



HAL
open science

Analyse spatiale et fonctionnelle de la réponse de la végétation après incendie en Basse Provence calcaire

V. Bonnet, T. Tatoni

► **To cite this version:**

V. Bonnet, T. Tatoni. Analyse spatiale et fonctionnelle de la réponse de la végétation après incendie en Basse Provence calcaire. Forêt Méditerranéenne, 2003, XXIV (4), pp.385-402. hal-03564576

HAL Id: hal-03564576

<https://hal.science/hal-03564576v1>

Submitted on 10 Feb 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.

Analyse spatiale et fonctionnelle de la réponse de la végétation après incendie en basse Provence calcaire

par Véronique BONNET et Thierry TATONI

***Une des premières questions
que l'on se pose après un incendie
est quelle est la capacité
des écosystèmes de se reconstituer
par eux-mêmes, et par conséquent
quelle est l'opportunité d'engager
des travaux pour favoriser
leur restauration ?
L'étude qui nous est présentée ici,
consiste à suivre les changements
de végétation après incendie
sur différents sites incendiés
des Bouches-du-Rhône.
Le suivi de la végétation
a été fait sur trois ans
dans le but de déterminer
les modèles d'organisation,
de structuration
et les processus de recolonisation
de la végétation après incendie.***

1 - Pinède : formation forestière
ou préforestière à pins dominants

Introduction

Le feu est une perturbation majeure des écosystèmes méditerranéens (LLORET & MARÍ, 2001 ; BLONDEL, 1995 ; TRABAUD, 1976 ; 1984 *in* TATONI, 1992 ; WHELAN, 1995) et il façonne depuis longtemps les paysages provençaux. En Provence calcaire, le climat méditerranéen, caractérisé par une sécheresse estivale et un vent fort (mistral), ajouté à la présence d'essences végétales très combustibles, favorisent les incendies (HETIER, 1993 ; TRABAUD, 1987 ; WHELAN, 1995).

Dans le bassin méditerranéen, il est généralement admis que les activités humaines agricoles et pastorales au moins dès le Néolithique (CARCAILLET, 1998 ; GUILLERM & TRABAUD, 1980) se sont ajoutées à cette tendance naturelle d'ignition et de propagation des feux et ont ainsi modifié le régime des incendies (GUILLERM & TRABAUD, 1980 ; LLORET & MARÍ, 2001 ; TRABAUD, 1987). Ces pressions anthropiques (feux pastoraux, agriculture, pâturage, etc.) se sont poursuivies de façon discontinue jusqu'à la fin du XIX^e siècle (GUILLERM & TRABAUD, 1980).

A partir de la seconde moitié du XX^e siècle, les conséquences de l'abandon du pastoralisme et de la déprise agricole se sont faites plus nettement sentir avec une augmentation des surfaces forestières principalement au profit de la pinède¹ (BARBERO *et al.*, 1987 ; TATONI, 1992) induisant des changements marqués dans le régime des feux (AMOURIC, 1992 ; BARBERO *et al.*, 1987 ; GIOVANNINI *et al.*, 2001 ; GUILLERM & TRABAUD, 1980 ; HETIER, 1993 ; LLORET & MARÍ, 2001). Au cours de cette période, un nombre croissant d'incendies de grandes surfaces ont alors affecté les paysages méditerranéens (HETIER, 1993).



Photo 1 :
Le massif de l'Etoile
après l'incendie de 1997

- 2 - NDLR : cet article a été rédigé avant l'été 2003, qui a connu un retour des grands incendies (plus de 60 000 ha brûlés, dans le Sud de la France).
- 3 - Patrons : modèles d'organisation observés ou théoriques
- 4 - Phytocénose : fraction végétale de la biocénose, ensemble des êtres vivants présents dans un milieu donné
- 5 - Résilience : capacité pour un écosystème ou une communauté après une perturbation de retourner vers un état stable
- 6 - Attributs vitaux : caractéristiques biologiques d'une espèce apportant des informations quant à sa fonction (mode de dissémination par exemple)

Bien qu'une tendance à la stabilisation des surfaces brûlées soit initiée depuis les années 1990², ces forts régimes d'incendies ont entraîné une grande mobilisation scientifique (PRODON, 1987). De nombreuses études ont alors été menées concernant, d'une part, l'impact des incendies sur la flore (TRABAUD & LEPART, 1980 ; TRABAUD, 1987 ; WHELAN, 1995) et sur la faune (vertébrés et invertébrés) du bassin méditerranéen (WHELAN, 1995) et, d'autre part, les patrons³ de recolonisation post-incendie (HAIM, 1993 ; IZHAKI, 1993 ; PRODON, 1987).

L'originalité de notre étude réside principalement dans l'effort pour comprendre les mécanismes de cicatrisation des phytocénoses⁴ après incendies en fonction des paramètres spatiaux de ces incendies. Plus concrètement, il s'agit d'évaluer le facteur "distance à la zone non perturbée" par rapport aux patrons de recolonisation de la végétation. L'hypothèse sous-jacente à cette problématique est que la résilience⁵ peut varier suivant la taille des taches incendiées ; la relation "taille/résilience" pouvant être directe par le jeu de l'éloignement des sources de diaspores, et/ou indirecte, à travers le lien présumé entre taille et intensité du feu.

Notre étude sur la végétation comporte deux grands volets :

- l'exploitation d'un suivi diachronique, sur trois années, d'une série de placettes disposées dans différents contextes spatiaux, afin de rendre compte de la réponse des commu-

nautés végétales aux niveaux qualitatif et quantitatif, et au niveau des attributs vitaux⁶;

- l'étude de la banque de graines et de la pluie de graines après incendie, sur plusieurs transects à partir de la zone non brûlée.

Cadre physique et biotique de l'étude

Localisation géographique des sites et contexte des incendies

L'ensemble de l'étude porte sur l'influence des caractéristiques spatiales des zones incendiées sur les processus de recolonisation végétale post-incendie. Cette étude nécessite donc de travailler sur des surfaces incendiées ayant des caractéristiques spatiales variées qui seront prises en compte comme variables explicatives de la recolonisation post-incendie. Nous avons choisi pour notre étude de nous intéresser à la fois à la taille des surfaces incendiées, et à la distance à la lisière entre zone incendiée et zone non incendiée.

En 1997, 124 incendies recouvrant 4508 ha ont eu lieu dans les Bouches-du-Rhône (Conseil général des Bouches-du-Rhône, 1973-2001), dont 4345 ha entre le 25 et le 27 juillet, jours de mistral violent, et 3450 ha sur le seul massif de l'Etoile. Malgré cet incendie de taille exceptionnelle pour la région (la moyenne sur 30 ans dans les Bouches-du-Rhône est de 11 ha/incendie), l'année 1997 s'est inscrite dans la tendance à la baisse des surfaces incendiées amorcée depuis 1991 (NINGRE, 1997). L'incendie du massif de l'Etoile est donc une rare opportunité d'étudier les processus de recolonisation post-incendie en basse Provence sur de grandes surfaces. De plus, durant le mois de juillet 1997, un grand nombre d'incendies s'est déclaré dans la périphérie de la ville de Marseille, créant une mosaïque de taches incendiées et ainsi une opportunité d'étudier l'influence des caractéristiques spatiales de la zone incendiée sur la recolonisation végétale.

Variable

« Taille de la zone incendiée »

Quatre des incendies de 1997 ont été choisis en fonction, d'une part de critères d'homogénéité de climat et de substrat (zones inféodées à la basse Provence calcaire, région d'Aix-Marseille), d'autre part de la diversité de leurs situations spatiales (4 zones de tailles et de formes différentes), Cf. Fig. 1.

Le plus grand d'entre eux, celui du massif de l'Etoile (I), a brûlé 3450 ha. Il est situé en bordure septentrionale immédiate de la ville de Marseille. C'est un incendie de grande taille, selon le référentiel précédemment décrit.

L'incendie du Petit Arbois (II) a parcouru 280 ha. Le site est localisé près de Calas, dans la partie sud de la commune d'Aix-en-Provence. C'est un incendie de taille moyenne.

L'incendie du Rove (massif de la Nerthe III) a parcouru 465 ha ; cet incendie est considéré comme étant de taille moyenne. La tache incendiée est située au nord-ouest de Marseille, sur la commune du Rove.

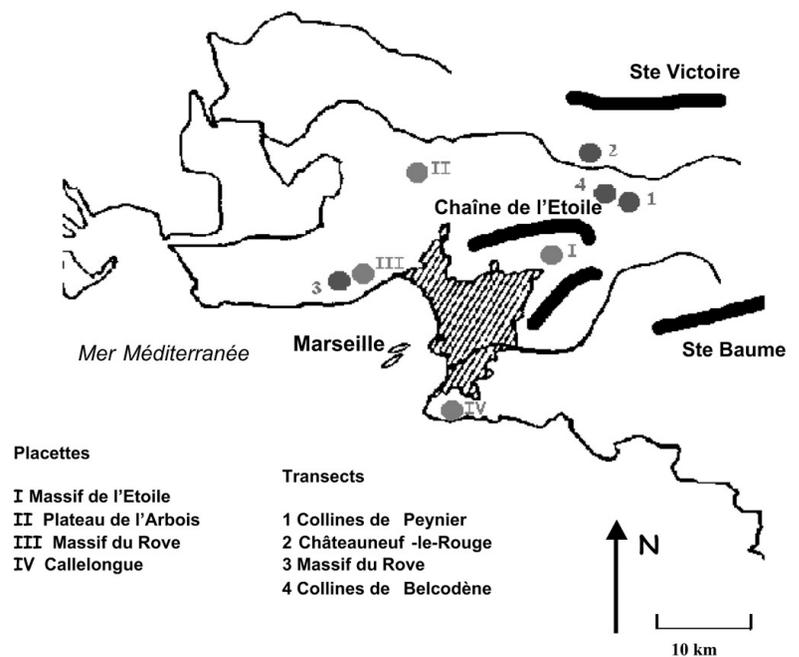
L'incendie de Callelongue (IV) a brûlé moins de 10 ha. C'est un incendie de petite taille. Il est situé au sud de Marseille, à l'entrée du massif des Calanques.

Variable « Distance à la zone non incendiée »

Durant l'été 1998, plusieurs incendies de taille petite à moyenne se sont déclarés dans la région d'Aix-Marseille. Nous avons étudié, pour trois d'entre eux, l'influence de la distance à la lisière « brûlé / non brûlé » sur les processus de recolonisation de la végétation. Ces incendies ont été retenus, sur des critères d'homogénéité de la végétation pré-incendie sur le site et de netteté de la lisière entre zone incendiée et non-incendiée, Cf. Fig. 1.

L'incendie de Peynier (1) a parcouru 260 ha. Nous avons sélectionné, pour notre étude, une portion incendiée de 800 m de diamètre. Ce site est localisé à l'intérieur des terres, à une vingtaine de kilomètres au nord-est de la ville de Marseille.

L'incendie de Châteauneuf-le-Rouge (2) a parcouru 15 ha. La zone sélectionnée pour notre étude fait 400 m de diamètre. Ce site



est localisé lui aussi en situation continentale, sur les contreforts sud de la Montagne Sainte-Victoire.

Un autre incendie sur la commune du Rove (3) a parcouru 47 ha. La zone étudiée est limitée à une portion isolée d'environ 2 ha, mesurant 200 m de long. Ce site est localisé relativement près du littoral, au nord-ouest de Marseille. Les deux sites incendiés au Rove (III et 3) sont distants de 500 mètres environ.

Au mois de mai 2000, un incendie a parcouru 40 ha, sur la commune de Belcodène (4) (nord-est de Marseille). La zone incendiée considérée pour notre étude mesure environ 400 m de diamètre.

Cadre physique

Les sites d'étude concernent la région d'Aix-Marseille et ont des altitudes variant entre 30 m et 570 m. Les placettes les plus littorales sont situées à 200 m de la mer, les plus continentales à 25 km.

Géologie

(Guieu *et al*, 1996 ; SGN, 1973)

L'ensemble des massifs étudiés se situent dans un même contexte géologique. Les terrains sont calcaires, ou marno-calcaires, avec des horizons souvent argileux.

Fig. 1 :

Carte de localisation des sites incendiés étudiés pour la végétation dans le département des Bouches-du-Rhône

Les sites de l'Etoile, du Rove et de Callelongue sont constitués de calcaire et marnes du Jurassique supérieur et du Crétacé. Celui de l'Arbois est d'origine beaucoup plus récente : il est constitué de calcaires lacustres de l'Éocène.

Les sites de Peynier, Châteauneuf-le-Rouge et Belcodène datent du Crétacé supérieur.

Climatologie

D'un point de vue climatique, tous les sites connaissent des conditions de xéricité estivale. La région d'Aix-Marseille est située en zone méso-méditerranéenne, avec certains secteurs à tendance thermo-méditerranéenne.

Les caractéristiques sont similaires pour tous les secteurs étudiés, avec deux mois de sécheresse estivale pour les sites les plus continentaux, et trois mois de sécheresse estivale pour les sites du Rove et de Callelongue. Les moyennes des précipitations annuelles pour chaque site varient de 483 mm à Callelongue, à 700 mm sur les sommets de l'Etoile. La température annuelle moyenne varie de 11,3°C sur les sommets de l'Etoile, à 14,9°C à Callelongue. Le vent dominant est un vent violent de nord-ouest (mistral). Le nombre de mois froids ($m < 0^{\circ}\text{C}$) est de zéro pour le site de Callelongue, de un pour l'Arbois, et varie de un à deux selon l'exposition et l'altitude, pour le massif de l'Etoile.

Cadre biotique et pression humaine

En Provence, la structuration actuelle des paysages est un héritage des pratiques agricoles et pastorales passées et de l'histoire de leurs abandons et de leurs maintiens (TATONI & ROCHE, 1994). La structure de la végétation notamment est très intimement liée aux régimes des feux (TRABAUD et LEPART, 1981). Depuis une trentaine d'années, le régime des feux a tendance à évoluer vers une augmentation du nombre de feux périurbains et une diminution de la surface totale incendiée (NINGRE, 1997 ; Conseil général des Bouches-du-Rhône, 1973-2001). Cette situation génère des mosaïques de taches incendiées de surface variable. Dans ces conditions d'incendies répétés, une végétation adaptée, avec dominance d'espèces appelées pyrophytes⁷, se développe. En fonction de leur stratégie adaptative de réponse aux incendies, on distingue les espèces rejetant de souche (« sprouters ») et les espèces privilégiant la reproduction par semences après la perturbation (« seeders »). Si les *seeders* et notamment les annuelles occupent une place importante dans les premiers stades de recolonisation post-incendie, très vite, les communautés végétales des formations de type garrigue et matorrals en général (dans lesquelles les phanérophytes⁸ et les nanophanérophytes⁹ sont dominants) sont recolonisées par les espèces de type *sprouters*, et les formations se remettent en place selon un phénomène d'autosuccession (TRABAUD, 1992 ; BOND & VAN WILGEN, 1996).

Nous emploierons généralement le terme de matorral littoral pour désigner la formation arbustive à pistachier lentisque dominante sur le site de Callelongue.

Les principales formations végétales observées dans le secteur d'Aix-Marseille sont les pelouses à brachypodes, les garrigues à chêne kermès et/ou à romarin et/ou à pistachier lentisque, les pinèdes de pins d'Alep, les formations à chênes verts et/ou à chênes pubescents (MOLINIER *et al.*, 1976).

Les formations pré-incendies des sites étudiés ont été caractérisées par les différents gestionnaires et propriétaires des sites (Office national des forêts, commune du Rove, commune de Marseille). Nous avons également utilisé une typologie réalisée sur la végétation pré-incendie du versant sud du massif de l'Etoile (BONNET & BONNET, 1996).

- 7 - Pyrophytes : espèce végétale bénéficiant de l'incendie
- 8 - Phanérophytes : Espèces végétales ligneuses de grande taille \approx arbres
- 9 - Nanophanérophytes : Espèces végétales ligneuses de taille moyenne \approx arbustes

Photo 2 :

Le massif du Rove, avec au premier plan la zone incendiée en 97 et au deuxième plan la zone incendiée en 98



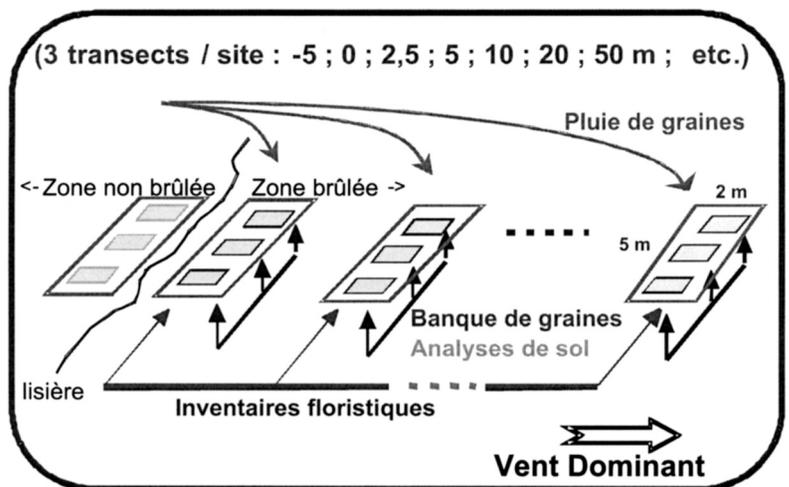
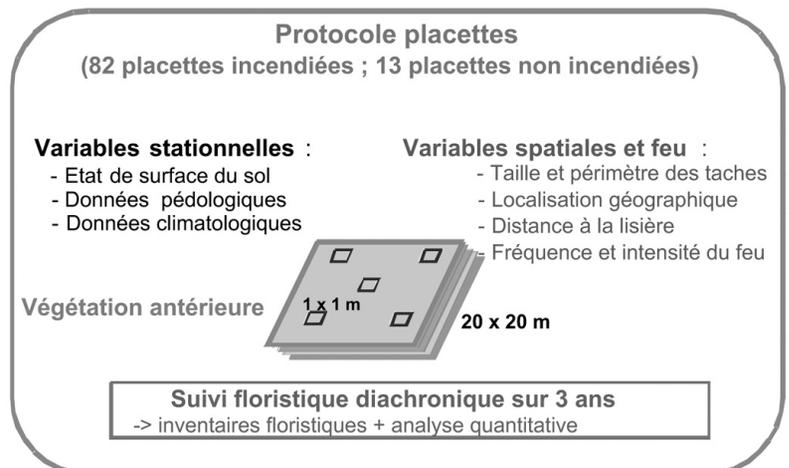
Méthodes

L'approche communautaire (**protocole « placettes »**) s'inscrit dans la continuité d'une analyse typologique visant à dresser un premier bilan des principales situations écologiques. Un réseau d'environ 90 placettes de 20x20 m a été mis en place. Chacune des placettes a fait l'objet d'inventaires floristiques exhaustifs ; certaines placettes représentatives de l'ensemble du réseau sont étudiées par une approche quantitative basée sur une analyse fine à partir de quadrats de 1x1 m.

Ces relevés floristiques ont été suivis sur une durée de trois ans à partir de la date d'incendie. Ils ont ensuite été interprétés à l'aide des informations contenues dans la base de données floristiques développée au sein de l'Institut méditerranéen d'écologie et paléoécologie (I.M.E.P.), de manière à établir des synthèses dans le cadre des réflexions sur les groupes fonctionnels.

Après reproduction sexuée, les graines sont disséminées selon des mécanismes variés permettant une plus ou moins grande expansion des espèces végétales. Dans les garrigues méditerranéennes, après incendie, la dynamique de colonisation végétale des espaces dénudés est principalement expliquée par la régénération végétative des espèces, par le stock semencier du sol et les apports par les vents. L'objectif de l'approche "banque et pluie de graines" (**protocole « transects »**) est donc de discriminer la part de ces types de régénération dans des espaces incendiés variables au niveau de leur taille (<10-3500 ha), de la distance à la zone non-brûlée, et éventuellement de leur histoire (date et fréquence des incendies) et des patrons paysagers dans lesquels ils se trouvent (garrigue basse, pinède, etc.).

La banque de graines a été échantillonnée selon des méthodes standardisées, sur une profondeur de 5 cm (ARCHIBOLD, 1979 ; JIMÉNEZ & ARMESTO, 1992 ; TRABAUD *et al.*, 1997), le long de transects positionnés dans les différentes taches incendiées (de la lisière vers le centre). Dans tous les cas, le même volume de sol a été prélevé à la même époque (début du printemps). Après passage en chambre de culture ou en serre, les germinations ont été dénombrées et comparées à la végétation réelle exprimée, de manière notamment à évaluer la pertinence de l'hy-



pothèse stipulant que le degré de ressemblance entre la composition de la banque de graine et la couverture végétale est proportionnel à l'intensité de la perturbation. De plus, les plantules identifiées ont pu être considérées d'un point de vue fonctionnel, en rattachant chaque espèce à son type biologique, son type de dissémination, sa stratégie démographique, etc.

La pluie de graines a été échantillonnée après installation de pièges à graines dans les différentes taches incendiées. Elle a permis d'appréhender plus particulièrement la dissémination des herbacées (dont bon nombre de graines sont pratiquement invisibles à l'œil nu). Les pièges à graines sont constitués d'une plaque enduite de graisse résistant aux rayons solaires et aux précipitations. Les pièges sont relevés, en moyenne,

Fig. 2 :
Protocoles de terrain

tous les mois au cours d'une année (au maximum de la floraison, la fréquence pourra être accélérée suivant l'importance de la production de graines). Les graines récoltées sont ensuite mises en culture dans les mêmes conditions que le stock semencier du sol (méthode selon DRAKE, 1998).

Pour compléter cet échantillonnage, des mesures de certains facteurs mésologiques ont également pu être effectuées (analyse de sol, analyse climatique). Cf. Fig. 2.

Synthèse des résultats

La discussion de nos résultats est divisée en trois grandes parties :

La première traite de l'influence des caractéristiques spatiales des zones incendiées sur les patrons de recolonisation végétale, aux niveaux spécifique et fonctionnel, et au niveau des indices de diversité.

La deuxième partie replace ces résultats dans la dynamique temporelle post-perturbation, et pose la réflexion au niveau de la résilience des communautés et des processus impliqués.

Enfin, la troisième partie est consacrée aux perspectives de recherche, et aux possibilités d'utiliser une approche plus expérimentale pour combiner les aspects spatiaux et fonctionnels des processus de recolonisation post-incendie.

Nous garderons à l'esprit que l'étude des patrons de végétation en zone non incendiée nous a conduits à deux constatations majeures :

- la végétation se répartit selon un gradient fortement identifié par le cortège floristique des sites les plus littoraux ;

- la prise en compte des attributs vitaux lors des analyses factorielles permet d'atténuer largement le particularisme de ces sites. Les gradients privilégiés sont alors un gradient phanérophytes / thérophytes¹⁰, un gradient stress-tolérance / compétition et un gradient zoochores¹¹/anémochores¹². Ces attributs constituent un moyen de s'affranchir en partie du particularisme des sites littoraux.

Le site de Callelongue est notamment lié à un cortège de taxons supportant mieux les conditions climatiques xériques¹³, les sols caillouteux et les fortes pentes.

Effets de la perturbation et influence des caractéristiques spatiales

Au niveau de l'ensemble des attributs vitaux, l'effet de la perturbation se traduit, d'une façon générale par une augmentation des thérophytes, des taxons rudéraux¹⁴ et des anémochores. Ces effets de la perturbation sont d'autant plus visibles que le site est petit.

L'augmentation des thérophytes s'explique par l'ouverture du milieu, profitable aux taxons passant la saison estivale (coïncidant avec le passage du feu) sous forme de graines enfouies dans le sol. La banque de graines joue alors un rôle important : TRABAUD *et al.* (1997) indiquent que, bien que la banque de graines et la végétation épigée puissent avoir des compositions floristiques assez différentes (dans des formations végétales de type pinèdes ou chênaies vertes), la végétation latente joue un rôle important dans les premiers stades de recolonisation post-incendie ; les taxons peuvent également provenir de la pluie de graines (BAKKER *et al.*, 1996), et profiter de l'espace libéré avant le développement des taxons à rejets de souche. Cependant, notre étude a montré que les indices de similarité étaient relativement faibles entre végétation exprimée et végétation acquise. Ils sont maximaux sur le site du Rove, dominé par les herbacées. Ces plantes appartenant à la végétation exprimée et qui ne semblent provenir ni de la banque, ni de la pluie de graines, pourraient être issues d'un pool de taxons qui ne sont ni « *obligate seeders* » ni « *obligate sprouters* » et qui privilégient en cette occasion la reproduction par rejets.

Une relation a été mise en évidence entre la distance à la lisière et les taux décroissants de phanérophytes *s.l.* et de chaméphytes¹⁵, et croissants de thérophytes. Ce gradient pourrait être lié aux capacités de régénération des espèces, avec des taxons « *obligate seeders* » au centre de la zone et des taxons essentiellement ligneux et rejetant de souches en lisière. Les capacités de rejets de souche dépendent de trois facteurs principaux : l'intensité de la perturbation, l'âge de l'individu et la saison (BOND & MIDGLEY, 2001 ; BOND & VAN WILGEN, 1996). Le long du transect, l'abondance des espèces rejetant de souche en lisière serait donc liée à une intensité moindre du feu à cet endroit

10 - Thérophytes :
plantes herbacées
annuelles

11 - Zoochores : plantes
dont les graines
sont dispersées
par les animaux

12 - Anémochores :
plantes dont les graines
sont transportées
par le vent

13 - Xérique : conditions
environnementales sèches

14 - Rudéral : espèce
végétale favorisée
par les perturbations,
l'ouverture du milieu,
l'apport de nutriments

15 - Chaméphytes :
espèces végétales
ligneuses de petite taille

qu'au centre de la tache. MALANSON & TRABAUD (1987) indiquent que *Quercus coccifera* est peu sensible à l'augmentation de l'intensité de la perturbation. Dans notre étude, les taxons responsables de la diminution des phanérophytes et chaméphytes avec l'éloignement à la lisière sont par exemple *Quercus coccifera* et *Rubia peregrina*, et ceux responsables de l'augmentation des thérophytes sont essentiellement *Ononis minutissima*, *Ulex parviflorus*, *Phagnalon sordidum*, *Fumana ericoides*.

A travers les changements observés au niveau des types biologiques le long des transects, il est envisageable de concevoir un gradient croissant d'intensité (chaleur) du feu de la lisière vers le centre.

L'augmentation des rudérales après perturbation constitue le deuxième grand phénomène observé, ce qui va dans le sens de nombreux résultats déjà obtenus (e.g. CLÉMENT et TOUFFET, 1990). Elle peut être liée à des taux élevés d'azote sous forme de nitrates dans le sol (FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1993). Dans notre étude, au contraire, ces concentrations sont maximales à proximité de la lisière, alors que les attributs vitaux se répartissent d'un pôle compétiteur en lisière vers un pôle plus rudéral et stress-tolérant au centre des zones brûlées.

Une des caractéristiques du gradient observé de la lisière vers le centre des zones brûlées est la présence de nombreux phanérophytes à proximité de la zone non incendiée, c'est-à-dire, en grande majorité, de taxons compétiteurs rejetant de souche après incendie (*Quercus coccifera*, *Rubia peregrina*).

La relation rudéralité / taux d'azote dans le sol n'est donc pas confirmée ici, ou se trouve masquée par cette dominance de taxons compétiteurs rejetant de souche à la lisière. L'augmentation des taxons rudéraux est essentiellement liée à l'ouverture du milieu (augmentation de la lumière).

Un autre point majeur mis en évidence par notre étude quant à l'influence des caractéristiques spatiales des zones incendiées sur la distribution des attributs vitaux, concerne les stratégies de dissémination. Nous avons en effet montré la prédominance des taxons anémochores dans les petites zones incendiées littorales, alors que les taxons zoochores dominent dans les grandes taches plus continentales.



Photo 3 :
L'incendie de Callelongue est de petite taille (moins de 10 ha ont brûlé). Il est situé à l'entrée du massif des Calanques

D'autre part, les taxons zoochores occupent préférentiellement les zones proches de la lisière (dominées par des ligneux bas). Pour expliquer ces phénomènes, plusieurs hypothèses s'offrent à nous :

- Les grandes zones brûlées sont plus difficiles à contourner, notamment pour les espèces animales se déplaçant à même le sol.

- Les grandes zones brûlées offrent de plus grandes possibilités d'habitats (ANDERSON, 1980) que les petites zones, notamment par l'intermédiaire des pins brûlés qui jouent le rôle de perchoirs et de nichoirs pour les oiseaux (LLIMONA *et al.*, 1993 ; LOPEZ & GUITIAN, 1988). Les espèces à faible amplitude d'habitats, très touchées par l'incendie (ARNOLD *et al.*, 1993) sont favorisées par la structure en mosaïque au sein des zones, et la diversité structurale de la végétation est très liée à la diversité avifaunistique¹⁶ (PRODON, 1995).

- De nombreux animaux qui ne trouvent pas les conditions idéales d'habitat au sein des zones brûlées viennent cependant s'y nourrir, la zone brûlée étant généralement une source importante de graines et de plantules (HAIM, 1993 ; BOCK & BOCK, 1978 ; COOK, 1959 ; AHLGREN, 1966) et la zone non brûlée une protection, notamment pour les petits mammifères (BIGALKE & WILLAN, 1984). Ces déplacements peuvent avoir deux conséquences : ces animaux (petits mammifères, oiseaux) peuvent être vecteurs de graines et améliorer ainsi la recolonisation par les taxons zoochores en lisière ; d'autres,

16 - Avifaunistique : des oiseaux

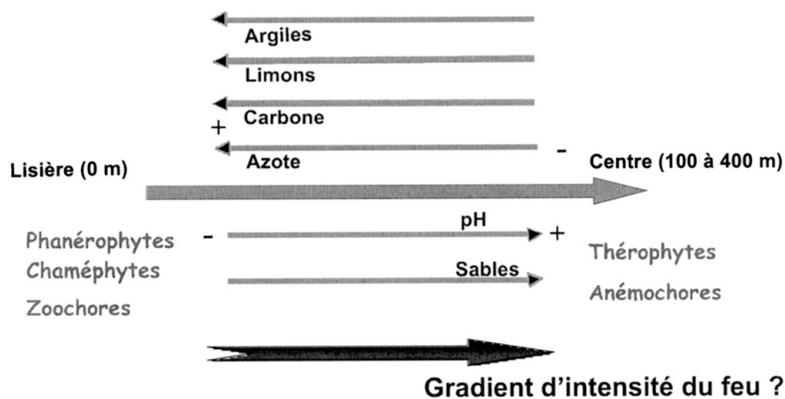


Fig. 3 :
Influence de la distance à la lisière sur les caractéristiques édaphiques et les attributs vitaux de la végétation

qui n'étaient pas présent avant le feu, viennent coloniser le milieu ouvert (HAIM, 1993 ; NOBLE *et al.*, 1985) du moins pendant les premières années suivant la perturbation par le feu (LAWRENCE, 1966). Ces animaux peuvent être responsables d'une diminution d'une partie du stock semencier par prédation, cependant, la prédation des graines après le feu est réduite par rapport à ce qui peut être observé en zone non brûlée (BOND, 1984).

Enfin, BOND et VAN WILGEN (1996) concluent que la relation entre la taille des surfaces brûlées et le taux de prédation des graines est très variable selon les espèces et les milieux considérés, et qu'il est difficile d'établir une relation stricte entre les deux.

- Les taxons anémochores ont des distances de dispersion très variables (BULLOCK & CLARKE, 2000 ; MANDERS, 1990 ; ARCHIBOLD, 1979). De plus, la pluie de graines étudiée sur les transects n'est pas nécessairement liée à la végétation immédiatement en lisière. Le dépôt des graines en bordure de la zone non brûlée semble même gênée par la structure ligneuse encore en place à cet endroit.

A une échelle spatiale locale, nos observations sur la répartition des taxons anémochores et zoochores (sachant que ceux-ci sont essentiellement représentés par des endozoochores¹⁷ à grosses graines) vont dans le sens de TURNBULL *et al.* (1999), qui constatent que le succès des espèces à petites graines augmente avec la taille de la perturbation par effet de leur supériorité numérique dans la pluie de graines.

A une échelle spatiale plus large, nos résultats montrent le contraire, et ce sont les endozoochores qui dominent (Cf. Fig. 3).

En terme de dynamique de la diversité, les indices de diversité floristique ont été largement étudiés dans les successions post-incendie.

L'influence de la taille des zones brûlées sur la richesse spécifique a été mise en évidence par TURNER *et al.* (1997), après l'incendie de Yellowstone. L'échelle d'étude était alors des placettes de 8 m². Cependant, la dispersion des graines en provenance de la zone non brûlée ne semblait pas être la cause de cette relation taille / richesse. Notre étude ne montre pas de relation entre la taille de la zone brûlée et la richesse. Au contraire, la richesse est significativement inférieure sur le petit site de Callelongue que sur les autres sites incendiés, ce qui confirmerait l'hypothèse de TURNER *et al.* (1997) signalant l'importance des conditions abiotiques plus sévères sur le taux de richesse spécifique post-incendie.

Les indices d'équitabilité¹⁸ et de diversité¹⁹ moyens par site augmentent tous après l'incendie. L'augmentation de l'indice d'équitabilité est différente sur les petits sites littoraux de ce qu'elle est sur les sites continentaux. La répartition des taxons de façon équitable sur les sites incendiés étudiés serait donc liée, elle aussi, à la taille du site et à sa position géographique (le Rove et Callelongue ayant les indices les plus forts). L'étude des indices d'équitabilité le long des transects montre que, quel que soit le site étudié, les plus fortes valeurs d'équitabilité se trouvent à moins de 10 mètres de la lisière, alors que les plus faibles correspondent à des distances de 100 ou 200 mètres sur les sites de Peynier, Châteauneuf et Belcodène, mais il n'y a pas de diminution graduelle de l'indice avec la distance. La diminution de l'équitabilité de la végétation acquise du Rove avec la distance à la lisière indique que, parmi les taxons recolonisant le milieu grâce à leurs diaspores, certains deviennent largement prépondérants au centre des zones brûlées, par rapport aux autres, à stratégie de dissémination plus réduite. Les meilleures stratégies de colonisation post-perturbation sont les endozoochores et les anémochores légers (DZWONKO & LOSTER, 1992) ; ces derniers deviennent dominants au centre des zones brûlées, alors

17 - Endozoochore : plantes dont les graines sont disséminées par les animaux après ingestion
18 - L'indice d'équitabilité rapporte la diversité observée à la diversité théorique maximale. Il n'exprime plus que l'équiabondance des espèces.
 $Es = \frac{1}{S} \log S$,
S étant le nombre de taxons de l'échantillon
19 - Indice de diversité : le concept de diversité taxonomique est utilisé afin de prendre en compte à la fois la richesse taxonomique et l'abondance relative des taxons (Barbault, 1992). La formule utilisée est la suivante :
 $Is = -\sum p_i \log_2 p_i$,
pi étant l'abondance relative du taxon i dans l'échantillon.

qu'en lisière, ils sont autant représentés que les autres stratégies de dissémination.

O'LEARY (1990) explique la diminution d'équitabilité comme étant la réduction graduelle de la richesse spécifique conjointement à la dominance progressive de quelques espèces.

Les espèces dominantes sont représentées au centre des transects par les taxons anémochores légers.

Enfin, les caractéristiques physico-chimiques des sols sont largement modifiées par les incendies. Ainsi, GIOVANNINI (1987 ; 1997) ; GIOVANNINI *et al.* (2001), CARBALLAS (1997) ou ANDREU *et al.* (2001) ont montré l'influence du feu sur les taux de matières organiques dans les sols, sur l'agrégation des particules du sol et donc sur la texture et les capacités d'érosion du sol. Ces propriétés physico-chimiques changent en particulier avec l'intensité du feu. Cela confirme le gradient observé le long des transects d'étude, pour lesquels nous avons conclu que l'intensité (chaleur) du feu était moins grande en lisière qu'au centre. Les taux de carbone organique et d'azote total sont décroissants avec la lisière, alors que le pH augmente (la roche-mère calcaire a un effet neutralisant sur l'acidification du sol due à la matière organique en décomposition – FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1993).

La présence de matière organique diminue l'érosion par la stabilisation des agrégats du sol (MARTIN *et al.*, 1955). Or, les taux de matière organique sont sensiblement réduits par la libération de chaleur liée à l'incendie, dans les couches superficielles (GIOVANNINI, 1987), et un entraînement des particules les plus fines s'opère ainsi dans les zones soumises à des incendies de forte intensité. VAUDOUR (1991) parle de ruissellement hypodermique. D'après nos analyses, des changements de texture du sol sont observés le long du transect. Les taux de sables sont plus importants vers le centre des transects, alors que les limons et les argiles sont plus abondants en lisière.

Ces gradients granulométriques peuvent avoir une influence sur la végétation en place, par l'intermédiaire du régime hydrique des sols ou encore de la faculté d'enracinement liée à la macroporosité des sols (BAIZE & JABIOL, 1995). Cependant, les fortes chaleurs liées à l'incendie ont également un fort pouvoir germinatif sur cer-

taines espèces (IZHAKI *et al.*, 2000 ; READ *et al.*, 2000 ; TRABAUD & OUSTRIC, 1989 ; LEGRAND, 1990).

En résumé, la taille et la localisation géographique de la zone brûlée ont une influence sur les attributs vitaux privilégiés lors de la recolonisation post-incendie, avec notamment les thérophytes et les anémochores plus abondants dans les taches de petite taille. Elles influent également sur les indices de richesse et d'équitabilité.

La distance à la lisière brûlé/non-brûlé joue un rôle important, du moins jusqu'à quelques centaines de mètres dans les patrons de végétation du point de vue spécifique et des attributs vitaux. Ces gradients de végétation sont liés à des gradients pédologiques. Il semblerait qu'un gradient d'intensité du feu soit en partie responsable des changements observés. Dans des communautés de chaparral californiens, RICE (1993) a mis en évidence, à des échelles spatiales fines, une relation entre les patrons de végétation et les changements des taux de nutriments dans le sol, liés à des variations locales d'intensité du feu.

Si la chaleur au moment de l'incendie joue un rôle sur la répartition de la végétation le long des transects, la pluie de graines est, elle aussi, répartie en fonction de la distance, sur le site le plus ouvert. Par contre, la richesse en graines de la végétation acquise ne diminuant pas avec la distance (ni sur les trois sites incendiés neuf mois avant le début des piégeages, ni sur le site de Belcodène échantillonné juste après l'incendie), les graines piégées ne proviennent sans doute pas directement de la végétation en lisière, mais ont probablement des distances de dissémination beaucoup plus grandes.

Résilience et processus de recolonisation

Des indications sur la résilience des communautés étudiées sont données par l'observation du retour des différents attributs vitaux et des indices de diversité vers des taux similaires à ceux observés dans la végétation non-incendiée ; les indices de turn-over²⁰ donnent également une indication sur la vitesse de changement des cortèges floristiques dans les premières années suivant l'incendie. Les processus de recolonisation sont en partie expliqués par la compa-

20 - Turn over :
taux de renouvellement

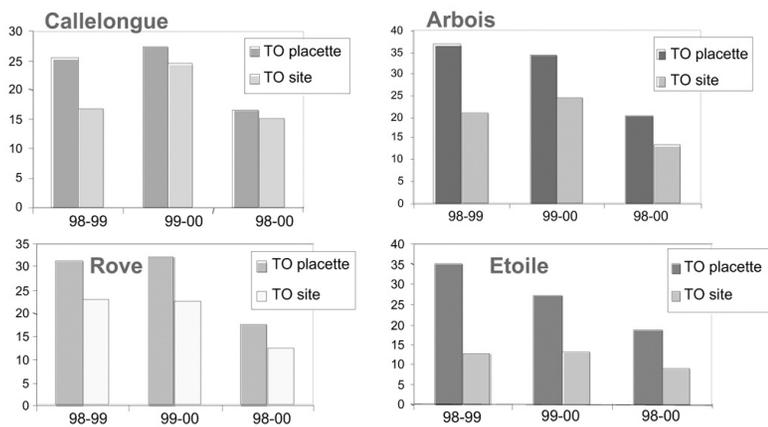


Fig. 4 :
Taux de renouvellement des espèces (TO) entre 98 et 99 (98-99), entre 99 et 2000 (99-00) et entre 98 et 2000 (98-00), par placette et par site, pour chacun des sites étudiés

raison des patrons observés sur les différents compartiments : végétations exprimée, latente et acquise.

Globalement, des changements importants par rapport à la végétation non-incendiée se sont produits durant les deux premières années post-perturbation. Entre la deuxième et la troisième année, les forts taux de taxons rudéraux apparus après l'incendie diminuent significativement, et les taxons tolérants au stress augmentent de façon significative, notamment sur le site de Callelongue (petit site littoral).

L'augmentation des taxons rudéraux est apparue plus importante dans les milieux de type pelouse xérophile et pinède que dans les garrigues à chêne kermès.

TRABAUD et LEPART (1980) confirment ce phénomène dans les garrigues à chêne kermès pour les deux premières années succédant à l'incendie. Il y a une grande fluctuation des taxons recolonisant le milieu durant les trois premières années post-incendie. L'étude des turn-over par espèce montre que les végétaux « fugaces » (TRABAUD & LEPART, 1980) sont essentiellement représentés par des taxons thérophytes et hémicryptophytes²¹, anémochores et à tendance rudérale.

Certains sites apparaissent, du point de vue des attributs vitaux, plus résilients (Callelongue) que d'autres, et les changements sont plus importants pour les straté-

gies de Grime que pour les autres attributs considérés.

TRABAUD (1987) avait bien mis en évidence l'augmentation des herbacées, principalement annuelles dans les premières années suivant l'incendie. Celles-ci proviennent en grande partie de la banque de graines (TRABAUD *et al.*, 1997 ; DE LILLIS *et al.*, 1999) et profitent de l'espace libéré par le feu ; ce sont des espèces définies comme fugaces (TRABAUD & LEPART, 1980). Elles ne restent pas présentes dans la végétation exprimée par la suite. LECK *et al.* (1989) et THOMPSON *et al.* (1997) indiquent que les banques de graines en région méditerranéenne sont essentiellement constituées de taxons persistants correspondant à des espèces herbacées, et contiennent très peu de taxons ligneux (grosses graines peu persistantes – BAKKER *et al.*, 1996) qui rejettent généralement de souche après perturbation. Ces taxons herbacés profitent des perturbations pour s'exprimer et recréer leur stock semencier.

Les pics observés correspondent bien au schéma général décrit habituellement après incendie (TRABAUD, 1994 ; O'LEARY, 1990), et ne sont pas l'effet d'une variation temporelle des variables stationnelles, indépendante du feu.

Notre étude montre une grande divergence entre les patrons de répartition de la végétation exprimée et de la végétation latente, et l'indice de similarité²² entre les deux compartiments est relativement faible. Sa répartition apparaît comme hétérogène sur l'ensemble des sites (bien que les espèces fréquentes sont identiques sur tous les sites, malgré une grosse disproportion dans la représentativité des différentes espèces), mais il existe cependant une composition spécifique inter-sites différente, à mettre en relation avec l'apport de la végétation antérieure au feu vers la banque de graines du sol.

La pluie de graines (autre source possible de l'augmentation de ces taxons herbacés – BAKKER *et al.*, 1996) montre une meilleure corrélation des patrons de répartition avec la végétation exprimée. L'indice de similarité est faible également. De plus, la similarité est faible entre la pluie de graines dans la zone non brûlée et celle de la lisière, et ne décroît pas avec la distance, ce qui tend à montrer que les taxons de la végétation

21 - Hémicryptophytes : plantes herbacées pérennes

22 - Indice de similarité : rend compte de la ressemblance de deux communautés données

acquise observée proviennent essentiellement de sources « lointaines » (THOMPSON *et al.*, 1997). Les meilleures corrélations sont obtenues dans les sites les plus ouverts. BOULET (1996) avait montré des corrélations beaucoup plus nettes entre ces deux compartiments dans des formations végétales ouvertes de carrière. DRAKE (1998) montre, lui aussi, dans des milieux forestiers, qu'il existe de plus grandes similarités de la végétation exprimée avec la pluie de graines qu'avec la végétation latente. Parmi les taxons annuels recolonisant rapidement le milieu après incendie, certains proviennent préférentiellement de la pluie de graines (*Lactuca serriola*, *Crupina vulgaris*, *Phagnalon sordidum*), d'autres proviennent essentiellement de la banque de graines (*Rosmarinus officinalis*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus vulgaris*, *Ulex parviflorus*).

Un décalage entre la pluie de graines piégée et la germination des taxons correspondants dans la végétation exprimée est probable. La végétation acquise serait ainsi explicative essentiellement de la végétation observée la deuxième année.

Globalement, malgré l'apparition de ce pool de taxons fugaces, les communautés étudiées sont très résilientes et amorcent très rapidement un retour vers des situations voisines de celles observées dans la végétation non incendiée. De plus, les patrons d'organisation de la végétation sont très semblables pour les placettes incendiées et pour les placettes de référence. TRABAUD (1983) indique qu'une communauté de garrigue à *Quercus coccifera* met 5 à 6 ans pour recouvrer sa structure initiale. La forte résilience semble principalement due à des processus de régénération végétative. BOND & MIDGLEY (2001) reviennent sur l'importance de ces processus de persistance par rapport à la reproduction sexuée (recrutement) dans les processus post-incendie. Cf. Fig. 5.

Il ressort de notre étude que la recolonisation post-incendie entraîne des modifications taxonomiques et fonctionnelles, **à différentes échelles d'espace et de temps**.

Les changements de patrons de végétation « tous sites confondus », donc à un niveau que nous appellerons régional sont peu perceptibles sur le pas de temps considéré. D'après la relation classique de proportionnalité entre le temps et l'espace (BLONDEL, 1995 ; BUREL & BAUDRY, 1999), à ce niveau

spatial correspond un cadre temporel plus long que celui utilisé au cours de notre étude.

Au niveau des sites, que nous appellerons « paysage », les patrons de végétation « évoluent » sur le pas de temps considéré pour notre étude : au sein de chacun des sites, des changements s'opèrent dans les communautés végétales post-incendie. Celles-ci s'orientent, entre l'année 1998 et l'année 2000 vers des cortèges floristiques s'enrichissant en ligneux et en taxons tolérants au stress, et s'appauvrissant en taxons thérophytes et rudéraux.

Au niveau de la placette (ou niveau local), les changements observés sont de grande amplitude et correspondent à des déplacements et remplacements rapides d'individus et de populations. Ceux-ci consistent plus précisément en l'apparition, entre la première et la deuxième année, d'un pool de taxons appelés « fugaces » qui sont en majorité thérophytes, anémochores et rudéraux, et qui disparaissent en masse entre la deuxième et la troisième année. Les taux de renouvellement du cortège floristique à l'échelle des placettes est très important et dû à ce pool de taxons fugaces. Le pic de deuxième année correspond donc à un changement de la flore au niveau local et sur un pas de temps très court. De plus, de fortes variations interviennent également au niveau de la structure de la végétation (donc en terme de fréquence ou d'occurrence des taxons). Ces changements très rapides et sur des échelles spatiales fines peuvent être assimilés à des « fluctuations » d'individus. De

Fig. 5 : Coefficient de similarité issus des tests de Mantel entre végétation latente, végétation exprimée et végétation acquise

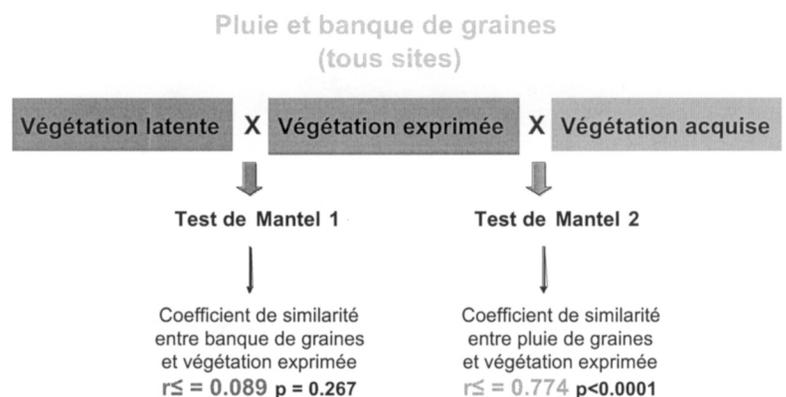




Photo 4 :
Le site de l'Arbois un an
après l'incendie de 97

telles variations quantitatives très rapides dans la dominance relative des espèces (que nous avons étudiées ici à travers les spectres biologiques, vitaux et de dissémination, et à travers les turn-overs par taxon) sont dues, selon VAN DER MAAREL (1993), à des fluctuations locales de type stress environnementaux.

Le feu jouerait-il alors le rôle d'un stress au niveau local et dans les formations que nous avons étudiées ? Malgré l'augmentation de l'occurrence momentanée des taxons rudéraux et thérophytes dans le cortège floristique à l'échelle des placettes, on a vu que les stratégies de Grime les plus liées aux fortes fréquences de perturbation étaient les Stress-tolérantes *s.l.* Cela va dans le sens d'une perturbation de type endogène (RYKIEL, 1985), intégrée au fonctionnement « habituel » des communautés. Si les phénomènes observés ressemblent effectivement aux processus de fluctuations décrits par VAN DER MAAREL (1993), il y a néanmoins une différence qui réside dans le fait que les changements observés se font dans le même sens sur la grande majorité des placettes, et non de façon aléatoire. Ces changements de type fluctuation locale constituent-ils la première étape du processus de résilience des communautés après passage du feu, ou simplement un effet temporaire de la perturbation, similaire à un stress environnemental ?

Ces changements locaux de composition floristiques et surtout de structuration des communautés s'intègrent dans des gammes d'échelles plus larges, dans le cadre des successions de végétation. Les variations constatées à ce niveau du paysage découlent, de façon atténuée, des processus de fluctuation à des échelles plus locales. Ils traduisent, sur un pas de temps de trois ans, le premier stade successional post-incendie des communautés étudiées. Ce type de stades successionnels relativement fugaces et bien différenciés les uns des autres, aboutissant rapidement à une communauté « stable » et « pérenne » (dans le contexte d'incendies fréquents), ici de type garrigue à chêne kermès, sont à rapprocher de la notion de succession régénérative, telle que l'a décrite VAN DER MAAREL (1988).

Au niveau régional (ensemble des sites), les patrons de végétation ne sont que peu expliqués par les variables liées au feu, du moins sur le pas de temps considéré ; les particularités floristiques liées aux sites et aux variables stationnelles ne sont pas effacées par l'incendie.

Perspectives

Les principaux résultats issus du présent travail permettent d'envisager de nouvelles orientations de recherche post-incendie dans la région provençale. Cette étude a mis notamment en évidence trois points importants qu'il sera très intéressant de développer dans l'avenir : le pic de taxons thérophytes, rudéraux et/ou anémochores durant la deuxième année post-incendie ; la présence d'un gradient de végétation, lié à un gradient pédologique, en fonction de la distance à la lisière ; la répartition de la pluie de graines liée à celle de la végétation exprimée et le rôle de la lisière et des zones moins intensément brûlées dans la déposition des graines au sol.

A partir de ces constatations, trois possibilités de recherche s'offrent à nous :

- approfondir les connaissances en ce qui concerne le pool de taxons thérophytes, rudéraux et anémochores qui apparaît dans les premiers stades suivant l'incendie. Ces taxons jouent-ils un rôle indispensable dans l'établissement des taxons tolérants au

stress, facilitant ainsi la résilience des communautés ? (par exemple par mobilisation des nutriments ou modification des paramètres physiques du sol). Sont-ils uniquement bénéficiaires de l'ouverture du milieu ? ou, au contraire, ralentissent-ils les processus de cicatrisation des communautés incendiées ? Des investigations ex-situ pourraient alors être menées, au niveau populationnel, sur les taxons herbacés rudéraux les plus fréquemment rencontrés sur les sites après incendie ;

- comprendre les gradients des paramètres physico-chimiques du sol observés en fonction de la distance à la lisière, et vérifier s'ils sont liés à un gradient d'intensité du feu. Cela nécessiterait, au moins sur de petites superficies, l'emploi de feux contrôlés et la mesure des températures au sol et dans le sol au moment du passage du feu. De plus, pour corrélérer cette hétérogénéité aux changements de végétation, il conviendrait de faire très précisément la distinction entre les individus provenant de graines et les autres (pied par pied), dès les premières repousses suivant l'incendie ;

- la dissémination et l'arrivée au sol des graines issues de la pluie de graines sont-elles modifiées de façon significative, dans les premiers mètres de la tache brûlée, par la présence de rameaux brûlés encore en place ? Pour répondre à cette question il conviendrait de mesurer précisément le recouvrement de chaque strate ligneuse brûlée, et de multiplier les piègeages de graines au sol, et au dessus des branchages. Deux types de pièges à graines seraient ainsi installés et prélevés fréquemment dans les premiers mois suivant l'incendie.

Si la taille de la zone brûlée influence en partie la recolonisation végétale après incendie, cette influence est certainement très relative dans les communautés étudiées, où la régénération végétative et par la banque de graines semblent pouvoir assurer à elles seules le retour progressif et rapide vers la végétation antérieure (MORÉNO, 1997). Dans le contexte actuel de développement des incendies périurbains, des communautés végétales jusqu'alors peu menacées par le feu (friches urbaines et champs abandonnés), le deviennent. Ces communautés ont certainement des capacités de réponse aux incendies différentes de celles des communautés de garrigue, et la pluie de graines pourrait alors y jouer un rôle plus important.

La région péri-marseillaise, encore soumise à de nombreux incendies durant l'été 2001, pourrait donc faire l'objet de nouvelles campagnes de suivi des processus de recolonisation post-incendie.

Conclusion

Cette étude a permis d'approfondir les connaissances écologiques en terme de recolonisation végétale après incendie dans des contextes spatiaux et géographiques variés, en basse Provence calcaire. Elle a montré notamment que les processus de résilience varient en fonction de l'échelle spatiale (taille et localisation des zones brûlées) et du niveau d'échantillonnage considérés.

L'apport de diaspores en provenance de l'extérieur de la zone perturbée semble de peu d'importance dans les communautés étudiées, malgré des patrons de distribution de la pluie de graines en relation avec la distance à la lisière. Par contre, sur de petites distances, il existe un gradient d'intensité du feu qui pourrait en partie déterminer des gradients de végétation en fonction de la taille de la tache incendiée.

Donc, directement ou indirectement, la distance à la zone non brûlée, et les caractéristiques spatiales en général, sont importantes dans les processus de recolonisation post-incendie à court terme.

Nous avons également montré l'importante ouverture du milieu qui influence les patrons d'organisation de la végétation dans les trois premières années post-incendie. Cette ouverture du milieu entraîne une augmentation de richesse taxonomique due à l'apparition d'un pool de taxons fugaces, thérophytes, anémochores et rudéraux.

Dans le contexte récent d'augmentation du nombre de feux de petite taille, notamment en zone péri-urbaine, ce travail apporte donc de premières informations intéressantes pour les gestionnaires de l'espace, en terme de techniques de gestion post-incendie.

Les zones de petite taille, soit par un processus lié à la dissémination des graines (phénomène peu important), soit par l'intermédiaire de la faible intensité du feu, semblent avoir de meilleures capacités de régé-

Véronique BONNET
Thierry TATONI
Institut
Méditerranéen
d'Ecologie et de
Paléoécologie
(UMR CNRS 6116)
Europôle
Méditerranéen
de l'Arbois, Pavillon
Villemin, BP 80 –
13545 Aix-en-
Provence cedex 4

nération. Avant d'engager donc d'éventuelles opérations de reboisements après incendie, il conviendrait de prendre en compte ce phénomène, et laisser la possibilité à ces zones de se régénérer de façon autonome.

De plus, afin de préserver des possibilités d'habitats à certaines espèces animales, notamment à l'avifaune disséminatrice de graines, dans les grandes zones brûlées, il est utile de conserver un certain nombre de bosquets brûlés, qui serviront de perchoirs, voire de lieu de nidification. Les pratiques de nettoyage après incendie (coupes, mises en fascines, broyages) doivent être modulées dans ce sens.

La vision actuelle des gestionnaires du milieu « naturel » en matière de lutte contre l'incendie oscille entre deux pôles : l'ouverture du milieu par l'incendie augmente certes la richesse taxonomique, mais pour un temps très court et à une échelle très locale. Cette augmentation est de plus liée à un pool de taxons sans valeur patrimoniale (statut de protection ou de rareté) particulière.

Par contre, dans certains cas, l'ouverture du milieu par les incendies peut faire apparaître des taxons rares ou endémiques, qui nécessite le passage du feu pour se régénérer (*Teucrium pseudochamaeptytis* sur le massif de l'Etoile par exemple). Dans ce cas, les gestionnaires peuvent envisager le feu comme un facteur nécessaire au maintien de telles espèces.

De plus en plus, les brûlages contrôlés, accompagnés ou pas de pastoralisme, sont envisagés comme méthode d'ouverture des milieux, afin de favoriser l'augmentation de cette richesse ou la régénération d'espèces à forte valeur patrimoniale.

Nos travaux confirment la vision actuelle d'un grand nombre de chercheurs en écologie, qui voient de plus en plus l'incendie en région méditerranéenne comme un des facteurs de structuration de la végétation et comme une perturbation endogène faisant partie intégrante du fonctionnement des communautés. Ce schéma est classique en région méditerranéenne, où les feux sont fréquents et rarement étendus sur de très grandes surfaces, mais ne peut pas se généraliser à toutes les formations végétales.

Si les garrigues sont considérées comme l'écosystème de référence en basse Provence calcaire, alors les moyens engagés dans la lutte contre l'incendie s'avèrent dispropor-

tionnés au regard des fortes capacités de résilience des communautés concernées. Ils peuvent être par contre nécessaires dans un but socio-économique, ou encore pour éviter la forte érosion des sols qui peut succéder à la mise à nu du milieu. Dans un souci de maintien de la diversité des habitats, la multiplication des incendies et l'augmentation des surfaces brûlées pourraient évidemment constituer une menace, mais cela ne correspond pas à la tendance actuelle en basse Provence.

Le plus grand fléau semble maintenant lié à l'urbanisation diffuse croissante au sein des pinèdes provençales. Elle crée une augmentation croissante des risques d'incendie, et focalise l'attention des moyens de lutte au cours d'un incendie, au détriment de la pinède avoisinante.

En définitive, le feu en région méditerranéenne et pour les communautés que nous avons étudiées est plus un drame humain qu'écologique, et la question cruciale est plutôt de savoir comment limiter les départs de feux pour l'essentiel d'origine humaine (et dus principalement aux imprudences), que de se focaliser sur les techniques de gestion post-incendie.

V.B., T.T.

Références bibliographiques

- Ahlgren, C.E. (1966). Small mammals and reforestation following prescribed burning. *Journal of Forestry*, 64: 614-618.
- Allen, E.R. & Starr, T.B. (1982). *Hierarchy: Perspectives of ecological complexity*. Chicago, University of Chicago Press.
- Anderson, S.H. (1980). Habitat selection, succession, and bird community organization. *Management of western forests and grasslands for nongame birds*. USDA Forest Serv. R. M. DeGraaf. INT-86: 13-26.
- Andreu, V., Imeson, A.C. & Rubio, J.L. (2001). Temporal changes in soil aggregates and water erosion after a wildfire in a Mediterranean pine forest. *Catena*, 44(1): 69-84.

- Archibold, O.W. (1979). Buried viable propagules as a factor in post-fire regeneration in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, 57: 54-58.
- Arnold, G.W., Smith, G.T., Rowley, I.C.R. & Brooker, M.G. (1993). The effects of fire on the abundance and distribution of animals in Australian ecosystems, with emphasis on Mediterranean ecosystems. *Fire in Mediterranean Ecosystems*. L. P. Trabaud, R. Brussels: 237-257.
- Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (1992). *Hiérarchies et échelles en écologie*. Cahors, France Quercy.
- Baize, D. & Jabiol, B. (1995). *Guide pour la description des sols*. Paris.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta botanica*, 45(4): 461-490.
- Bigalke, R.C. & Willan, K. (1984). Effects of fire regime on faunal composition and dynamics. *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. P. d. Booyesen and N. M. Tainton. New York, Springer-Verlag: 255-271.
- Blondel, J. (1995). *Biogéographie : approche écologique et évolutive*. Paris.
- Bock, C.E. & Bock, J.H. (1978). Response of birds, small mammals and vegetation to burning sacaton grasslands in southeastern Arizona. *Arizona Academy of Science*, 11: 49-57.
- Bond, W.J. (1984). Fire survival of Cape Proteaceae - Influence of fire season and seed predators. *Vegetatio*, 56(65-74).
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants : the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 45-51.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. (1996). *Fire and plants*, Chapman & Hall, London.
- Bonnet, V. & Bonnet, C. (1996). *Analyse phytocéologique et typologie du sud du massif de l'Etoile*. mémoire de maîtrise. 17p. et annexes.
- Boulet, L. (1996). Approche phytocéologique de la dynamique des végétations primaires dans les carrières de roches massives. Rennes, University of Rennes I: 567.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. (2000). Long distance seed dispersal by wind : measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124: 506-521.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. Paris.
- Carballas, M.T. (1997). *Effects of fire on soil quality, Biochemical aspects*. Forest fire risk and management, Porto Carras, Halkidiki, Greece, European Commission.
- Carcaillet C. (1998). A spatially precise study of fires, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology*, 86 : 384-396
- Clément, B. & Touffet, J. (1990). Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of Vegetation Science*, 1: 195-202.
- Conseil Général 13 (1973-2001). Promethee, base documentaire internet.
- Cook, S.F. (1959). The effects of fire on a population of small rodents. *Ecology*, 40: 102-108.
- De Lillis, M., Fanelli, G., Bedogni, B., Hodgson, G.J. (1999). Ecological study of the seed banks of a Mediterranean grassland. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1 (2) : 109-116.
- Drake, D.R. (1998). Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science*, 9: 103-112.
- Dzwonko, Z. & Loster, S. (1992). Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography*, 19: 195-204.
- Forman, T.T. (1995). *Land mosaics, the ecology of landscapes and regions*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D. (1993). *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*.
- Giovannini, G. (1987). Effect of fire and associate heating wave on the physicochemical parameters related to the soil potential erodibility. *Ecologia Mediterranea*, 13(4): 111-117.
- Giovannini, G. (1997). *The effects of fire on soil quality - Physical and chemical aspects*. Forest fire risk and management, Porto Carras, Halkidiki, Greece, European Commission.
- Giovannini, G., Vallejo, R., Lucchesi, S., Bautista, S., Ciompi, S. & Llovet, J. (2001). Effects of land use and eventual fire on soil erodibility in dry Mediterranean conditions. *Forest Ecology and Management*, 147: 15-23.
- Guieu, G., Ricour, J. & Rouire J. (1996). *Découverte géologique de Marseille et de son environnement montagneux*. BRGM Ed., Turin, 215.
- Guillerm, J.L. & Trabaud, L. (1980). Les interventions récentes de l'homme sur la végétation au nord de la Méditerranée et plus particulièrement dans le sud de la France. Colloque Fondation Emberger : Mise en place, évolution et caractérisation de la flore et végétation circum-méditerranéenne. *Naturalia Monspeliaca*. Hors-série.

- Haim, A. (1993). Resilience to fire of rodents in an east-Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel: the effects of different managements. *Fire in Mediterranean Ecosystems*. T. L. P. R. Brussels: 293-301.
- Hetier, J.P. (1993). *Forêt méditerranéenne : vivre avec le feu ? Eléments pour une gestion patrimoniale des écosystèmes forestiers littoraux*, Institut des Aménagements Régionaux et de l'Environnement.
- Izhaki, I. (1993). The resilience to fire of passerine birds in an east-Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel: the effects of post-fire management. *Fire in Mediterranean Ecosystems*. L. Trabaud, Prodon, R. Brussels. 5.
- Izhaki, I., Henig-Sever, N. & Ne'eman, G. (2000). Soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests : the effects of heat, cover and ash on seedling emergence. *Journal of Ecology*, 88: 667-675.
- Jiménez, H.E. & Armesto, J.J. (1992). Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science*, 3: 579-586.
- Lawrence, G.E. (1966). Ecology of vertebrate animals in relation to chaparral fire on the Sierra Nevada foothills. *Ecology*, 47: 278-291.
- Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (1989). *Ecology of Soil Seed Bank*, Academic Press.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology. 2nd English edition*. Amsterdam, Elsevier.
- Legrand, C. (1990). *Strategies of three obligate-seeder shrubs, Cistus albidus (L.), Ulex parviflorus (Pourr.), Rosmarinus officinalis (L.) after wildfire*. Int. Conf. Forest Fire Research - Coimbra.
- Llimona, F., Matheu, E. & Prodon, R. (1993). Role of snag persistence and of tree regeneration in post-fire bird successions: comparison of pine and oak forests in Montserrat (Catalonia, N.E. Spain). *Fire in Mediterranean Ecosystems*. L. Trabaud, Prodon, R. Brussels.
- Lloret, F. & Mari, G. (2001). A comparison of the medieval and the current fire regimes in managed pine forests of Catalonia. *Forest Ecology and Management*, 141: 155-163.
- Lopez, B. & Guitian, J. (1988). Evolucion de las comunidades de aves después del incendio en pinares de la Galicia occidental. *Ardeola*, 35: 97-107.
- Manders, P.T. (1990). Soil seed banks and post-fire seed deposition across a forest-fynbos ecotone in the Cape-Province. *Journal of Vegetation Science*, 1: 491-498.
- Martin, J.P., Martin, W.P., Page, J.B., Raney, W.A. & Dement, J.D. (1955). Soil aggregation. *Adv. Agron.*, 7: 1-37.
- Molinier, R., Archiloque, A., Borel, L., Devaux, A., Lavagne, A., Moutte, P. (1976). *Carte de la végétation de la France à 1/ 200000, feuille n° 74, Marseille*.
- Moréno, J.M. (1997). Factors and mechanisms controlling post-fire vegetation regeneration in Mediterranean-type ecosystems. *Forest fire risk and management*. Balabanis, P., Eftichidis, G., Fantechi, R. : 263-283/
- Ningre, J.M. (1997). Les feux de forêts en France en 1997. Mis à part un grand feu, une année presque tranquille. *Forêt Méditerranéenne*, XVIII(4): 346-347.
- Noble, J.C., Harrington, G.N. & Hodgkinson, K.C. (1985). *The ecological significance of irregular fire in Australian rangelands*. 2nd International Rangeland Congress, Adelaide, Australia.
- O'Neil, R.V., De Angelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. (1986). *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton, Princeton University Press.
- O'Leary, J.F. (1990). Post-fire diversity patterns in two subassociations of Californian coastal sage scrub. *Journal of Vegetation Science*, 1: 173-180.
- Prodon, R. (1995). Impact des incendies sur l'avifaune. Gestion du paysage et conservation de la biodiversité animale. *Forêt médit.*, 16 (3) ; 255-263.
- Read, T.R., Bellairs, S.M., Mulligan, D.R. & Lamb, D. (2000). Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology*, 25(1): 48-57.
- Rice, S.K. (1993). Vegetation establishment in post-fire Adenostoma chaparral in relation to fine-scale pattern in fire intensity and soil nutrients. *Journal of Vegetation Science*, 4: 115-124.
- Rykiel, E.J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Austral. J. Ecol.*, 10: 361-366.
- Service Géologique National (1973). Carte géologique de Marseille à Menton.
- Tatoni, T. (1992). Dynamique des écosystèmes de terrasses de culture abandonnées. Evolution des paysages et impact humain. Marseille, Université de Provence: 191.
- Tatoni, T. & Roche, P. (1994). Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science*, 5: 295-302.
- Thompson, K., Bakker, J. & Bekker, R. (1997). *The soils seed banks of North West Europe: methodology, density and*

- longevity*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Trabaud, L. (1983). Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). *Annales des Sciences Forestières*, 40(2): 177-195.
- Trabaud, L. (1987). Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin. *Ecologia Mediterranea*, XIII(4): 25-37.
- Trabaud, L. (1992). Community dynamics after fire disturbance : short-term change and long-term stability. *Ekistics*, 59(356/357): 287-292.
- Trabaud, L. (1994). Post-fire plant community dynamics in the Mediterranean basin. *The Role of Fire in Mediterranean-Type Ecosystems*, J.M. Moreno, W.C. Oechel. Springer-Verlag, New-York : 1-15.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1980). Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43(1/2): 49-57.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1981). Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* L. garrigue in relation to different fire regimes. *Vegetatio*, 46: 105-116.
- Trabaud, L., Martinez-Sanchez, J.J., Ferrandis, P., Gonzalez-Ochoa, A.I. & Herranz, J.M. (1997). Végétation épigée et banque de semences du sol : leur contribution à la stabilité cyclique des pinèdes mixtes de *Pinus halepensis* et *Pinus pinaster*. *Canadian Journal Botany*, 75(6): 1012-1021.
- Trabaud, L. & Oustric, J. (1989). Heat requirement for seed germination of three *Cistus* species in the garrigues of southern France. *Flora*, 183(3/4): 321-325.
- Turnbull, L., Rees, M., Crawley & M.J. (1999). Seed mass and the competition / colonisation trade-off: a sowing experiment. *J. Ecol.*, 87(5): 899-912.
- Turner, M.G., Romme, W.H., Gardner, R.H. & Hargrove, W.W. (1997). Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone national park. *Ecological Monographs*, 67((4)): 411-433.
- Van der Maarel, E. (1988). Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio*, 77: 7-19.
- Van der Maarel, E. (1993). Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of Vegetation Science*, 4: 733-736.
- Vaudour, J. (1991). Les sols des terrasses de culture en basse Provence calcaire, et leur évolution après abandon. *Acta Karstologica*, 20: 121-132.
- Whelan, R.J. (1995). *The Ecology of Fire*. New York.

Résumé

C'est dans un contexte de changement du régime des feux (augmentation de la fréquence et diminution de la taille) en basse Provence calcaire que prend place notre étude. Elle consiste à suivre les changements de végétation post-incendie à différents niveaux d'organisation et dans des contextes spatiaux et géographiques variés. Quatre sites incendiés en 1997 ont été l'objet d'un suivi diachronique sur 3 ans de la végétation post-incendie. Le but de cette partie de l'étude est de déterminer les patrons d'organisation et de structuration de la végétation après incendie, que ce soit en terme d'espèces ou en terme d'attributs vitaux, notamment en fonction des caractéristiques spatiales des zones incendiées. Sur quatre autres sites, incendiés en 1998 et 2000, les processus de recolonisation végétale ont été étudiés à un niveau plus local, en focalisant sur l'importance relative de la pluie de graines et de la banque de graines dans ces processus. Notre travail a mis en évidence une très grande variabilité en terme de composition floristique et de structure de végétation sur les trois premières années suivant l'incendie, et à un niveau local. Cette variabilité est due à un pool de taxons fugaces, essentiellement thérophytes, rudéraux et anémochores. Malgré l'existence de ces taxons fugaces, les communautés végétales, au niveau du paysage, restent assez stables dans le temps. Au niveau régional, ce sont les caractéristiques climatiques et stationnelles qui déterminent les patrons de végétation. Notre travail confirme que les communautés végétales post-incendie en régions méditerranéennes sont très bien adaptées à la perturbation par le feu, notamment en privilégiant le mode de régénération végétative, par rapport aux modes de reproduction sexuée. Si les garrigues méditerranéennes constituent, dans ces régions, un paysage de référence, alors le feu peut être considéré comme un simple agent de structuration des communautés.

Mots-clés : Feu, perturbation, recolonisation végétale, caractéristiques spatiales, attributs vitaux, région méditerranéenne, garrigue.

Summary

Analysis of the spatial and functional response of the vegetation after a wildfire in the limestone area of Lower Provence (s.-e. France)

The study, carried out in the context of a change in wildfire patterns in Lower Provence (outbreaks more frequent, smaller areas burned out), aimed to monitor the changes in post-fire vegetation at different levels of organisation and in various spatial and geographical contexts. Four sites, burnt out in 1997, were monitored over three years. The aim here was to identify the patterns of organisation and structuring, both as to species and growth characteristics, especially as a function of the spatial features of the affected areas. On four other sites burnt in 1998 and 2000, the recolonisation process was studied at a more local level, focusing on the relative importance of the seed-fall and seed reserves in the process.

The study has highlighted a great variability at a local level as to species present and the structure of the vegetation in the three years following the fires. This variability is due to a pool of quick-moving taxons, mainly therophytic, ruderal and wind-born species. Despite the existence of such taxons, from a landscape point of view the plant communities remained fairly stable over time. At a regional level, patterns are determined by climatic conditions and characteristics of the locality. The study has confirmed that post-wildfire plant communities in Mediterranean regions are well adapted to upsets due to wildfire, particularly through their asexual, vegetative methods of reproduction. If the *garrigue* - typical Mediterranean bushland - be considered the landscape of reference, then wildfire can be viewed simply as a structuring agent for such communities.

Riassunto

Analisi spaziale e funzionale della risposta della vegetazione dopo incendio in bassa Provenza calcarea

È in un contesto di cambiamento del regime dei fuochi (aumento della frequenza e diminuzione della grandezza) in bassa Provenza calcarea che nostro studio prende posto. Consiste nel seguire dei cambiamenti della vegetazione post-incendio a livelli diversi di organizzazione e in contesti spaziali e geografici vari. Quattro zone incendiate nel 1997 sono state oggetto di un seguire diacronico su 3 tre anni della vegetazione post-incendio. Lo scopo di questa parte dello studio è di determinare i modelli di organizzazione e di strutturazione della vegetazione dopo incendio, che sia in termine di specie o in termine di attributi vitali, in particolare in funzione delle caratteristiche spaziali delle zone incendiate. Su quattro altre zone, incendiate nei 1998 e 2000, i processi di ricolonizzazione vegetale sono stati studiati a un livello più locale, focalizzando sull'importanza relativa della pioggia di semi e della banca di semi nel processo. Il nostro lavoro ha evidenziato una grandissima variabilità in termine di composizione floristica e di struttura della vegetazione sui tre primi anni seguendo l'incendio, e a un livello locale. Questa variabilità è dovuta a un pool di tassi fuggevoli essenzialmente terofiti, ruderali e anemocori. Malgrado l'esistenza di questi tassi fuggevoli, le comunità vegetali, al livello del paesaggio, rimangono abbastanza stabili nel tempo. Al livello regionale, sono caratteristiche climatiche e stagionali che determinano i modelli di vegetazione. Il nostro lavoro conferma che le comunità vegetali post-incendio in regioni mediterranee sono benissimo adattate alla perturbazione dal fuoco, in particolare privilegiando il modo di rigenerazione vegetativa riguardo ai modi di riproduzione sessuata. Se le garrighe mediterranee costituiscono, in queste regioni, un paesaggio di riferimento, allora il fuoco può essere considerato come un semplice agente di strutturazione delle comunità.

Parole-chiavi : Fuoco, perturbazione, ricolonizzazione vegetale, caratteristiche spaziali, attributi vitali, regione mediterranea, gariga.