et d'autant plus que le traitement avait été long. Finalement, un traitement jusqu'à 35 jours d'affilée, correspondant aux pires conditions que les graines peuvent subir sur le terrain, ne supprime pas totalement leur capacité germinative. Il limite cependant fortement les germinations et le développement de semis viables au cours du premier automne suivant le feu.

Discussion

Il n'est pas surprenant que les graines des plantes méditerranéennes qui se sèment juste après le feu, ou qui peuvent supporter quelques instant la chaleur du feu lui-même, soient adaptées à des températures élevées

Fig. 17 (à gauche) : Température en surface d'un sol brûlé nu ou couvert par des densités croissantes (15 à 80%) d'aiguilles mortes tombées d'arbres desséchés par le feu. Les petites variations synchrones de température sont liées aux variations naturelles du vent et de la nébulosité.

Fig. 18 (à droite) : Taux de germination réussie des graines de pin d'Alep soumises à des températures de 70°C durant 4 heures par jour durant 0 à 35 jours. Les tendances ont été lissées des variations liées aux cycles de mesures. « Germée » signifie que la racine s'est développée d'au moins 5 mm, « réussie » que le semis s'est normalement formé (déploiement des cotylédons et apparition des premières feuilles).



sur le sol chauffé par le soleil. Personne, cependant, n'avait à ce jour noté à quel point ces températures sur un tapis de cendre ou un sol noirci pouvaient être extrêmes (plus de 70°C), ni à quel point ces extrêmes étaient durables chaque jour (plusieurs heures) et répétitifs. Ainsi une graine issue d'un feu de fin de printemps ou début d'été peut subir de 4 à 6 heures par jour de températures supérieures à 60°C durant deux à trois mois. Des conditions similaires règnent sans doute dans les autres zones méditerranéennes de la planète, où d'autres espèces de pins mais aussi des espèces très différentes (eucalyptus par exemple) ont adopté la même stratégie de régénération. Nos résultats sont donc en partie généralisables, bien qu'il soit nécessaire d'une part de confirmer les données de températures extrêmes au sol avec le climat local, qui peut être encore plus chaud comme au Maghreb ou en Australie, et de tester la résistance des graines des autres espèces concernées.

De nombreuses plantes herbacées ou ligneuses des sous-bois et de la garrigue se régénèrent aussi après incendie, à partir de la banque de graines du sol. Ces graines sont souvent enfouies assez profondément pour échapper à la destruction par le feu, et certaines ont même besoin du choc thermique du feu pour lever leur dormance. Mais celles qui sont tombées récemment, celles qui se trouvent dans des zones caillouteuses ou sur un sol compact, sont assez proches de la surface ou, en cas de feu violent, peuvent s'y retrouver. Elles seront donc confrontées elles aussi au régime thermique subi par les graines se déposant au sol juste après le feu, comme celles du pin d'Alep.

La pluie de graines de pin d'Alep se produit essentiellement dans les jours qui suivent le feu. Le nombre de graines tombant au sol est extrêmement variable à l'échelle très locale dans les bonnes années (3 à 220/m²) et même à l'échelle des peuplements (26 à 170). Sans compter les années sans graines du tout à l'échelle de départements entiers. Cette variabilité spatiale et temporelle suffit par elle-même à expliquer en partie l'irrégularité du nombre de semis apparus, bien que la relation entre nombre de graines tombées et nombre de semis soit faible (Cf. Fig. 7). Même avec seulement 26 graines par mètre carré, et un taux de germination faible, de l'ordre de 10%, on obtiendrait plusieurs dizaines de milliers de semis par hectare. Le faible nombre de semis constaté dans de nombreux sites que nous

avons étudiés, et parfois sur des grands feux entiers, a donc d'autres causes.

Les observations sur les sites expérimentaux montrent que les cônes de pin d'Alep peuvent avorter en masse les mauvaises années (VENNETIER *et al.*, 2011), et se forment en moins grand nombre l'année suivante. Une seule année très sèche peut donc diminuer le potentiel de régénération d'une forêt, et des séries d'années sèches comme celles qu'a connues le sud de la France depuis le début du XXI^e siècle, le limiter durablement. De plus, les cônes qui se forment ou survivent durant et après des mauvaises années sont plus petits que la normale, contiennent moins de graines et celles-ci sont plus petites et légères. En 2007, après une des années les plus sèches enregistrée en Provence, les graines testées ont mis deux fois plus de temps à germer que celles récoltées les années précédentes sur les mêmes arbres. De façon générale, un accroissement de l'aridité limite la production de cônes et de graines chez le pin d'Alep (AYARI *et al.*, 2011). L'absence de graines durant l'été 2001 dans l'ouest de la Provence est par contre lié sans doute à un coup de gel tardif en 1999, qui s'était produit au moment où les jeunes cônes de l'année précédente démarraient leur croissance, ce qui a pu empêcher la fécondation de graines ou tuer les embryons de graines tout juste fécondés. Mais cela n'explique pas que la banque de graines accumulées les années précédentes ne se soit pas exprimée. Nous avons constaté de même l'absence de régénération sur de très nombreux peuplements de pin d'Alep brûlés en 2017 en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, sans doute en rapport avec la sécheresse persistante dans cette zone depuis 2015.

Les oiseaux granivores peuvent récolter des graines au sol, notamment près des lisières, et leur niveau de prédation mériterait d'être étudié de plus près. Car s'il est peu probable qu'ils puissent compromettre la régénération quand les graines sont très abondantes, leur rôle pourrait être significatif quand elles sont peu nombreuses. Si les fourmis peuvent aussi récolter quasiment toutes les graines sur de petites surfaces, nous n'avons observé ce phénomène que ponctuellement, et avons constaté la disparition de ces fourmilières dans les semaines qui ont suivi : sans doute faute de nourriture suffisamment abondante et diversifiée, mais aussi à cause des températures au sol leur interdisant toute activité durant une grande

partie de la journée. De façon plus générale, la faune rampante ou vivant dans l'humus, qui peut survivre en partie en s'enfouissant au passage de l'incendie, est ensuite interdite d'activité durant une grande partie de la journée à cause des températures superficielles. Même un peu en profondeur, dans les premiers centimètres, la température pouvant atteindre 40 à 48°C l'après-midi est sans doute suffisante pour limiter fortement l'activité biologique qui pourrait contribuer, par brassage du sol, à enfouir une partie des graines et les mettre à l'abri. La rémanence d'une très faible pluie de graines au-delà de la première semaine dépend des quelques graines qui restent dans les parties supérieures des cônes près du pédoncule, coincées dans des écailles qui ne s'ouvrent pas totalement. Dans les petits feux, ou lorsque des refuges existent dans le périmètre d'un feu, certains animaux en provenance des lisières contribuent à la dissémination de ces graines restantes en cherchant à les consommer. Dans les grands feux, ces animaux sont morts ou ont déserté la zone et n'y prospectent pas car la nourriture y est trop rare. La taille et la forme des feux peut donc avoir une influence sur la libération tardive de ces graines prisonnières.

Les retards de germination de 1 à 3 mois que nous avons mesurés, induits par l'exposition répétée aux températures extrêmes, font qu'une partie des semis n'émerge qu'en fin d'automne et non dès les premières pluies qui suivent le feu. Ces semis n'ont pas le temps de se développer suffisamment avant l'hiver : trop frêles et trop tendres, ils risquent d'être détruits par un coup de gel en hiver, comme il en arrive encore régulièrement malgré des hivers plus chauds. Et ce d'autant plus que ces semis ne se seront pas endurcis et mis en dormance si l'automne est chaud. Une partie de ces graines dormantes contribue sans doute à la deuxième vague de germination au printemps suivant. Une moins bonne germination d'automne pourrait donc être compensée par une plus forte levée de printemps, rattrapant potentiellement les pertes de semis durant l'hiver. Mais des tests comparés de germination directe, et de conservation de lots de graines identiques dans des conditions naturelles hivernales, sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

Par grand vent les graines peuvent voler plus loin que le rayon de 10 m où elles se concentrent habituellement. Mais surtout, après être arrivées au sol, elles peuvent se

déplacer encore plus loin (plus de 80 m) par petits sauts dans les tourbillons de vent, ce qui est une découverte originale de notre étude. Cette « deuxième chance » de voyage, plus loin de l'arbre mère, a des conséquences potentielles contrastées pour le succès de la régénération : favorables car elle dissémine les graines dans les trouées, au-delà des lisières, dans des zones où il y en avait peu depuis des zones denses. Elle assure donc une meilleure dissémination et distribution spatiale des graines. Elle favorise aussi l'enfouissement rapide des graines, les amenant à se piquer dans des anfractuosités du substrat grâce à des déplacements successifs, et à s'enfoncer avec les mouvements répétés dus à la prise au vent de l'aile. Cet enfouissement met une partie des graines à l'abri des températures extrêmes de surface, même si ces dernières se propagent jusqu'à plusieurs millimètres de profondeur, et jusqu'à 1 cm dans les substrats poreux hétérogènes. Elle limite leur risque d'être emportées par un ruissellement modéré, et les met aussi dans de meilleures conditions d'humidité, après les pluies, que celles qui restent en surface. Mais le vent a tendance à accumuler les graines dans des dépressions, notamment les thalwegs et ravines. Elles sont alors à la merci des pluies diluviennes caractéristiques de l'automne méditerranéen dans le sud de la France, dont le ruissellement les emporte en masse. Elles risquent aussi de se trouver en surnombre, voire très concentrées, dans de nombreux pièges comme les dolines, failles, trous laissés dans le sol par la combustion de souches mortes, etc. au détriment d'une répartition spatiale plus équitable. C'est ce que nous avons constaté sur le transect intermédiaire de notre essai de suivi de ces déplacements. Les barres rocheuses affleurantes de toutes tailles et les lapiaz, si fréquents dans les paysages karstiques de l'aire du pin d'Alep, sont aussi des zones d'accumulation privilégiées. Quand les graines poussées par le vent buttent sur des cailloux de petite ou moyenne taille, la direction du vent joue un rôle important. Le vent peut favoriser une forte proximité entre les graines et ces cailloux, et on a vu que ces cailloux peuvent transmettre et conserver la chaleur même en partie dans leur ombre. Dans le sud de la France, les graines arrêtées du côté nord des obstacles bénéficient de leur ombre aux heures chaudes : c'est le cas le plus fréquent dans la zone du Mistral. Mais dans d'autres régions ça peut être différent, comme en Californie : les vents violents

qui contribuent aux grands incendies (vents de Santa Anna) viennent de l'ouest, où les températures sont aussi chaudes dans l'après-midi que celles des expositions sud en milieu de journée. Enfin, les graines les plus lourdes sont celles qui s'enfouissent le plus vite et le plus facilement, comme nous l'avons démontré. Il est probable que les graines qui vont le plus loin, que ce soit en vol direct ou en déplacement au sol, soient les plus légères et petites (donc celles qui donnent les semis les moins vigoureux), et en partie les graines vaines (vides). Cela contribue à limiter l'efficacité de la dissémination directe et secondaire par le vent, malgré un pourcentage non négligeable de graines qui vont assez loin. Il faut aussi relativiser l'importance de ces déplacements en fonction du relief général et local. Le transport au sol par le vent est sans doute plus important sur les pentes descendantes que sur les pentes montantes.

Le rapport entre la température au sol, le vent et la densité des peuplements est ambivalent : dans les milieux moins brûlés, le couvert reste plus dense, ce qui limite la montée des températures, mais le vent est ralenti, ce qui limite son effet refroidissant. Une forte densité de petites tiges près du sol, dans des garrigues ou maquis par exemple, ou à cause d'un sous-étage étoffé sous des peuplements de pin, peut même rendre la température plus chaude en milieu de journée qu'en plein découvert pour une canopée initialement claire ou inexistante. Bien que nous ne l'ayons pas testé, il est probable qu'il existe aussi un effet sur la température de la distance aux lisières, en lien avec le vent. Plus globalement, la taille, la forme, l'irrégularité et l'orientation de la zone brûlée doivent jouer un rôle significatif sur les effets du vent, que ce soit pour le transport des graines ou la régulation de la température.

Le choix de 70 °C pour nos tests d'exposition des graines à la chaleur peut paraître surprenant, au vu de l'ensemble des résultats de cet article, où cette température n'est pas atteinte systématiquement. Il avait été décidé, d'une part, au tout début des travaux, après des mesures sans couvert ou dans des couverts légers, où la température au sol dépassait régulièrement 70°C, et avait atteint 76°C à une occasion ; d'autre part après deux essais préliminaires à 60 et 65 °C sur 1 à 14 jours, portant sur un nombre réduit de graines, et qui donnaient des résultats similaires. Nous avons donc décidé de forcer le stress pour reproduire les conditions

les plus extrêmes imaginables dans l'aire du pin d'Alep (notamment au Maghreb et sur les versants sud entièrement brûlés) et tenter de trouver la limite de résistance des graines.

Dans la pratique, il est rare dans le sud de la France que se produisent des épisodes de plus de deux semaines sans jours partiellement nuageux, ni vent significatif. Mais cela est fréquent au Maghreb. Il peut aussi survenir des pluies en plein été. Le couvert végétal est aussi rarement entièrement éliminé. Il diminue l'insolation et la température au sol, mais on a vu que même avec des couverts moyens réduits de 50%, la température au sol pouvait dépasser 60°C plusieurs fois par jour pendant assez longtemps. Pour un couvert similaire, l'effet rafraîchissant de cette végétation rémanente est d'autant moins efficace que le feu a été intense, notamment aux heures les plus chaudes : le soleil haut dans le ciel n'est que très peu intercepté par les troncs verticaux, laissant de larges zones en pleine lumière, alors qu'il le sera plus facilement et plus durablement par une multitude de petites branches horizontales qui tempéreront l'intensité lumineuse moins intensément mais sur une surface beaucoup plus grande et une plus longue durée. La végétation rémanente protège partiellement le sol du vent : sa structure verticale, son étagement, sa hauteur et sa densité peuvent donc largement modifier les températures au sol pour un même taux de couverture. Il y a enfin une forte interaction entre végétation présente et pente : la même densité de végétation rémanente fera des ombres beaucoup plus longues en versant nord et d'autant plus que la pente est forte, ce qui accentue le contraste thermique entre nord et sud.

Le changement climatique ne peut qu'aggraver les phénomènes que nous décrivons dans cet article. L'augmentation en cours de la durée, de l'intensité et de la fréquence des canicules et sécheresses, jouera sur l'ensemble de la chaîne de régénération du pin d'Alep et des autres espèces ayant la même stratégie de reproduction. D'une part la production de graines risque d'être plus irrégulière et moins abondante, et ces graines seront plus petites. Leur temps de germination sera parfois allongé au départ, ce qui risque d'accentuer l'effet sur cette vitesse du régime thermique subi au sol. D'autre part, les feux seront plus violents dans une végétation plus desséchée, éliminant une grande part du couvert, et en particulier les petites

branches et toutes les aiguilles, avec des conséquences néfastes sur les températures potentielles au sol. Même si le tapis d'aiguilles, quand il n'est pas très dense, ne diminue que de quelques degrés les températures maximales, cette petite différence peut être significative pour la survie des graines quand on atteint des valeurs extrêmes. Ce tapis d'aiguille, qui persiste au moins 2 ans après le feu, peut aussi protéger du froid en hiver les jeunes semis apparus dès l'automne. Mais il les protège aussi de la chaleur de l'été suivant, ainsi que ceux qui apparaissent lors de la deuxième vague au printemps. Il est fréquent que de vastes zones de sol noirci ne soient pas encore colonisées par les rejets ou les herbacées, ce qui autorise des températures similaires à la première année. La raréfaction des aiguilles survivantes est donc un handicap pour la régénération. De plus, l'augmentation de la température de l'air ambiant accroîtra aussi les extrêmes de température aux heures chaudes, et limitera les baisses temporaires de température provoquées par les passages nuageux ou l'ombre du couvert végétal. Les jours à forte nébulosité diminueront aussi. Enfin, l'augmentation prévue de la fréquence et de l'intensité des épisodes de pluies extrêmes pourra compromettre le succès de la régénération, même avec les meilleures pluies de graines.

La gestion de la végétation, avant et après le feu, peut jouer un rôle dans le succès des régénérations du pin d'Alep. Toutes les mesures prises pour limiter l'intensité du feu et les feux de cimes ne peuvent qu'être favorables : on préserve ainsi un couvert maximal par rapport au peuplement initial, on conserve une partie des aiguilles qui formeront rapidement un tapis protecteur au sol, on limite la combustion de la litière et de l'humus, ce qui préserve de nombreuses niches où les graines peuvent se mettre à l'abri, on réduit le noircissement général du sol, et donc sa capacité à absorber de la chaleur. On préserve aussi dans certaines limites la vie biologique du sol, dont l'activité favorisera l'enfouissement des graines. Une sylviculture qui limite le stress hydrique des végétaux, notamment par des éclaircies, peut contribuer à abaisser la puissance du feu. Le maintien d'une canopée dense limitant le sous-étage peut-être une solution dans certains cas, mais elle se heurte à l'accroissement de l'aridité qui met les arbres de forêts denses en très forte compétition pour l'eau.

Après le feu, il est clair que conserver le couvert végétal résiduel a un effet très favorable sur les températures au sol. Dans nos suivis de régénération (VENNETIER *et al.*, 2001), nous avons constaté que l'exploitation des arbres brûlés faisait peu de dégâts sur les semis lorsqu'elle se produisait un an après l'incendie, alors qu'à deux ans, l'exploitation tuait une grande partie des semis. Garder les arbres jusqu'à l'automne de l'année suivant le feu a de nombreux avantages : d'une part cela permet la conservation temporaire de graines qui n'ont pas été libérées immédiatement (haut des cônes, cônes pas brûlés mais arbre mort, arbres épargnés isolés) ; d'autre part cela maintient le couvert protégeant les graines et les semis de la chaleur de l'été du feu, mais aussi de l'été suivant et du froid du premier hiver.

En conclusion, on voit que le succès de la régénération du pin d'Alep après incendie, à l'échelle de peuplements entiers ou plus localement, dépend de très nombreux facteurs : potentiel de graines présentes, dissémination de ces graines dans l'espace, couvert végétal initial et violence du feu qui en détruit une plus ou moins grande partie, climat, conditions locales (exposition, pente, microtopographie, type de sol), et gestion des peuplements avant et après feu. L'exposition des graines à des températures extrêmes au sol durant des semaines ou des mois après l'incendie, modulée par tous les facteurs précédents, pourrait être l'un des facteurs important de ce succès.

M.V.

Michel VENNETIER
Ingénieur-Chercheur
retraité de l'INRAe
michel.vennetier@
inrae.fr

Remerciements : de très nombreuses personnes, chercheurs, techniciens et étudiants ont chacun apporté leur contribution à ces travaux qui se sont poursuivis durant près de 8 ans, de quelques années à quelques jours chacun. Il est impossible de les citer tous mais je tiens à remercier particulièrement Bruno Vila, Nicolas Clouet, Sébastien Irola, Stéphane Jean, Roland Estève, Christian Ripert, Caroline Zanetti, Bernard Prévosto, Sylvain Griot et Rose-Marie Garcin. Le début des travaux a été financé en partie par le GIS « Incendies de Forêts », la suite par le Cemagref d'Aix-en-Provence.

Bibliographie

- Ayari, A., D. Moya, M. N. Rejeb, A. Ben Mansoura, A. Albouchi, J. De Las Heras, T. Fezzani and Henchi B. (2011). Geographical variation on cone and seed production of natural *Pinus halepensis* Mill. forests in Tunisia. *Journal of Arid Environments* 75(5): 403-410.
- Belhassen, E., D. Pomente, L. Trabaud and P. Gouyon (1987). Recolonisation après incendie chez *Thymus vulgaris* (L.) : résistance des graines aux températures élevées. *Acta oecologica* 8(2): 135-141.
- Challot A. (2004). Forêt méditerranéenne et incendies dans l'histoire. *Forêt Méditerranéenne*, T. XXV, n°4, pp. 249-258.
- Clément V. (2008) Les feux de forêt en Méditerranée : un faux procès contre nature. *Forêt Méditerranéenne*, T. XXIX, n°3, pp. 267-280.
- Habrouk A., Retana J. and Espelta J.M. (1999). The role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* 145: 91-99
- Iverson, L. R. and T. F. Hutchinson (2002). Soil temperature and moisture fluctuations during and after prescribed fire in mixed-oak forests, USA. *Natural Areas Journal* 22(4): 296-304.
- Mbalo B.A. ; Witkowski E.T.F. (1997) Tolerance to soil temperatures experienced during and after the passage of fire in seeds of *Acacia karroo*, *A. tortilis* and *Chromolaena odorata*: a laboratory study. *South African Journal of Botany*, vol. 63, n° 6, p. 421-425.
- Ne'eman G., Goubitz S., Nathan R. (2004). Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire - A critical review. *Plant Ecol* 171, 69-79.
- Vennetier M. (2006). *Pourquoi les forêts brûlent-elles ?* Edition Le pommier, 64p. ISBN 2746502690
- Vennetier M., Girard F., Didier C., Ouarmim S., Ripert C., Esteve R., Martin W., Ndyaye A., Misson L. (2011). Adaptation phénologique du pin d'Alep au changement climatique. *Forêt Méditerranéenne*, XXXII (2) 151-167.
- Vennetier M. (2001) *Dynamique spatiale de la régénération des forêts après incendie en Provence calcaire. Cas particulier du pin d'Alep*. Cemagref Aix en Provence, 32p.

Résumé

Quelques aspects méconnus de la régénération du pin d'Alep après incendie

Les résineux dominants des forêts méditerranéennes sont adaptés à une régénération après incendie. Ils ont notamment développé des stratégies de résilience grâce à des cônes sérotineux, capables de protéger les graines lors du passage du feu et de les libérer ensuite dans un milieu peu concurrentiel, favorable au développement des semis et à leur survie. Cependant, la stratégie de régénération par graines connaît parfois des échecs ou donne des résultats qui peuvent être très irréguliers dans l'espace et dans le temps, pour des peuplements d'apparences similaires. Cet article fait une synthèse de plusieurs années de recherche sur des phénomènes peu connus qui peuvent contribuer à expliquer une irrégularité de la régénération par graines de certains pins méditerranéens après incendie. Nous avons étudié : d'une part pour les graines ailées du pin d'Alep la dissémination en vol puis au sol, cette dernière pouvant être plus longue (85m) que le vol initial, et les mécanismes d'enfouissement des graines et de prédation ; d'autre part les régimes thermiques extrêmes auxquels sont parfois soumises ces graines sur et dans le sol (températures de 60 à plus de 70°C durant 4 à 6 heures par jour), et les facteurs qui modulent ces températures (intensité lumineuse incidente, pente et exposition, ombre des peuplements rémanents et des obstacles au sol, couleur et texture du sol, tapis d'aiguilles non brûlées) ; enfin la résistance de la capacité germinative des graines de pin d'Alep à ces régimes thermiques de longue durée. Les graines pins d'Alep ne perdent progressivement leur capacité germinative qu'après plus d'une semaine d'exposition à des températures de 60 à 70°C durant 4 heures par jour. Certaines germent encore, bien que plus lentement, après 4 à 5 semaine de ce régime thermique. Mais pour ces longues durées d'exposition, seule une faible fraction donne des semis viables. Les graines de pin d'Alep sont donc adaptées à une régénération après feu en raison de leur résistance à des températures au sol très élevées. Mais un temps de résidence de plusieurs semaines dans les couches chaudes en surface, ou à faible profondeur, réduit leur capacité germinative et la vitesse de germination, et inhibe le développement des semis.

Summary

Some little-known aspects of the regeneration of the Aleppo pine after wildfire

The dominant conifers in Mediterranean forests have adapted themselves for regeneration after wildfire. In particular, they have acquired resilience thanks to serotinous cones capable of protecting the seeds during the passage of wildfire, liberating them afterwards into a habitat free of most competition, thus favouring germination and then survival of the seedlings. However, this strategy of regeneration by self-seeding sometimes fails or gives results that are uneven over time and space despite apparent similarity in the stands involved. This article provides a synthesis of several years of research into little-known phenomena which could help explain the irregularity in the regeneration by seeds of certain Mediterranean pines after wildfire. We studied : firstly, for the winged seeds of Aleppo pines, their dissemination in the air and then on the ground, this last stage often showing longer distances (85m) than the initial flight ; the mechanisms involved in their burial ; and their consumption by animals. Secondly, the extreme heat range to which the seeds can be exposed on and in the ground (from 60°C to more than 70°C for 4 to 6 hours per day), along with the factors which affect these temperatures (intensity of direct light, slope and aspect, shade from remaining trees and obstacles on the ground, soil colour and texture, carpet of unburned needles). Finally, we studied the resistance of the Aleppo pine seeds' germinating capacity to such longlasting exposure to heat. Aleppo pine seeds progressively lose their germinative capacity only after more than one week's exposure to a 60°C-70°C temperature range for 4hrs per day. Indeed, some seeds can germinate, though more slowly, after 4-5 weeks of such a regime. For these long periods of exposure, only a small fraction of the seeds remain viable. Thus, Aleppo pine seeds are adapted to regeneration after wildfire thanks to their resistance to very high temperatures at ground level. However, a residence period of several weeks on the hot ground, or just slightly buried, reduces their ability to germinate, as well as the speed of their sprouting, thus inhibiting the development of overall seeding.