



HAL
open science

Modalités de germination des cistes et des pins méditerranéens et colonisation des sites perturbés

L. Trabaud

► **To cite this version:**

L. Trabaud. Modalités de germination des cistes et des pins méditerranéens et colonisation des sites perturbés. *Revue d'Écologie*, 1995, 50 (1), pp.3-14. hal-03529132

HAL Id: hal-03529132

<https://hal.science/hal-03529132>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MODALITÉS DE GERMINATION DES CISTES ET DES PINS MÉDITERRANÉENS ET COLONISATION DES SITES PERTURBÉS

Louis TRABAUD*

INTRODUCTION

Le feu est, depuis longtemps, considéré comme un facteur influençant la dynamique de la végétation dans la région méditerranéenne (Flahault, 1924 ; Braun-Blanquet, 1935 ; Kuhnholz-Lordat, 1938, 1952, 1958 ; Barry, 1960). Toutefois, les mécanismes ainsi que les phénomènes de succession, n'avaient pas été étudiés. Les travaux récents dans le Bas-Languedoc (Trabaud & Lepart, 1980 ; Trabaud, 1983, 1987), puis dans différents pays du bassin Méditerranéen (Arianoutsou, 1984 ; Prodon *et al.*, 1984 ; Casal, 1987 ; De Lillis & Testi, 1990) ont montré que les communautés végétales composées essentiellement d'espèces vivaces, redevenaient, après incendie, rapidement comparables à celles qui préexistaient au feu.

En fait, après un incendie, la plupart des espèces pérennes de la région méditerranéenne se régénèrent par rejets végétatifs ; même celles qui ont la possibilité de se régénérer de façon mixte (à la fois par rejets et semences) utilisent préférentiellement le mode végétatif de régénération. Toutefois, après cette perturbation, quelques végétaux vivaces ne peuvent se reproduire que par graines (Trabaud, 1970 ; Naveh, 1975 ; Troumbis & Trabaud, 1986). Ceux-ci semblent *a priori* présenter moins d'avantages pour réoccuper leur place que les espèces à reproduction végétative car :

— ils doivent se réinstaller totalement (germination, développement de tout l'appareil végétatif et reproductif pour pouvoir assurer leur descendance), ce qui nécessite, au moins dans les premiers stades de leur développement, des conditions favorables plus ou moins réalisées dans la nature ; tandis que les végétaux pouvant rejeter sont déjà implantés grâce à leur système souterrain de survie ;

— ils ne peuvent fleurir et fructifier pendant les premières années, car ils n'ont pas atteint l'état adulte. Des fréquences d'incendie trop élevées (feux annuels ou bisannuels) peuvent donc les amener à disparaître (Trabaud, 1992).

Parmi ces espèces pérennes à reproduction sexuée obligatoire, beaucoup sont considérées comme des pyrophytes (Kuhnholz-Lordat, 1938, 1958 ; Le Houérou, 1974) c'est-à-dire des végétaux qui sont favorisés par le feu ou qui se

* Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, route de Mende, BP 5051, F-34033 Montpellier.

maintiennent dans des zones grâce aux incendies. Kuhnholz-Lordat, qui est le créateur du terme (1938), les définit comme des « pyrophytes sociaux » car, d'après lui, ils apparaissent en masse après un incendie, constituant des peuplements denses et quasiment monospécifiques. Toutefois, cet auteur considère que l'abandon cultural (tout comme l'action du feu) en laissant des espaces libres favorise l'extension de ces végétaux. Plus tard, Kuhnholz-Lordat (1958) déclarait : « Il faut bien se garder de les croire exclusivement liés au feu. Ils colonisent des surfaces dénudées parce qu'ils sont essentiellement héliophiles. Leur extension a deux origines dont l'action s'enchevêtre : la culture et le feu ».

La plupart de ces espèces dites « pyrophytes sociaux » appartiennent aux genres *Cistus* et *Pinus* fréquemment rencontrés dans toute la région méditerranéenne, où ils peuvent constituer d'importantes communautés : quelquefois indépendantes (telles des forêts et des garrigues), quelquefois en mélange (dans ce cas, les pins constituent la strate arborée, les cistes le sous-bois). Nombreux sont les auteurs qui considèrent que les phytocénoses constituées par leurs espèces sont dues et/ou entretenues par les incendies répétés à cause des germinations abondantes apparaissant après les feux (Braun-Blanquet, 1935 ; Braun-Blanquet *et al.*, 1952 ; Gaussen, 1970) entraînant un débat parmi les écologues méditerranéens (voir Trabaud & Prodon, 1993). En est-il vraiment ainsi ? Quel est le comportement de ces végétaux ? Comment réagissent-ils au feu ? Quelles sont les origines réelles de ces communautés ? Est-il possible d'apporter un élément de réponse ?

MODALITÉS DE GERMINATION DES CISTES

Il existe une quinzaine d'espèces de cistes dans le bassin Méditerranéen (Le Houérou, 1974). Les recherches effectuées par plusieurs chercheurs (et résumées dans le Tab. I) montrent que l'influence du facteur thermique sur la germination des graines de cistes est indéniable. La plupart des chercheurs ont utilisé des températures échelonnées entre 50° et 200 °C (voisines de celles observées dans le sol lors d'incendies). La durée d'exposition expérimentale à ces températures peut varier entre 1 minute et 1 heure. Ensuite les graines traitées sont mises à germer sur du papier filtre dans des boîtes de Pétri, jusqu'à l'apparition de la radicule.

Les données contenues dans le tableau I mettent en évidence qu'un choc thermique, relativement élevé (supérieur à 80 °C) entraîne de meilleurs taux de germination. En absence de choc thermique, la germination des graines est faible et très étalée dans le temps (Vuillemin & Bulard, 1981 ; Trabaud & Oustric, 1989a et b ; Troumbis & Trabaud, 1986 ; Corral *et al.*, 1990 ; Valbuena *et al.*, 1992). Pour un taux de germination comparable, généralement les températures élevées (> 100 °C) correspondent à de courts temps d'exposition, tandis que les températures basses (≤ 100 °C) demandent des périodes d'exposition plus longues. Selon l'hypothèse la plus répandue, l'action de la chaleur entraînerait le craquellement du tégument imperméable de la graine (Floyd, 1966 ; Vuillemin & Bulard, 1981 ; Thanos & Georghiout, 1988), permettant ainsi l'entrée de l'eau vers l'embryon. Les enveloppes de la graine ont pour rôle de protéger l'embryon et de limiter sa germination qui, sans elles, risquerait de se produire dans des conditions défavorables à la croissance ultérieure de la plantule (Come, 1970). L'étalement de la germination dans le temps est considéré comme une adaptation à la colonisation d'un milieu soumis à des fluctuations climatiques aléatoires (Rolston, 1978 ; Legrand, 1979).

TABLEAU I

Conditions expérimentales de germination des graines d'espèces de *Cistus*. Seuls ont été portés les résultats obtenus dans les conditions (températures et durées d'exposition) ayant donné une germination optimale, selon les auteurs, ainsi que ceux provenant des lots témoins. ND : données non disponibles.

Espèces étudiées (auteurs et années)	Conditions expérimentales de germination optimale		Taux de germination (%)	
	température (°C)	temps d'exposition (min)	selon le traitement indiqué	en absence de traitement
<i>C. albidus</i> (Vuillemin & Bulard, 1981)	100	5	90	ND
<i>C. albidus</i> (Trabaud & Oustric, 1989)	90	9	63	6
<i>C. albidus</i> (Corral <i>et al.</i> , 1990)	100	30	21	7
<i>C. albidus</i> (Roy & Sonié, 1992)	90	10	73	24
<i>C. creticus</i> (Thanos & Georghiou, 1988)	100	15	46	20
<i>C. ladanifer</i> (Corral <i>et al.</i> , 1990)	100	30	90	23
<i>C. ladanifer</i> (Valbuena <i>et al.</i> , 1992)	100	1	99	59
<i>C. laurifolius</i> (Corral <i>et al.</i> , 1990)	100	10	11	5
<i>C. laurifolius</i> (Valbuena <i>et al.</i> , 1992)	100	5	77	21
<i>C. monspeliensis</i> (Vuillemin & Buiard, 1981)	80	10	83	ND
<i>C. monspeliensis</i> (Trabaud & Oustric, 1989)	150	1	79	2
<i>C. monspeliensis</i> (Roy & Sonié, 1992)	90	10	44	5
<i>C. salvifolius</i> (Troumbis & Trabaud, 1986)	90	10	45	3
<i>C. salvifolius</i> (Thanos & Georghiou, 1988)	100	15	56	7
<i>C. salvifolius</i> (Trabaud & Oustric, 1989)	110	9	74	3
<i>C. salvifolius</i> (Corral <i>et al.</i> , 1990)	100	30	38	4
<i>C. villosus</i> (Troumbis & Trabaud, 1986)	90	10	48	5

L'influence de la chaleur serait favorable jusqu'à ce que des températures trop élevées (> 150 °C) provoquent des lésions (au-delà du tégument) dans le proche voisinage de l'embryon (albumen) et au niveau de l'embryon lui-même, et détruisent ses capacités germinatives.

L'action de la chaleur entraînerait, aussi, de nouvelles conditions de germination. Come (1970), Toole (1973), Kendrick (1976), Karssen (1980/81), Roy & Arianoutsou (1985) ont montré que le phytochrome jouait un rôle important dans le déclenchement de la germination (ce que nient Thanos & Georghiou, 1988) ; il se pourrait qu'il soit à l'origine de l'existence de délais de germination. En effet, d'après Kendrick (1976), il semble que le mode d'action du phytochrome soit rapide et implique des modifications biophysiques au niveau de la cellule, notamment des changements dans la perméabilité membranaire.

La germination d'une graine est déclenchée lorsque le rapport Pfr/Pr des deux formes de phytochrome dépasse un seuil variable selon les espèces, et déterminé par son environnement (éclairage, maturation, stockage, prétraitements : Karssen, 1980/81). Il est donc possible que les traitements à des températures

élevées abaissent la quantité de phytochrome actif (Pfr) en dessous du seuil déclenchant la germination. Le délai de germination correspondrait au temps nécessaire à la reconstitution de la quantité disparue de phytochrome actif. La réponse des semences de cistes au stimulus thermique pourrait ainsi provenir d'une action combinée entre la température et le phytochrome.

Les températures atteintes entre la surface du sol et 5 cm de profondeur en été (< 50 °C ; Trabaud, 1980) ne suffisent pas à lever la totalité de la dormance ; de ce fait, elles ne permettent pas des germinations en masse. Lorsqu'il n'y a pas eu de choc thermique au niveau du sol, les cistes ne constituent pas des communautés importantes et prennent seulement une part modeste à l'organisation du tapis végétal, car le taux de germination des graines est faible (Tab. I). Les plantules proviendraient uniquement de germinations épisodiques. Barry (1960) qualifie ces pieds de « sporadiques » car ils demeurent plus ou moins éloignés et ne se maintiennent qu'au hasard des germinations.

D'après Vuillemin & Bulard (1981), des alternances d'humidité et de sécheresse pendant la période estivale peuvent faciliter, chez les cistes, l'élimination de l'obstacle tégumentaire (craquellement) et entraîner une bonne germination lors des pluies automnales (ce qu'ont pu constater Trabaud & Oustric, 1989c). Ces alternances étant plus marquées sur un sol nu que sous couvert (Trabaud, 1980), car la végétation constitue un écran, il n'est pas étonnant que les cistes germent préférentiellement en terrain dénudé, où, de plus, la compétition avec d'autres espèces est moindre. Leur implantation sur ces terrains s'effectue à partir de pieds adultes (situés dans les haies, lisières des bois) par vagues centrifuges successives (Barry, 1960 ; Troumbis & Trabaud, 1986).

Cette difficulté à coloniser les zones à la couverture végétale fermée avait d'abord été attribuée à l'héliophilie des plantules de cistes qui s'étiolent dès qu'il existe un couvert végétal au-dessus d'elles (Kuhnholz-Lordat, 1938 ; Barry, 1960). Plus tard, Baker (1972) a attribué la difficulté de telles espèces à coloniser les espaces fermés à la faiblesse des réserves de la graine : la plantule ne pouvant plus se développer après avoir épuisé ses réserves à cause d'une absence de photosynthèse. Aujourd'hui, il semble que le phénomène apparaisse à un stade plus précoce, dès la germination, à cause de l'influence inhibitrice de l'éclairement rouge sombre rencontré sous couvert (Roy & Sonié, 1992). Ainsi, sous couvert, il existe des facteurs limitants agissant tout au long du cycle de développement des cistes.

Laurent (1933), Dansereau (1939) et Barry (1960) avaient remarqué que les nappes de cistes sont en relation étroite avec le feu, car leur homogénéité (peuplements quasiment monospécifiques et équiennes) est fonction de la germination immédiate et synchrone de toutes leurs semences. Or, après un incendie, parmi les espèces qui ne peuvent se reproduire que par semences, celles qui colonisent le terrain sont celles qui germent le plus vite et en plus grand nombre. Les cistes se réimplanteront bien si :

- leurs taux de germination sont les plus élevés,
- les conditions favorables sont suffisamment longues pour assurer le développement ultérieur de la plantule.

L'influence du choc thermique expérimental sur le taux de germination des cistes va dans le sens des observations effectuées par Juhren (1966) qui constate, pour *Cistus albidus*, 10 à 15 fois plus de plantules dans une zone incendiée que

dans la cistaie adjacente non brûlée, et celles d'Arianoutsou & Margaris (1982) qui notent que les cistes produisent 20 fois plus de plantules après un feu. De même, Etienne (1977) observe un plus grand nombre de plantules de *C. monspeliensis* dans des parcelles brûlées par rapport à d'autres débroussaillées.

Après un incendie, l'installation des cistes provient d'une germination rapide et en masse, grâce à la levée de dormance provoquée par le choc thermique, aux bioéléments (cendres) actifs disponibles en plus grande quantité, à l'énergie lumineuse (rapport rouge sur rouge sombre ≥ 1 ; Roy & Sonié, 1992) et à l'absence de concurrence des autres végétaux (végétation détruite).

MODALITÉS DE GERMINATION DES PINS

Pinus halepensis Mill. et *P. brutia* Ten. sont les deux espèces de pins les plus répandues autour du bassin Méditerranéen (Quézel & Barbero, 1992). Ils constituent des peuplements fréquemment parcourus par les incendies ; en aucun cas ils ne possèdent la capacité de se régénérer par voie végétative, ils ne peuvent donc se reproduire qu'à partir de graines après cette perturbation. *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* Dunal est une espèce plus rare, couvrant des surfaces plus localisées, mais subissant aussi les mêmes contraintes.

Si les données concernant les modalités de germination des graines de cistes sont nombreuses dans la littérature, celles ayant trait à la germination des pins méditerranéens sont beaucoup plus rares. Les conditions expérimentales de germination utilisées par les chercheurs sont les mêmes que celles décrites pour le cas des cistes.

A l'inverse des cistes, les pins ne nécessitent pas de choc thermique pour la germination de leurs graines (Tab. II), puisque pour les trois espèces considérées l'optimum de germination est atteint lorsque les semences sont traitées à des températures ambiantes voisines de 20 °C (Calamassi, 1982 ; Calamassi *et al.*, 1984 ; Thanos & Skordilis, 1987). Toutefois, bien qu'à un moindre degré pour *P. halepensis*, il semblerait que l'enveloppe de la graine joue le rôle d'une barrière à la pénétration de l'eau vers l'embryon (Thanos & Skordilis, 1987).

Les résultats des différentes expérimentations montrent que les graines de pins peuvent germer rapidement en absence totale de choc thermique ; au contraire, celui-ci leur serait défavorable. Aucun des auteurs cités dans les expériences du tableau II ne constate un obstacle à la germination en absence de traitement (qu'il soit thermique ou mécanique).

En conditions naturelles, la lumière est considérée comme un facteur favorisant la germination des graines de pins. Dans beaucoup de cas, il existe une faible dormance qui peut être levée par l'action de la lumière (Toole, 1973 ; Calamassi, 1982 ; Thanos & Skordilis, 1987). Bien que cette action soit fortement controversée (voir Grill & Spruit, 1972), nombreux sont les auteurs qui considèrent aussi que la lumière exerce son action par l'intermédiaire du phytochrome. C'est ce que concluent Thanos & Skordilis (1987) à propos de *P. halepensis* et *P. brutia*. En effet, l'éclairement à la lumière intermittente rouge sombre, non seulement inhibe la germination des deux espèces, mais induit aussi une dormance qui dépendrait du phytochrome. Ces auteurs ajoutent que le taux de germination des graines de *P. brutia* est plus diminué par la lumière que celui des semences de *P. halepensis*.

TABLEAU II

Conditions expérimentales de germination des graines d'espèces de Pinus. Seuls ont été portés les résultats obtenus dans les conditions ayant donné une germination optimale, selon les auteurs, ainsi que ceux provenant des lots témoins, lorsqu'ils étaient fournis. ND : données non disponibles.

Espèces étudiées (auteurs et années)	Conditions expérimentales de germination optimale		Taux de germination (%)	
	température (°C)	conditions d'exposition	selon le traitement indiqué	en absence de traitement
<i>P. brutia</i> (Calamassi, 1982)	21	obscurité	63	ND
<i>P. brutia</i> (Calamassi, 1982)	21	lumière	68	ND
<i>P. brutia</i> (Thanos & Skorditis, 1987)	20	obscurité	82	14
<i>P. halepensis</i> (Achérar, 1981)	conditions naturelles			~ 99
<i>P. halepensis</i> (Calamassi, 1982)	21	obscurité	94	ND
<i>P. halepensis</i> (Calamassi, 1982)	21	lumière	85	ND
<i>P. halepensis</i> (Thanos & Skordilis, 1987)	20	obscurité	80	ND
<i>P. halepensis</i> (données personnelles)	50 (9 mn)	lumière	97	95
<i>P. salzmannii</i> (données personnelles)	40 (10 mn)	lumière	92	94

Les pins peuvent se régénérer en grande quantité et rapidement avec ou sans incendie ; ils sont aussi des colonisateurs de friches. Leurs taux de germination sont assez élevés et leurs plantules peuvent se développer en sous-bois pourvu qu'elles aient une luminosité suffisante (recouvrement de la végétation < 75 %) pour assurer leur développement (Achérar *et al.*, 1984 ; Trabaud *et al.*, 1985 ; Thanos *et al.*, 1989).

La capacité des pins à produire de grandes quantités de semences, et le taux de germination élevé des graines leur permet de coloniser à peu près tous les milieux situés dans leurs aires de répartition pourvu qu'ils n'aient pas une trop forte concurrence de la part d'autres espèces ; cette dernière condition existe dans les zones bouleversées par des travaux, les friches et les brûlis. Ces résultats confirment les observations de terrain de Loisel (1966) et Achérar *et al.* (1984) pour *P. halepensis*.

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Après incendie, *P. halepensis* et *P. brutia* montrent une bonne régénération tant dans les pays du bassin Méditerranéen (Trabaud *et al.*, 1985 ; Barbero *et al.*, 1987 ; Mansanet, 1987 ; Papio, 1987 ; Thanos *et al.*, 1989 ; Thanos & Marcou, 1991) qu'en Afrique du Sud (Richardson, 1988), ce qui a fait considérer ces deux pins comme des espèces liées aux incendies.

L'action du feu provoquerait l'éclatement des cônes ou la fonte de la résine scellant les écailles, sous l'effet des hautes températures, entraînant la chute des graines immédiatement après le passage de l'incendie, d'où une germination synchrone massive créant des peuplements quasi équiennes. De fait, *P. halepensis* et *P. brutia* se réinstallent dans les pinèdes incendiées à partir de deux types de provenance des graines (Trabaud *et al.*, 1985 ; Thanos *et al.*, 1989) :

- celles qui ont subi l'effet du feu (dans le sol ou dans les cônes sur les arbres morts ou seulement roussis),
- celles qui proviennent de semenciers extérieurs à la zone incendiée.

En absence de feu, les cônes des deux pins peuvent s'ouvrir en conditions normales. Cette ouverture surviendrait lorsque la température de l'air est voisine de 25 °C (Achérar *et al.*, 1984). Les cônes ne s'ouvriraient pas tous en même temps, donnant une dispersion des semences échelonnée dans le temps, permettant à l'espèce de surmonter des conditions environnementales défavorables (Achérar *et al.*, 1984 ; Barbero *et al.*, 1987 ; Papio, 1987).

Pour *P. halepensis*, comme pour *P. brutia*, le vent favorise la dissémination des graines ailées sur des distances supérieures à 30 voire 100 m (Trabaud *et al.*, 1985 ; Barbero *et al.*, 1987 ; Richardson, 1988 ; Thanos *et al.*, 1989).

Bien que *P. salzmannii* présente les mêmes caractéristiques que les deux pins précédents, sa régénération après incendie (en particulier lorsque les surfaces incendiées sont très importantes) est difficile (Trabaud & Campant, 1991). Ce phénomène serait dû au fait que les graines de ce pin sont disséminées au mois de mai, et donc que les jeunes plantules seraient détruites par les feux d'été, diminuant, voire empêchant, toute possibilité de régénération des peuplements.

Les pins ont besoin d'endroits découverts et ensoleillés ; en effet, nombreux sont les auteurs (Loisel, 1966 ; Achérar *et al.*, 1984 ; Trabaud *et al.*, 1985 ; Papio, 1987) qui ont montré qu'un couvert végétal, et plus particulièrement celui d'espèces herbacées (par effet de couverture du sol), a une action négative sur la germination, puis l'installation des plantules de pins : plus le recouvrement est dense moins est grande la possibilité d'installation des plantules. L'ombre crée, aussi, un obstacle à la germination des graines de pins. Les expériences de Calamassi (1982), puis Thanos & Skordilis (1987) ont montré la nature héliophile de la germination des deux pins, avec une inhibition complète de la germination lorsque les conditions expérimentales simulaient un couvert dense.

Les graines de *P. halepensis* et *P. brutia* ayant subi l'effet du feu germent dès la première année ; les autres années, les nouvelles germinations proviennent des semenciers extérieurs ou épargnés par le feu, car ces deux espèces de pins ne créent pas d'importantes banques de graines dans le sol (Achérar *et al.*, 1984). La fructification des deux pins commencerait dès l'âge de 8 à 10 ans (Nahal, 1983 ; Achérar *et al.*, 1984 ; Trabaud *et al.*, 1985 ; Papio, 1987 ; Thanos *et al.*, 1989). Mais, d'après Boudy (1950), *P. halepensis* ne produit des semences viables en quantité suffisante pour assurer une régénération qu'au bout de 20 ans seulement. D'autre part, Achérar *et al.* (1984), Papio (1987) ont montré que la dissémination des graines ne dépassait pas 30 mètres au-delà du semencier pour 98 % des semences. Des intervalles d'incendies trop courts (inférieurs à 20 ans) mettront en danger la régénération des pins puisque ceux-ci n'auront pas le temps de produire des cônes possédant des graines fertiles et ainsi de pouvoir assurer une descendance. Néanmoins, ces pins peuvent se régénérer en absence de feu. Ils peuvent s'implanter facilement dans les friches ou se ressemer dans le sous-bois.

L'accroissement de l'aire de *P. halepensis* serait dû à l'homme qui a permis l'envahissement des terrains cultivés (principalement les vignes) abandonnés au cours du xx^e siècle (Barry, 1960 ; Achézar *et al.*, 1984 ; Barbero *et al.*, 1987).

Le feu n'est pas un agent favorisant la propagation des pins. L'action des températures élevées n'entraîne pas de capacité germinative accrue ; si les pins étendent leur domaine à la faveur des incendies, ce ne peut être que grâce à la création d'espaces dénudés, provisoirement libres de végétation.

Le cas des cistes est plus complexe que celui des pins. Leur dissémination par barochorie et autochorie ne leur permet pas de « prospecter » de grandes surfaces. Elle nécessite la présence de pieds adultes dans le proche voisinage (Barry, 1960 ; Troumbis & Trabaud, 1986). En conditions naturelles, l'état de dormance des graines ne permet qu'un faible taux de germination (environ entre 4 et 20 % ; voir Tab. I). Leur besoin de lumière à la fois pour la germination (effet inhibiteur du rouge sombre), pour le développement de la plantule et celui de la plante adulte, nécessite une absence de couvert. Le feu change le spectre de la lumière reçue par les graines dans le sol en détruisant les feuilles vertes qui filtrent sélectivement la lumière. L'ombre (ou une faible intensité lumineuse : un rapport rouge clair/ rouge sombre de 0,75) réduit le taux de germination (Roy & Sonié, 1992). Les cistes coloniseront principalement les zones dénudées. La faiblesse des réserves de la graine oblige la plantule à être très tôt autonome. Elle doit donc photosynthétiser rapidement et, étant héliophile, a besoin d'espaces ouverts où la compétition est faible.

Par ailleurs, le passage répété du feu (un brûlage tous les deux ans) provoque une disparition des individus de cistes et plus particulièrement de *C. monspeliensis* (Trabaud, 1992). Ce n'est que vers l'âge de trois ans qu'apparaît la pleine floraison de nombreuses espèces de cistes (Trabaud, obs. pers. ; Roy & Sonié, 1992). Comme la plupart des cistes ne se reproduisent que par voie sexuée, les individus n'ont pas le temps d'accomplir leur cycle reproductif ; en outre, la période de viabilité des graines dans le sol ne dépasse pas 1 à 2 ans (Dansereau, 1939 ; Troumbis & Trabaud, 1987) ; en conséquence, le stock de semences enfouies dans le sol tend à décroître, voire même à disparaître, entraînant une diminution progressive des individus présents dans les zones incendiées. Gerber (1898 ; cité par Barry, 1960) a constaté ce même phénomène pour *C. albidus* : des incendies se succédant pendant plusieurs années consécutives entraînent une disparition des populations.

La caractéristique principale des graines de cistes est la différence de dureté du tégument (Vuillemin & Bulard, 1981 ; Troumbis & Trabaud, 1986 ; Thanos & Georghiou, 1988). Sans traitement, seulement une petite fraction (les graines « molles » : généralement moins de 25 % des semences) peut s'imbiber et germer, tandis que le reste (les graines « dures ») ne peut pas normalement s'imbiber d'eau. Ceci peut être corrigé par un traitement thermique ou une scarification mécanique. Ainsi, les graines dures accumulées dans le sol germeront après avoir subi le choc de la chaleur du feu. Les semences molles assureraient la survie des populations en absence de perturbations, grâce à quelques pieds isolés ; associées à une longue période de dissémination (Dansereau, 1939), elles permettraient une germination étalée dans le temps lors de bonnes conditions environnementales et réduiraient les pertes de germinations prématurées. Les graines dures donneraient des germinations en masse après avoir été stimulées par les températures lors des incendies.

La présence de semences implique la présence de pieds adultes qui occasionnent de l'ombre et des effets de compétition. Sans bouleversement, la régénération des cistes est difficile (cependant, elle existe et les cistes sont éparpillés çà et là en fonction de conditions favorables très localisées). Grâce au passage de l'incendie, la chaleur dégagée lève l'état de dormance et la suppression du couvert végétal élimine la compétition pour la lumière. Dans les terrains incendiés, toutes les conditions sont remplies pour assurer une bonne germination et un bon développement des plantules. C'est sur ces types de zones que sont rencontrées les grandes communautés quasiment monospécifiques de cistes (tels les « jarales » en Espagne ; Bolanos & Lopez-Guinea, 1949). Toutefois, les cistes parviennent à coloniser des zones (moins étendues que celles incendiées) qui ont été bouleversées par des débroussailllements ou d'anciens champs cultivés abandonnés (Kuhnholz-Lordat, 1958 ; Barry, 1960) grâce à des germinations provoquées par des températures estivales élevées et lorsqu'il y a une faible présence de concurrents.

Du fait de leur taux élevé de production de semences et de leurs types de dissémination, les espèces considérées ne dépendent pas uniquement du feu, mais possèdent des dispositifs leur permettant de coloniser rapidement des zones vides et de survivre dans un environnement présentant des conditions imprévisibles (perturbations, irrégularités des conditions climatiques) caractérisant le milieu méditerranéen. En outre, végétaux devant obligatoirement se reproduire par voie sexuée, des intervalles entre les incendies trop courts (< 3 ans pour les cistes, < 20 ans pour les pins) ne permettraient pas une régénération et donc élimineraient ces végétaux des écosystèmes soumis à des feux répétés. Comme il a été montré par ailleurs (Trabaud & Prodon, 1993), les communautés végétales méditerranéennes après incendie se reconstituent semblables à celles qui existaient avant le feu ; il n'a pas été observé d'invasion des communautés en place par les pins, ou les cistes, si ceux-ci n'étaient pas présents auparavant. Les pins et les cistes ne sont pas des pyrophytes (plantes favorisées ou maintenues par le feu selon la définition) mais des espèces « opportunistes » capables d'envahir des terrains bouleversés en absence de compétiteurs agressifs.

RÉSUMÉ

Après un incendie (perturbation fréquente dans la région méditerranéenne), les cistes et les pins sont des espèces à reproduction sexuée obligatoire. Ils ont été considérés pendant longtemps comme des « pyrophytes sociaux » (voir la définition de Kuhnholz-Lordat, 1938), c'est-à-dire des espèces obligatoirement liées au feu. En confrontant (à partir de recherches personnelles et/ou issues de sources bibliographiques) des études expérimentales ayant trait plus particulièrement aux effets des températures élevées sur le processus de germination, et des travaux de terrain, il ressort que ces espèces ne sont pas exclusivement dépendantes du feu mais sont des végétaux occupant des sites ouverts à la suite d'une perturbation, généralement vides de couvert végétal, et surtout ne présentant pas de compétiteurs agressifs.

Mots-clés : germination, régénération, reproduction sexuée, pyrophytes, *Cistus* spp., *Pinus* spp.

SUMMARY

After a disturbance such as fire (very frequent in the Mediterranean basin), *Cistus* spp. and *Pinus* spp., are obligatory seeder species. For a long time they have been considered as « social pyrophytes » (see Kuhnholz-Lordat's definition, 1938), i.e. obligatorily associated with fires. By comparing (from personal data and/or from bibliographic sources) experimental studies dealing more particularly with the effects of high temperatures on germination processes and field researches, it becomes evident that these species are not exclusively dependent on fire but are plants occupying open disturbed sites, generally with a scarce vegetative cover, and particularly without the presence of aggressive competitors.

Key words : germination, regeneration, obligatory seeders, pyrophytes, *Cistus* spp., *Pinus* spp.

RÉFÉRENCES

- ACHÉRAR, M., LEPART, J. & DEBUSSCHE, M. (1984). — La recolonisation des friches par le pin d'Alep *Pinus halepensis* Mill. en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 4 : 179-189.
- ARIANOUTSOU, M. (1984). — Post-fire successional recovery of a phryganic (east Mediterranean) ecosystem. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 5 : 387-394.
- ARIANOUTSOU, M. & MARGARIS, M.S. (1982). — Phryganic (east mediterranean) ecosystems and fire. *Ecologia Mediterranea*, 8 : 473-480.
- BAKER, H.G. (1972). — Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53 : 997-1010.
- BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R., MIGLIORETTI, F. & QUÉZEL, P. (1987). — Incidence of exogenous factors on the regeneration of *Pinus halepensis* after fire. Influence of Fire on the Stability of Mediterranean Forest Ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, 13 : 51-56.
- BARRY, J.P. (1960). — Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes. *Année Biologique*, 36 : 311-550.
- BOLANOS, M.M. & LOPEZ-GUINEA, E. (1949). — *Jarales y jaras (Cistografia hispanica)*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Madrid. 228 pp.
- BOUDY, P. (1950). — *Economie forestière nord-africaine. II. Monographie et traitement du pin d'Alep*. Larose, Paris. pp. 639-690.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1935). — Un problème économique et forestier de la garrigue languedocienne. *Communication Société Internationale Géobotanique Méditerranéenne Alpine*, 35 : 11-22.
- BRAUN-BLANQUET, ROUSSINE, N. & NÈGRE, R. (1952). — *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. Centre National Recherche Scientifique, Paris. 297 pp.
- CALAMASSI, R. (1982). — Effetti della luce e della temperatura sulla germinazione dei semi in provenienze di *Pinus halepensis* Mill. e *Pinus brutia* Ten. *Italia Forestale e Montana*, 37 : 174-187.
- CALAMASSI, R., FALUSI, M. & TOCCI, A. (1984). — Effets de la température de germination et de la stratification sur la germination de *Pinus halepensis* Mill. *Silvae Genetica*, 33 : 133-139.
- CASAL, M. (1987). — Post-fire dynamics of shrublands dominated by Papilionaceae plants. In : Influence of Fire on the Stability of Mediterranean Forest Ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, 13 : 87-98.
- COME, D. (1970). — *Les obstacles à la germination*. Masson, Paris. 162 pp.
- CORRAL, R., PITA, J.M. & PEREZ-GARCIA, F. (1990). — Some aspects of seed germination in four species of *Cistus* L. *Seed Science Technology*, 18 : 321-325.
- DANSEREAU, P.M. (1939). — *Monographie du genre Cistus*. Thèse n° 1003, Université Genève. 90 p.
- DE LILLIS, & TESTI, A. (1990). — Post-fire dynamics in a disturbed mediterranean community in central Italy, pp. 53-62. In : *Fire in Ecosystem Dynamics*, J.G. Goldammer & M.J. Jenkins (eds). SPB Academic Publishing, The Hague.

- ETIENNE, M. (1977). — *Bases phyto-écologiques du développement des ressources pastorales en Corse*. Thèse Docteur Ingénieur Ecologie, Université Sciences et Techniques Languedoc, Montpellier. 210 pp.
- FLAHAULT, C. (1924). — Les incendies de forêts. *Revue Botanique Appliquée et Agriculture Tropicale*, 4 : 1-20.
- FLOYD, A.G. (1966). — Effect of fire upon weed seeds in the wet sclerophyll forest of northern New South Wales. *Australian Journal Botany*, 14 : 243-256.
- GAUSSEN, H. (1970). — *Carte de la végétation de la région méditerranéenne. Notice explicative*. UNESCO/FAO, Paris. 90 pp.
- GRILL, R. & SPRUIT, C.J.P. (1972). — Properties of phytochrome in Gymnosperms. *Planta*, 108 : 203-213.
- JUHREN, M.C. (1966). — Ecological observations on *Cistus* in the Mediterranean vegetation. *Forest Science*, 12 : 416-426.
- KARSSSEN, C.M. (1980/1981). — Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. *Israel Journal of Botany*, 29 : 45-64.
- KENDRICK, R.E. (1976). — Photocontrol of seed germination. *Science Progress*, 63 : 347-367.
- KUHNHOLTZ-LORDAT, G. (1938). — *La terre incendiée. Essai d'agronomie comparée*. Maison Carrée, Nîmes. 361 pp.
- KUHNHOLTZ-LORDAT, G. (1952). — *Le tapis végétal dans ses rapports avec les phénomènes actuels de surface en Basse Provence*. Le Chevalier, Paris. 208 pp.
- KUHNHOLTZ-LORDAT, G. (1958). — L'écran vert. *Mémoires du Muséum national Histoire naturelle (B)*, 9, 276 pp.
- LAURENT, L. (1933). — Les cistes. *Le Chêne*, 36 : 134-165.
- LEGRAND, E. (1979). — *Etude expérimentale des propriétés germinatives de quelques semences sahéliennes*. Rapport Office Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris. 39 pp.
- LE HOUÉROU, H.N. (1974). — Fire and vegetation in the Mediterranean Basin. *Tall Timbers Fire Ecology Conference*, 13 : 237-277.
- LOISEL, R. (1966). — Germination du pin d'Alep au niveau de certaines associations végétales de Basse Provence. *Bulletin Société Botanique France*, 113 : 324-329.
- MANSANET, C.M. (1987). — Incendios forestales en Alicante. Estudio de la evolución de la vegetación quemada. *Publicaciones Caja de Ahorros Provincial Alicante*, 143, 188 pp.
- NAHAL, I. (1983). — Le pin brutia. I. *Pinus brutia* Ten. spp. *brutia*. *Forêt Méditerranéenne*, 5 : 165-172.
- NAVEH, Z. (1975). — The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29 : 199-208.
- PAPIO, C. (1987). — Regeneració del pi blanc despres d'un incendi. In : Ecosistemes Terrestres. Resposta als Incendis i altres Pertorbacions. *Quaderns Ecologia Aplicada*, 10 : 83-91.
- PRODON, R., FONS, R. & PETER, A.M. (1984). — L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micro-mammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-orientales : premiers résultats. *Revue Ecologie (Terre Vie)*, 39 : 129-158.
- QUÉZEL, P. & BARBERO, M. (1992). — Le pin d'Alep et les espèces voisines : répartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne*, 13 : 158-170.
- RICHARDSON, D.M. (1988). — Age structure and regeneration after fire in a self-sown *Pinus halepensis* forest on the Cape Peninsula, South Africa. *South African Journal Botany*, 54 : 140-144.
- ROLSTON, M.P. (1978). — Water impermeable seed dormancy. *Botanical Review*, 44 : 365-396.
- ROY, J & ARIANOUTSOU, M. (1985). — Light quality as the environmental trigger for the germination of the fire-promoted species *Sarcopoterium spinosum* L. *Flora*, 177 : 345-349.
- ROY, J. & SONIÉ, L. (1992). — Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *Journal Applied Ecology*, 29 : 647-655.
- THANOS, C.A. & SKORDILIS, A. (1987). — The effect of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *P. brutia* seeds. *Seed Science Technology*, 15 : 163-174.
- THANOS, C.A. & GEORGHIOU, K. (1988). — Ecophysiology of fire-stimulated seed germination in *Cistus incanus* spp. *creticus* (L.) Heywood and *C. salvifolius* L. *Plant, Cell and Environment*, 11 : 841-849.
- THANOS, C.A. & MARCOU, S. (1991). — Post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos island (Greece) : 6 years after. *Acta Oecologica*, 12 : 633-642.
- THANOS, C., MARCOU, S., CHRISTODOULAKIS, D. & YANNITSAROS, A. (1989). — Early post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystem of Samos island (Greece). *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 10 : 79-94.

- TOOLE, V.K. (1973). — Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Science Technology*, 1 : 339-396.
- TRABAUD, L. (1970). — Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc. *Naturalia Monspelienis*, 21 : 231-242.
- TRABAUD, L. (1980). — *Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des garrigues du Bas-Languedoc*. Thèse Doctorat état, Univ. Sciences et Techniques Languedoc, Montpellier. 288 pp.
- TRABAUD, L. (1983). — Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). *Annales Sciences Forestières*, 40 : 177-195.
- TRABAUD, L. (1987). — Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean Basin. In : Influence of Fire on the Stability of Mediterranean Forest Ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, 13 : 25-37.
- TRABAUD, L. (1992). — Influence du régime des feux sur les modifications à court terme et la stabilité à long terme de la flore d'une garrigue de *Quercus coccifera*. *Revue Ecologie (Terre Vie)*, 47 : 209-230.
- TRABAUD, L. & CAMPANT, C. (1991). — Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation*, 58 : 329-343.
- TRABAUD, L. & LEPART, J. (1980). — Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43 : 49-57.
- TRABAUD L., MICHELS, C. & GROSMAN, J. (1985). — Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forest. II. Pine reconstitution after wildfire. *Forest Ecology Management*, 13 : 167-179.
- TRABAUD, L. & OUSTRIC, J. (1989a). — Heat requirement for seed germination of three *Cistus* species in the garrigues of southern France. *Flora*, 183 : 321-325.
- TRABAUD, L. & OUSTRIC, J. (1989b). — Influence du feu sur la germination des semences de quatre espèces ligneuses méditerranéennes à reproduction sexuée obligatoire. *Seed Science Technology*, 17 : 589-599.
- TRABAUD, L. & OUSTRIC, J. (1989c). — Comparaison des stratégies de régénération après incendie chez deux espèces de cistes. *Revue Ecologie (Terre Vie)*, 44 : 3-13.
- TRABAUD, L. & PRODON, R. (eds.) (1993). — *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Ecosystems Research Report 5 Commission European Communities, Bruxelles. 441 pp.
- TROUMBIS, A. & TRABAUD, L. (1986). — Comparison of reproductive biological attributes of two *Cistus* species. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 7 : 235-250.
- TROUMBIS, A. & TRABAUD, L. (1987). — Dynamique de la banque de graines de deux espèces de cistes dans les maquis grecs. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 8 : 167-179.
- VALBUENA, M.L., TARREGA, R. & LUIS, E. (1992). — Influence of heat on seed germination of *Cistus laurifolius* and *C. ladanifer*. *Journal Wildland Fire*, 2 : 15-20.
- VUILLEMIN, J. & BULARD, C. (1981). — Ecophysologie de la germination de *Cistus albidus* L. et *C. monspeliensis* L. *Naturalia Monspelienis*, 46 : 1-11.