



**HAL**  
open science

# Evaluation de l'impact des brûlages dirigés sur les pinèdes à *Pinus laricio*

Gauthier Lapa

► **To cite this version:**

Gauthier Lapa. Evaluation de l'impact des brûlages dirigés sur les pinèdes à *Pinus laricio*. Ecosystèmes. Université de Corse Pascal Paoli, 2017. Français. NNT: . tel-01685115

**HAL Id: tel-01685115**

**<https://theses.hal.science/tel-01685115v1>**

Submitted on 16 Jan 2018

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License



UNIVERSITÉ DE CORSE-PASCAL PAOLI  
ÉCOLE DOCTORALE ENVIRONNEMENT ET SOCIÉTÉ  
UMR CNRS 6134 (SPE)



**Thèse présentée pour l'obtention du grade de**  
**DOCTEUR EN BIOLOGIE**  
**Mention : Biologie des Populations et Ecologie**

**Soutenue publiquement par**

**GAUTHIER LAPA**

**le 14 décembre 2017**

---

**Evaluation de l'impact des brûlages dirigés sur les pinèdes  
à *Pinus laricio***

---

**Directeurs :**

Mme Lila Ferrat, Dr-HDR, Université de Corse  
M Eric Leoni, Dr, Université de Corse

**Rapporteurs :**

M Sylvain Delzon, DR, Université de Bordeaux 1  
Mme Catherine Fernandez, Professeure, Université d'Aix-Marseille

**Jury :**

M Sylvain Delzon, DR, Université de Bordeaux 1  
Mme Catherine Fernandez, Professeure, Université d'Aix-Marseille  
Mme Vanina Pasqualini, Professeure, Université de Corse  
M Jérémie Santini, Dr, Université de Corse

**Membres invités :**

Mme Marie-Cécile Andrei-Ruiz, Dr, Office de l'Environnement de la Corse  
M Philippe Caramelle, Ingénieur, Office National de Forêts  
Mme Lila Ferrat, Dr-HDR, Université de Corse  
M Eric Leoni, Dr, Université de Corse









## Remerciements

Ce travail de thèse a été réalisé au sein de l'équipe Feux de l'UMR CNRS 6134 Sciences pour l'Environnement, sous la direction de Mme Lila Ferrat et de M. Eric Leoni.

Je remercie chaleureusement Lila sans qui ce travail n'aurait pas pu avoir lieu. Je la remercie pour son soutien, son encadrement et sa patience. Je remercie Eric pour son aide et ses précieux conseils lors de la préparation de l'oral.

Je tiens à remercier M. Sylvain Delzon (INRA Bordeaux) et Mme Catherine Fernandez (Aix-Marseille Université) qui ont accepté de rapporter mon travail. Je remercie également Mme Vanina Pasqualini et M. Jérémie Santini pour leur participation au jury de thèse, ainsi que Mme Marie Cécile Andrei-Ruiz (Office de l'Environnement de la Corse) et M. Philippe Caramelle (Office National des Forêts) qui ont accepté l'invitation à assister à ma soutenance.

Je remercie M. Paul-Antoine Santoni, Mme Lucile Rossi ainsi que tout les membres de l'équipe Feux pour leur accueil.

Je remercie M. Frédéric Morandini pour son aide précieuse dans la réalisation de mesures sur le terrain et pour ses conseils dans l'analyse des données.

Je remercie M. Antoine Pieri pour tous les coups de main qu'il a apporté dans la réalisation des mesures.

Je remercie M. Tom Toulouse pour l'aide qu'il m'a apporté dans le traitement informatique d'images.

Je remercie M. Benoît Cagnard et M. Christophe Mori pour leurs conseils en statistique.

Je remercie l'Office de l'Environnement de la Corse pour le soutien financier qu'il a apporté à ce projet.

Je remercie la commune de Venaco et l'Office National des Forêts pour la mise à disposition du site d'étude en forêt de Cervello.

Je remercie les Forestiers sapeurs de Haute-Corse et tout particulièrement M. Stéphane Sayag, qui ont réalisé le brûlage dirigé en forêt de Cervello.

Je remercie la Collectivité Territoriale de Corse et M. Gilles Andreani qui ont permis la réalisation de l'expérimentation à la pépinière territoriale de Castelluccio.

Je remercie Mme Marie-Cécile Andrei-Ruiz et M. Cyril Berquier (Office de l'Environnement de la Corse) pour leur aide.

Je remercie M. Phillippe Caramelle et Mme Antonella Massaiu (Office National des Forêts) pour leur coopération.

Je remercie toutes les petites mains, stagiaires en provenance du Cégep de Saint-Laurent (Catalina, Camille, Clara et Frédéric) ou de l'Université de Corse (Elisa, Maria-Stella, Caroline, Garance, Antoine, Sébastien, Benjamin, Benjamin, François, Nicolas, Sabri, Jean-Toussaint, Marie et Laetitia) pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportés.

Je remercie mes collègues de bureau, qui sont pour la plupart devenus des amis, avec lesquels j'ai partagé le café et eu des discussions plus ou moins sérieuses : Andreï, Aurélia, Camille, Damien, Damien, Guillaume, Jean-Baptiste, Julie, Lara, Maëlle, Mohamed, Romain, Tom, Vito, Wani. Avec une pensée toute particulière pour Romain, qui m'a accompagné dans cette fin de thèse. Je remercie tous ceux qui m'ont aidé et conseillé, je pense notamment à Mohamed pour son modèle et ses nombreux conseils avec  $\LaTeX$  ou à David pour ses conseils nanardesques.

Je remercie tous mes amis qui m'ont permis de passer d'agréables moments en Corse. Je remercie tout particulièrement Damien et Lucille qui ont veillé tard le soir pour faire les dernières corrections d'orthographe.

Je remercie mes parents et ma famille, qui m'ont toujours soutenu pendant mes études.

Enfin, je remercie Clara pour son soutien indéfectible, qui m'a été fort utile au cours des derniers mois.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
1.1	Le feu et les brûlages dirigés	1
1.2	Problématique et objectifs	12
1.3	Paramètres physiologiques	13
1.4	La végétation en Corse et le pin laricio	15
1.5	Organisation du manuscrit	18
<b>2</b>	<b>Matériel et Méthodes</b>	<b>19</b>
2.1	Expérimentation en milieu naturel	19
2.1.1	Description du site	19
2.1.2	Instrumentation du brûlage dirigé	21
	Caractérisation des conditions du brûlage dirigé	21
	Mesures de température	21
2.1.3	Suivi météorologique	22
2.1.4	Suivi physiologique	22
	Flux de sève	22
	Echantillonnage	23
	Fluorescence chlorophyllienne	24
	Echanges gazeux	26
2.1.5	Suivi botanique	26
2.2	Expérimentation en pépinière	27
2.2.1	Description du site	27
2.2.2	Instrumentation du brûlage dirigé	30
	Caractérisation des conditions du brûlage dirigé	30
	Mesures de température	30
2.2.3	Paramètres suivis	30
	Flux de sève	30
	Perte de conductivité	31
	Fluorescence chlorophyllienne	32
	Suivi morphologique et roussissement des aiguilles	32

<b>3 Variations saisonnières du flux de sève et des performances photosynthétiques de <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i> dans une forêt méditerranéenne naturelle . . . . .</b>	<b>33</b>
3.1 Introduction . . . . .	33
3.2 Echantillonnage et traitement des données . . . . .	34
3.2.1 Échantillonnage . . . . .	34
3.2.2 Analyses statistiques . . . . .	34
3.3 Résultats . . . . .	35
3.3.1 Paramètres météorologiques . . . . .	35
3.3.2 Flux de sève . . . . .	35
3.3.3 Fluorescence chlorophyllienne . . . . .	37
3.3.4 Echanges gazeux . . . . .	38
3.4 Discussion . . . . .	42
3.5 Conclusion . . . . .	44
<b>4 Influence d'un brûlage dirigé sur une parcelle forestière de <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i> : transferts de chaleur, vitalité des arbres et régénération de la flore de sous-bois . . . . .</b>	<b>47</b>
4.1 Introduction . . . . .	47
4.2 Echantillonnage et traitement des données . . . . .	48
4.2.1 Echantillonnage . . . . .	48
4.2.2 Suivi botanique . . . . .	48
4.2.3 Analyses statistiques . . . . .	48
4.3 Résultats . . . . .	49
4.3.1 Caractéristiques du brûlage dirigé . . . . .	49
4.3.2 Litière . . . . .	52
4.3.3 Flux de sève . . . . .	53
4.3.4 Fluorescence chlorophyllienne . . . . .	56
4.3.5 Echanges gazeux . . . . .	56
4.3.6 Suivi botanique . . . . .	59
4.4 Discussion . . . . .	68
4.5 Conclusion . . . . .	76
<b>5 Etude préliminaire sur l'influence d'un brûlage dirigé sur de jeunes <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i> : transferts de chaleur et vitalité des arbres . . . . .</b>	<b>77</b>
5.1 Introduction . . . . .	77
5.2 Analyses statistiques . . . . .	78
5.3 Résultats . . . . .	79
5.3.1 Paramètres météorologiques . . . . .	79

---

5.3.2	Caractéristiques du brûlage dirigé . . . . .	79
5.3.3	Roussissement des aiguilles . . . . .	80
5.3.4	Flux de sève . . . . .	83
5.3.5	Fluorescence chlorophyllienne . . . . .	86
5.3.6	Perte de conductivité. . . . .	89
5.3.7	Croissance. . . . .	90
5.4	Discussion . . . . .	90
5.5	Conclusion . . . . .	95
<b>6</b>	<b>Synthèse et perspectives . . . . .</b>	<b>97</b>
	<b>Bibliographie. . . . .</b>	<b>105</b>
	<b>Glossaire . . . . .</b>	<b>125</b>
<b>A</b>	<b>Annexe A . . . . .</b>	<b>127</b>
<b>B</b>	<b>Annexe B . . . . .</b>	<b>139</b>





# Table des figures

1	Nombre de départs de feu et surfaces brûlées par année entre 1973 et 2017, pour la Corse et la zone Prométhée. . . . .	3
2	Schéma des étages de végétation en Corse. . . . .	16
3	Carte représentant le volume sur pied de pin laricio par région forestière française. . . . .	17
4	Plan de la zone d'étude. . . . .	20
5	Vue de la parcelle brûlée avant le brûlage dirigé, forêt de Cervello, mai 2014. . . . .	20
6	Schéma du dispositif de mesures TDP. . . . .	24
7	Séquence typique d'une courbe de fluorescence chlorophyllienne. . . . .	25
8	Plan de la zone d'étude incluant les placettes de relevés botaniques. . . . .	27
9	Photo de l'expérimentation à la pépinière de Castelluccio, Ajaccio. . . . .	28
10	Plan de la disposition des arbres brûlés et témoins, ainsi que des différentes mesures réalisées sur les arbres. . . . .	29
11	Température journalière moyenne, minimale et maximale, précipitations journalières et VPD. Pour la période de 13 juillet 2013 au 26 octobre 2015. . . . .	35
12	Variations journalières du flux de sève entre le 15 et le 19 juillet 2014 pour tous les arbres suivis. . . . .	36
13	Variations saisonnières du flux de sève entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. . . . .	37
14	Valeurs moyennes du $\Phi_{PSII}$ , $F_v/F_m$ , $qP$ et $NPQ$ . . . . .	38
15	Valeurs moyennes de $A$ , $g_s$ , $g_m$ , $V_{cmax}$ , $J_{max}$ et $TPU$ . . . . .	40
16	Droites de régressions entre $A$ et $g_s$ , $A$ et $g_m$ et entre $g_m$ et $g_s$ en fonction des saisons. . . . .	41
17	Photo du brûlage dirigé dans la forêt de Cervello, le 11 juin 2014. . . . .	50
18	Températures à la surface de l'écorce et au niveau du cambium mesurées lors du brûlage dirigé. . . . .	51
19	Variations saisonnières du flux de sève des arbres témoins et brûlés entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. . . . .	54

## Table des figures

---

20	Variations du flux de sève des arbres témoins et brûlés entre le 4 juin 2014 et le 25 juin 2014. . . . .	54
21	Flux de sève normalisé pour les arbres témoins et brûlés. Les histogrammes représentent la valeur moyenne par mois du flux journalier, normalisée par la valeur moyenne pré-brûlage dirigé. . . . .	55
22	Flux de sève normalisé pour les arbres témoins et brûlés. Les histogrammes représentent la valeur moyenne par semaine du flux journalier, normalisée par la valeur moyenne pré-brûlage dirigé. . . . .	55
23	Valeurs moyennes du $\Phi$ PSII, $F_v/F_m$ , qP et NPQ. . . . .	57
24	Valeurs moyennes de A, $g_s$ , $g_m$ , $V_{cmax}$ , $J_{max}$ et TPU. . . . .	58
25	DCA représentant les placettes aux différentes dates. . . . .	62
26	DCA représentant les espèces présentes dans la zone d'étude. . . . .	63
27	Vue de la parcelle brûlée avant le brûlage dirigé, forêt de Cervello, mai 2014. . . . .	66
28	Vue de la parcelle brûlée après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juin 2014. . . . .	66
29	Vue de la parcelle brûlée 2 ans après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juin 2016. . . . .	67
30	Vue de la parcelle brûlée 3 ans après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juillet 2017. . . . .	67
31	Température maximale mesurée à différentes hauteurs lors de deux brûlages dirigés et extrapolation de la température à 500 et 600 cm. . . . .	72
32	Température journalière moyenne, minimale et maximale, précipitations journalières et VPD. Pour la période du 15 mai 2015 au 30 avril 2016. . . . .	79
33	Températures mesurées lors du brûlage dirigé à la base du tronc, à 1 m de hauteur, au niveau du cambium et au niveau de la moelle. . . . .	81
34	Plan de la disposition des arbres brûlés, présentant le pourcentage d'aiguilles roussies et les arbres morts. . . . .	82
35	Variations du flux de sève entre le 21 mai 2015 et le 30 avril 2016. . . . .	84
36	Variations du signal des capteurs TDP entre le 21 mai 2015 et le 30 avril 2016. . . . .	85
37	Flux de sève normalisé pour les arbres brûlés et le témoin. . . . .	86
38	Valeurs moyennes du $\Phi$ PSII, $F_v/F_m$ , qP et NPQ. . . . .	87
39	Valeurs du $\Phi$ PSII, $F_v/F_m$ , qP et NPQ pour les arbres brûlés. . . . .	88
40	Coloration des branches et traitement des images utilisés pour déterminer le PSX. . . . .	89

# Liste des tableaux

I	Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée. . . . .	7
II	Diamètre à hauteur de poitrine, hauteur, âge et longueur des TDP des arbres témoins. . . . .	21
III	Diamètre à hauteur de poitrine, hauteur, âge, longueur des TDP et épaisseur de l'écorce des arbres de la parcelle brûlée. . . . .	21
IV	Diamètre et hauteur des arbres de la pépinière de Castelluccio. . . . .	28
V	Coefficient de corrélation ( $\rho$ ) de Spearman entre les valeurs diurnes du flux de sève (moyenne du flux des arbres) et le VPD. . . . .	37
VI	Epaisseur de l'écorce, température maximale mesurée à l'extérieur du tronc (air) et au niveau du cambium, temps nécessaire pour atteindre le pic de température au niveau du cambium et taux de chauffe entre l'extérieur du tronc de le cambium, pour chaque arbre. . . . .	52
VII	Coefficient de corrélation ( $\rho$ ) de Spearman entre les valeurs diurnes du flux de sève (moyenne du flux des arbres) des arbres brûlés et témoins. . . . .	55
VIII	Variations temporelles de l'indice de Sørensen entre le premier relevé et les suivants, pour chaque placette. . . . .	60
IX	Relevés botaniques des placettes témoins et brûlées, sont présentés le taux de recouvrement de chaque strate, le nombre d'espèces, le H' de Shannon et les indices d'abondance-dominance et de sociabilité. . . . .	64
X	Relevés botaniques des placettes témoins et brûlées, sont présentés le taux de recouvrement de chaque strate, le nombre d'espèces, le H' de Shannon et les indices d'abondance-dominance et de sociabilité (suite). . . . .	65
XI	Température maximale mesurée à l'extérieur du tronc (air) et au niveau du cambium et temps de résidence au-dessus de certains seuils. . . . .	70

XII	Températures maximales à la surface de l'écorce à la base du tronc, à 1 m de hauteur, au niveau du cambium et au niveau de la moelle, temps de résidence à une température > 60°C au niveau du cambium, temps nécessaire pour atteindre le pic de température au niveau du cambium et de la moelle.	80
XIII	Taux de roussissement des aiguilles des arbres brûlés. . . . .	82
XIV	Valeurs moyennes du PSX pour les différentes dates de mesures et résultats des tests t de Student entre les deux traitements. . . . .	89
XV	Valeurs moyennes de la croissance en diamètre pour les périodes 2014-2015 et 2015-2016. . . . .	90
XVI	Valeurs moyennes de la croissance en hauteur pour les périodes 2014-2015 et 2015-2016. . . . .	90
XVII	Résultats des ANCOVA pour la relation $A/g_s$ . . . . .	140
XVIII	Résultats des ANCOVA pour la relation $A/g_m$ . . . . .	142
XIX	Résultats des ANCOVA pour la relation $g_m/g_s$ . . . . .	144
XX	Résultats des régressions linéaires $A/g_s$ , $A/g_m$ et $g_m/g_s$ . . . . .	146

# Introduction

## 1.1. Le feu et les brûlages dirigés

Le feu représente une importante source de perturbations des écosystèmes à l'échelle globale, avec des impacts sur les cycles biogéochimiques, la biodiversité ainsi que sur les activités économiques et sociales. Le nombre de feux et les surfaces brûlées sont d'ores et déjà amplifiés par les changements climatiques (Piñol *et al.*, 1998) et ce phénomène risque de s'intensifier dans le futur (Flannigan & Wagner, 1991; Fried *et al.*, 2004; Westerling & Bryant, 2008; Spracklen *et al.*, 2009).

Les feux de végétations sont responsables de l'émission d'une quantité importante de carbone dans l'atmosphère, estimée à environ 2,5 Gt.an<sup>-1</sup> à l'échelle globale, avec une variabilité inter-annuelle parfois importante ( $\pm 1$  Gt.an<sup>-1</sup>; van der Werf *et al.*, 2006). Ces émissions proviennent en grande partie de feux de savanes ou de steppes ainsi que des feux de forêts (Van der Werf *et al.*, 2010), notamment des forêts boréales dont une part importante (de 10 à 30%) de la production primaire nette part en fumée chaque année (Harden *et al.*, 2000). Les feux perturbent le cycle du carbone, de manière rapide lors de la combustion des végétaux mais également à plus long terme, en bouleversant la végétation (ouverture du milieu) et en modifiant les échanges gazeux entre le sol et l'atmosphère (Amiro *et al.*, 2003; Mkhabela *et al.*, 2009).

Les feux de végétation sont également susceptibles de perturber le cycle de l'eau, en modifiant l'évapotranspiration (qui est proportionnelle à la production primaire nette; Bond-Lamberty *et al.*, 2009; Mkhabela *et al.*, 2009) mais également en diminuant l'infiltration de l'eau dans le sol et en augmentant le ruissellement (Mayor *et al.*, 2007). Cela s'explique par une diminution de la végétation et de la litière au sol (Cerdà & Doerr, 2008) qui est susceptible d'engendrer un phénomène d'érosion, alors amplifié par l'intensité du feu et la sécheresse (Mayor *et al.*, 2007; Chafer, 2008; Smith *et al.*, 2004). Dans les cas les plus extrêmes, le ruissellement peut engendrer des inondations et des glissements de terrain (Parrett *et al.*, 2004; Jordan *et al.*, 2006).

Les impacts sur la faune et la flore vont dépendre de l'intensité du feu, des surfaces parcourues ainsi que de l'écosystème touché. Les forêts, en raison de leur temps de régénéra-

tion long, sont particulièrement sensibles aux passages répétés du feu. La recrudescence des feux prévue associée aux changements climatiques risque de causer une diminution notable des surfaces forestières à l'avenir (Bowman *et al.*, 2013). Le passage du feu va changer la composition spécifique, en favorisant les espèces tolérantes au feu (Morrison *et al.*, 1995), de milieux ouverts (Herrando *et al.*, 2002), ainsi que pionnières (Cochrane & Schulze, 1999). Les modifications de la composition floristique sont accentuées par la fréquence et l'intensité des feux (Duff *et al.*, 2013). Ces phénomènes peuvent s'accompagner d'une modification sur plusieurs années du taux de recouvrement de la végétation, impliquant une modification des conditions micro-climatiques (Mayor *et al.*, 2007). Le passage du feu et les changements dans la composition floristique, notamment des ressources disponibles, vont engendrer un bouleversement de la faune. Les communautés de mammifères (Bailey & Whitham, 2002; Catling *et al.*, 2002), l'avifaune (Prodon, 1995; Pons & Prodon, 1996), les arthropodes (Bailey & Whitham, 2002) et les mollusques (Kiss & Magnin, 2003) sont par exemple susceptibles d'être impactées.

Les feux de végétation engendrent également un coût financier important, par les pertes de bois et les dommages sur les infrastructures. Les dégâts et les montants en jeu sont difficiles à chiffrer à l'échelle globale, mais à titre d'exemple les feux de végétation de 2003 dans le seul comté de San Diego (Etats-Unis), qui ont ravagé plus de 150 000 ha et détruit plus de 3 000 foyer, ont coûté environ 2,45 milliards de dollars (Diaz, 2012). Ces dégâts sont parfois associés à des pertes humaines directes, lors de l'incendie (17 personnes dans le comté de San Diego en 2003; Diaz, 2012), mais également à des problèmes de santé publique, par la pollution atmosphérique engendrée (Richardson *et al.*, 2012; Shaposhnikov *et al.*, 2014).

Dans le bassin méditerranéen, plus de 600 000 ha de végétation partent en fumée chaque année (Moreno *et al.*, 2014). Les forêts de pins sont particulièrement touchées puisqu'elles représentent une part importante ( $> 2/3$ ) des surfaces brûlées (Pausas & Vallejo, 1999; Quézel & Médail, 2003).

Les écosystèmes méditerranéens sont soumis aux feux de végétation depuis le miocène (les traces de feux les plus anciennes découvertes datent de 9 millions d'années), avec une recrudescence il y a 5 millions d'années, date à laquelle un climat équivalent au climat montagnard-méditerranéen actuel s'est mis en place. Depuis quelques milliers d'années, les activités humaines sont de plus en plus à l'origine des feux de végétation. Actuellement la majeure partie des feux ( $> 95\%$ ) est d'origine anthropique et malgré la bonne capacité de résilience des écosystèmes méditerranéens, la fréquence rapprochée des incendies engendre un dysfonctionnement des biocénoses (Quézel & Médail, 2003).

En France, depuis 1973, la base de données Prométhée ([www.promethee.com](http://www.promethee.com)) référence

l'ensemble des feux de végétation de 15 départements méditerranéens. Depuis les années 1990, on observe une nette diminution des surfaces brûlées pour l'ensemble de la zone Prométhée et pour la Corse, alors que le nombre de départs de feu a peu diminué (Fig. 1). Si l'ampleur des feux a été fortement réduite, l'île détient le record du nombre de départ d'incendies, cependant seule une infime minorité évolue en grand feu (PPFENI, 2013b). Malgré des tendances favorables, les départements de la Haute-Corse et de la Corse du Sud présentent un bilan toujours élevé en comparaison avec les départements continentaux méditerranéens. En raison de conditions météorologiques particulièrement favorables aux incendies (sécheresse, chaleur, vent...), certaines années présentent des surfaces brûlées très importantes (par ex. 2003, 2009 et 2017). De plus, l'accroissement quantitatif et qualitatif des facteurs favorisant l'aléa (présence humaine, combustibilité) et la multiplicité des enjeux (personnes et biens) entraînent une augmentation marquée du risque d'incendie sur l'île (PPFENI, 2013b). Ces tendances peuvent s'expliquer par la mise en place

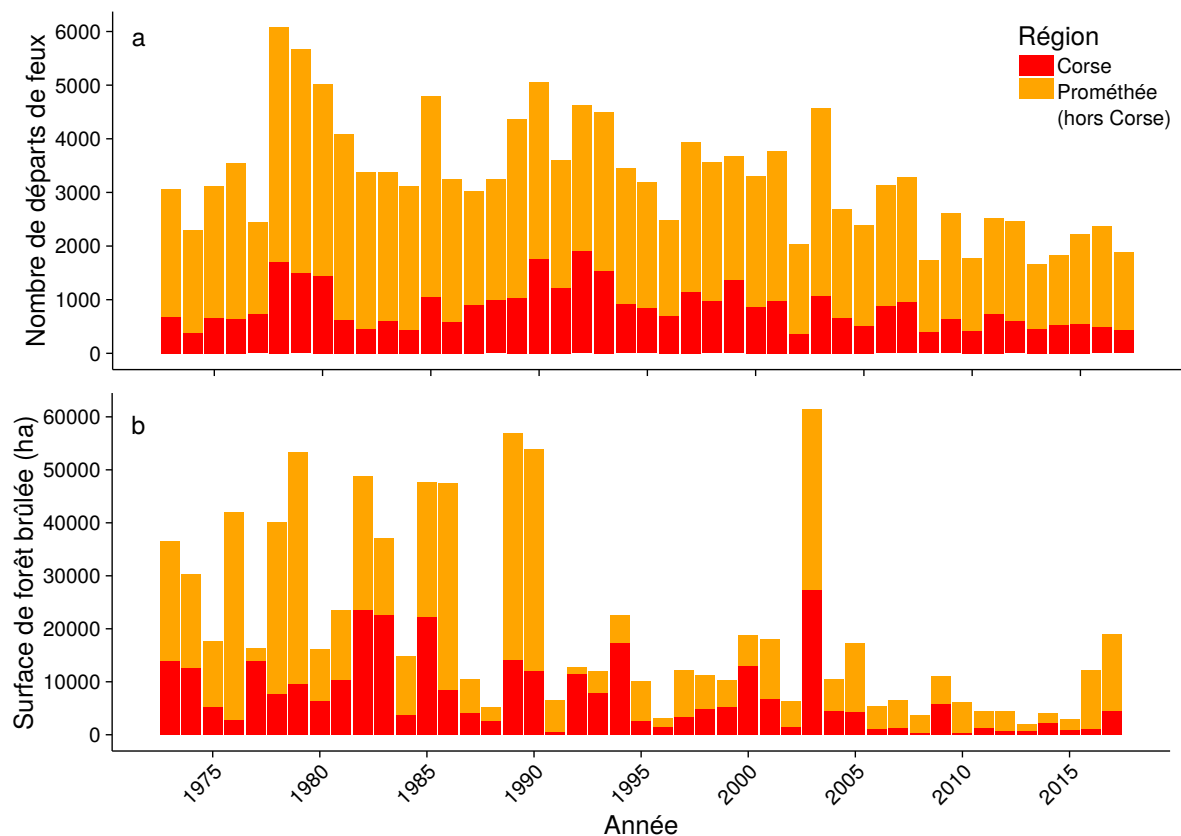


FIG. 1. – Nombre de départs de feu (a) et surface brûlée (b) par année entre 1973 et 2017 (pour 2017, les données du 01/01 au 15/09 ont été utilisées), pour la Corse et la zone Prométhée (hors Corse). Données issues de la base [Prométhée](#). (Les données de 2017 sont incomplètes, pour la Corse il manque notamment les feux de Pietracorbara (1 500 à 1 800 ha) et de Biguglia ( $\approx 2\,200$  ha)).



d'une meilleure politique de prévention des feux depuis les années 1970 (Quézel & Médail, 2003). En effet, différents moyens de prévention et de lutte sont instaurés par les pouvoirs publics, ils passent notamment par l'aménagement et l'entretien des zones naturelles via le débroussaillage mécanique ou les brûlages dirigés, l'information et la sensibilisation du public, la surveillance des forêts ou la création d'infrastructures d'aide à la lutte (zones d'appui à la lutte, réservoirs d'eau ; Ministère de l'agriculture et de la pêche, 2007; PPFENI, 2013a,b).

Parmi ces moyens de prévention, les brûlages dirigés sont fréquemment utilisés dans de nombreux pays, ils permettent de réduire la charge de combustible avec une efficacité et un coût avantageux (Haines *et al.*, 2001; Rigolot, 2003; Fernandes & Botelho, 2004; Fernández *et al.*, 2013). Les premières utilisations en France datent des années 1980, avec une progression de la pratique dès les années 1990. Actuellement, les surfaces traitées par brûlage dirigé en France oscillent aux alentours de 4 000 ha, dont en moyenne 200 ha en Corse (données entre 2000 et 2016, Communication personnelle, M. Bernard Lambert, animateur du réseau Brûlage dirigé ; M. Guillaume Adesso, Département de la Haute Corse ; M. Grégory Romani, Département de la Corse-du-Sud). D'un point de vue légal, les brûlages dirigés sont autorisés dans le Code forestier comme moyen de prévention des incendies (article L131-9) et y sont définis dans l'article R131-7 (décret n°2012-836 du 29 juin 2012) comme « [...] la destruction par le feu des herbes, broussailles, litières, résidus de coupe, branchages, bois morts, sujets d'essence forestière ou autres lorsqu'ils présentent de façon durable un caractère dominé et dépérissant, et que leur maintien est de nature à favoriser la propagation des incendies ». En Corse ils sont notamment utilisés dans le cadre de la Protection Rapprochée de Massif Forestier, qui vise à limiter les effets des incendies sur les milieux forestiers les plus remarquables (PPFENI, 2013a,b). Les brûlages dirigés constituent également un très bon outil pour la gestion d'autres problèmes environnementaux, tels que le contrôle d'espèces envahissantes, la restauration d'écosystèmes à espèces pyrophytes ou la protection contre les ravageurs (Haines *et al.*, 2001). Ils restent l'objet de controverses, puisqu'ils peuvent présenter des impacts au niveau de la pollution de l'air (fumées), des impacts paysagers et sont susceptibles de perturber les écosystèmes. Afin de les utiliser de manière optimale et durable, il est essentiel d'approfondir les connaissances concernant leurs effets sur les écosystèmes.

A l'heure actuelle, il existe un nombre notoire d'études portant sur les stress thermiques causés par le feu (contrôlé ou non) sur la végétation, mais ces études et leurs résultats sont disparates. En ce qui concerne la strate arborée, les études portant sur les effets du feu sont principalement focalisées sur les dommages au niveau du tronc et du houppier (Tableau I) ; en effet les transferts de chaleur dans le sol sont faibles et seulement les espèces possédant des racines superficielles y sont sensibles (Smith *et al.*, 2004; O'Brien *et al.*, 2010).

La base du tronc est particulièrement prédisposée à subir les effets d'un stress thermique puisqu'elle subit directement le feu. Les études focalisées sur les effets du feu sur le tronc utilisent, pour la majorité d'entre elles, des méthodes de chauffe artificielles, comme une corde en coton imbibée de combustible, une torche à gaz, un bain d'eau chaude (Tableau I). Ces deux premières méthodes sont principalement utilisées afin d'étudier les transferts de chaleur dans le tronc (Kayll, 1963; Uhl & Kauffman, 1990; Pinard & Huffman, 1997; Jones *et al.*, 2004; Bova & Dickinson, 2005; Lawes *et al.*, 2011) ou la profondeur de nécrose (Bova & Dickinson, 2005; Jones *et al.*, 2006). Elles permettent une chauffe mieux contrôlée et plus régulière que les brûlages dirigés en conditions réelles. Les bains d'eau chaude sont quant à eux utilisés pour étudier la mortalité cellulaire (Dickinson & Johnson, 2004) ou la cavitation et la déformation du xylème sur les échantillons de tiges (Michaletz *et al.*, 2012), avec cette méthode, la température et le temps d'exposition sont parfaitement contrôlés. Malheureusement, il est difficile de comparer ces méthodes avec les conditions réelles; pendant un brûlage dirigé, la température et l'intensité du feu ne sont pas constantes dans le temps et dans l'espace, les transferts de chaleur qui en résultent ne sont pas non plus constants.

Au contraire, les études focalisées sur le houppier sont principalement basées sur des feux de litière et de végétation de sous-bois. Ces études utilisent généralement des paramètres physiologiques (Reich *et al.*, 1990; O'Brien *et al.*, 2010; Ferrat *et al.*, 2010; Lavoit *et al.*, 2013; Renninger *et al.*, 2013) ou chimiques (Cannac *et al.*, 2007a,b, 2009b, 2011; Lavoit *et al.*, 2013; Renninger *et al.*, 2013) comme indicateurs des effets du feu sur les arbres (Tableau I).

La comparaison entre les études de terrain est également difficile, des différences entre les pratiques de brûlage, les espèces et les conditions environnementales (par exemple, dans la littérature citée, la charge de litière au sol varie de 250 à 1600 g.m<sup>-2</sup>) peuvent engendrer des une variabilité importante concernant les impacts sur la vitalité des arbres (Carter & Darwin Foster, 2004; Fernandes & Botelho, 2004; Fernandes *et al.*, 2008; Lavoit *et al.*, 2013; Casals *et al.*, 2016).

Le passage du feu va fortement modifier les propriétés physico-chimiques du sol, un feu de faible intensité, comme un brûlage dirigé, va engendrer une diminution brutale de la quantité de matière organique superficielle. Une partie des éléments nutritifs (par ex. N, Ca, Mg, K) vont être perdus lors de la combustion, tandis qu'une proportion non négligeable va se retrouver sous forme minérale dans le sol. Cette augmentation de la richesse du sol n'est valable qu'à court terme; à plus long terme, un appauvrissement du sol est possible, du fait de la diminution des réserves organiques. Ces modifications sont facilement réversibles mais le sol peut devenir moins perméable à l'eau et donc plus sensible à l'érosion (Certini, 2005).

Les brûlages dirigés et les feux de végétation sont également connus pour avoir une influence sur la végétation de sous-bois. Après un feu, elle disparaît presque totalement, l'espace laissé libre est ensuite rapidement colonisé, généralement par des espèces pionnières (Sparks *et al.*, 1998; Climent *et al.*, 2003; Ghermandi *et al.*, 2004). Cela peut engendrer une modification de la composition spécifique, avec une augmentation de la richesse spécifique à court terme (3-5 ans) , à la fois dans les écosystèmes forestiers (Brockway & Lewis, 1997; Sparks *et al.*, 1998; Busse *et al.*, 2000) et dans les milieux ouverts (Brockway *et al.*, 2002). Ces augmentations de la richesse spécifique peuvent être expliquées par une réduction de la strate arbustive (Abrahamson & Hartnett, 1990) et la création de zones vierges, colonisées par des espèces herbacées (Moore *et al.*, 1982). A plus long terme, la richesse tend à revenir à l'état initial (Bell & Koch, 1980; Capitanio & Carcaillet, 2008). La succession de végétation est influencée par différents facteurs, tels que la saison, la surface brûlée, l'intensité et la fréquence du feu mais aussi la capacité des espèces présentes à coloniser et occuper le milieu (Kozłowski & Ahlgren, 1974; Tester, 1989; Turner *et al.*, 1997; Sparks *et al.*, 1998; Beckage & Stout, 2000; De Luis *et al.*, 2006). Ces études sont très hétérogènes, elles sont pour certaines focalisées sur les effets des brûlages dirigés sur la végétation de sous-bois dans des forêts de pins (Brockway & Lewis, 1997; Sparks *et al.*, 1998; Busse *et al.*, 2000) ou de feuillus (Moore *et al.*, 1982; Penman *et al.*, 2008). D'autres s'intéressent à la succession de végétation après un feu (Clement & Touffet, 1990; Turner *et al.*, 1997; Ghermandi *et al.*, 2004; De Luis *et al.*, 2006). Pour la plupart, le lieu d'étude se situe aux Etats-Unis (Moore *et al.*, 1982; Brockway & Lewis, 1997; Turner *et al.*, 1997; Sparks *et al.*, 1998; Busse *et al.*, 2000; Brockway *et al.*, 2002). Il y a un manque important d'informations concernant les effets des brûlages dirigés sur la flore des forêts méditerranéennes. A notre connaissance, il n'existe pas de données concernant la succession de végétation post-feux dans les pinèdes à *Pinus nigra* R. Legray.

TABLEAU I. – Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée.

	Espèces	Méthode de chauffe	Mots clés	Références
Houppier	<i>Pinus pinaster</i>	litière, brûlage dirigé	roussissement, mortalité	<a href="#">Botelho et al. (1998a)</a>
	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé	métabolites secondaires	<a href="#">Cannac et al. (2007b)</a>
	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé	métabolites secondaires, isotopes	<a href="#">Cannac et al. (2007a)</a>
	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé artificiel	métabolites secondaires	<a href="#">Cannac et al. (2009b)</a>
	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé	métabolites secondaires	<a href="#">Cannac et al. (2011)</a>
	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé artificiel	physiologie, biochimie	<a href="#">Ferrat et al. (2010)</a>
	<i>Pinus halepensis</i> , <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	litière, brûlage dirigé	métabolites secondaires, physiologie	<a href="#">Lavoir et al. (2013)</a>
	<i>Pinus palustris</i>	litière, brûlage dirigé	physiologie	<a href="#">O'Brien et al. (2010)</a>
	<i>Acer rubrum</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Quercus ellipsoidalis</i>	litière, feu de surface	physiologie	<a href="#">Reich et al. (1990)</a>
	<i>Pinus rigida</i>	litière, brûlage dirigé	physiologie, isotopes	<a href="#">Renninger et al. (2013)</a>
	<i>Abies concolor</i> , <i>Pinus lambertiana</i> , <i>Pinus ponderosa</i> , <i>Calocedrus decurrens</i> , <i>Sequoiadendron giganteum</i> , <i>Quercus kelloggii</i>	litière, brûlage dirigé	roussissement, mortalité	<a href="#">Stephens &amp; Finney (2002)</a>
	<i>Pinus ponderosa</i>	litière, brûlage dirigé	roussissement, physiologie, susceptibilité aux ravageurs	<a href="#">Wallin et al. (2003)</a>
Tronc	<i>Acacia karroo</i>	torche à gaz	nécrose des tissus, conductivité du xylème	<a href="#">Balfour &amp; Midgley (2006)</a>

TABLEAU I. – Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée (suite).

<i>Pinus halepensis</i>	litière, brûlage dirigé	dendrochronologie, isotopes	<a href="#">Battipaglia et al. (2014)</a>
<i>Pinus sylvestris</i>	feu de végétation	dendrochronologie, isotopes	<a href="#">Beghin et al. (2011)</a>
<i>Acer rubrum, Quercus prinus</i>	corde imbibée de combustible ou litière artificielle	comportement du feu, épaisseur de l'écorce, nécrose des tissus	<a href="#">Bova &amp; Dickinson (2005)</a>
<i>Quercus rubrum, Fraxinus americana, Robinia pseudoacacia</i>	chauffage radiant	flux de chaleur	<a href="#">Bova &amp; Dickinson (2009)</a>
<i>Pseudotsuga menziesii, Pinus ponderosa, Acer rubrum, Quercus prinus</i>	four, air chaud, torche à gaz	épaisseur de l'écorce	<a href="#">Butler et al. (2005)</a>
<i>Pinus pinaster</i>	paille	temperature distribution	<a href="#">Costa et al. (1991)</a>
<i>Pinus contorta, Populus tremuloides, Picea engelmannii, Pseudotsuga menziesii</i>	bain d'eau	nécrose du cambium	<a href="#">Dickinson &amp; Johnson (2004)</a>
<i>Pinus halepensis</i>	résistance électrique	physiologie, croissance	<a href="#">Ducrey et al. (1996)</a>
<i>Crossopteryx febrifuga, Piliostigma thonningii</i>	herbes	stratégies de résistance au feu	<a href="#">Gignoux et al. (1997)</a>
<i>Sequoiadendron giganteum, Pinus lambertiana</i>	litière naturelle	température du cambium	<a href="#">Haase &amp; Sackett (1998)</a>
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	corde imbibée de combustible	conduction de la chaleur	<a href="#">Jones et al. (2004)</a>
<i>Acer rubrum, Quercus prinus, Pinus ponderosa, Pseudotsuga menziesii</i>	corde imbibée de combustible ou litière artificielle	conduction de la chaleur, profondeur de nécrose	<a href="#">Jones et al. (2006)</a>
<i>Pinus strobus</i>	torche à gaz	température du cambium, conduction de la chaleur	<a href="#">Kayll (1963)</a>

TABLEAU I. – Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée (suite).

<i>Buchanania obovata, Callitris intratropica, Erythrophleum chlorostachys, Eucalyptus miniata, Corymbia polysciada, Eucalyptus tetradonta, Terminalia ferdinandiana</i>	corde imbibée de combustible	température du cambium, conduction de la chaleur	Lawes <i>et al.</i> (2011)
<i>Populus balsamifera</i>	bain d'eau	cavitation et déformation du xylème	Michaletz <i>et al.</i> (2012)
<i>Pinus ponderosa</i>	litière, brûlage dirigé	croissance	Peterson <i>et al.</i> (1994)
<i>Anadenanthera colubrina, Poeppigia procera, Peltogyne heterophylla, Phyllostylon rhamnoides, Caesalpinia floribunda, Aspidosperma rigidum, Chorisia speciosa, Acacia polyphylla, Tabebuia impetiginosa, Centrolobium microchaete, Eriotheca roseorum, Machaerium scleroxylon, Astronium urundeuva, Spondias mombin, Ceiba samauma, Amburana cearensis</i>	corde imbibée de combustible	température du cambium, conduction de la chaleur	Pinard & Huffman (1997)
<i>Pinus ponderosa</i>	monticule de litière	nécrose du cambium	Ryan & Frandsen (1991)
<i>Anadenanthera macrocarpa, Aspidosperma macrocarpon, Astronium urundeuva, Centrolobium microchaete, Machaerium scleroxylon, Poeppigia procera</i>	torche à gaz	blessures du tronc	Schoonenberg <i>et al.</i> (2003)

TABLEAU I. – Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée (suite).

	<i>Ecclinusa sp., Inga sp., Jacaranda copaia, Pourouma guianensis, Macrolobium angustifolium, Diospyros duckei, Tetragastris altissima, Inga alba, Metrodorea flavida, Xylopia aromatica, Cecropia sciadophylla, Cordia sericalyx, Lecythis idatimon, Lecythis lurida, Manilkara huberi</i>	corde imbibée de combustible	température du cambium, conduction de la chaleur	Uhl & Kauffman (1990)
	<i>Pinus halepensis, Pinus nigra salzmannii, Pinus nigra nigra, Pinus sylvestris</i>	litière, brûlage dirigé	croissance	Valor <i>et al.</i> (2015)
	<i>Pinus ponderosa, Pseudotsuga menziesii, Abies concolor, Calocedrus decurrens</i>	résistance électrique	température du cambium, conduction de la chaleur	Van Mantgem & Schwartz (2003)
	<i>Pinus palustris</i>	litière, brûlage dirigé	épaisseur de l'écorce	Wang & Wangen (2011)
Tronc et houppier	<i>Pinus pinaster</i>	torche à gaz	métabolites secondaires	Alonso <i>et al.</i> (2002)
	<i>Pinus ponderosa</i>	litière, brûlage dirigé	croissance, roussissement, mortalité	Busse <i>et al.</i> (2000)
	<i>Pinus nigra subsp. laricio</i>	litière, brûlage dirigé	métabolites secondaires	Cannac <i>et al.</i> (2009a)
	<i>Pinus strobus</i>	litière, brûlage dirigé artificiel	croissance	Elliott <i>et al.</i> (2002)
	<i>Pinus ponderosa</i>	litière, brûlage dirigé	physiologie, morphologie	Feeney <i>et al.</i> (1998)

TABLEAU I. – Synthèse des recherches concernant les effets de la chaleur sur le tronc et le houppier de la strate arborée (suite).

<i>Pinus ponderosa</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Pinus monticola</i> , <i>Larix occidentalis</i> , <i>Picea engelmannii</i> , <i>Pinus contorta</i> , <i>Abies grandis</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Thuja plicata</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	feu de végétation	morphologie, roussissement, mortalité	Peterson & Ryan (1986)
<i>Pinus halepensis</i> , <i>Pinus pinea</i>	feu de végétation	mortalité	Rigolot (2004)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Larix occidentalis</i> , <i>Picea engelmannii</i> , <i>Pinus contorta</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Thuja plicata</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	litière, brûlage dirigé	épaisseur de l'écorce, roussissement, mortalité	Ryan & Reinhardt (1988)



## 1.2. Problématique et objectifs

En Corse, les brûlages dirigés sont fréquemment utilisés dans les forêts de *P. nigra* subsp. *laricio* (Poiret) Maire comme moyen de prévention des feux de végétation. Ce taxon a été relativement peu étudié comparativement aux autres pins méditerranéens, probablement du fait de son insularité. Sa réponse face aux variations saisonnières (sécheresse, froid hivernal), tout comme sa résistance à un stress thermique sont encore mal connues, particulièrement dans des conditions hétérogènes de terrain (par ex. quantité de combustible, âge et morphologie des arbres). Des études précédentes (Cannac *et al.*, 2007a,b, 2009a,b, 2011) sur *P. nigra* subsp. *laricio* ont mis en évidence des effets des brûlages dirigés sur la concentration en différents éléments (pigments, métabolites secondaires) et sur le flux de résine. Ces indicateurs ont montré une augmentation de la concentration en phénols, révélant un probable stress ainsi qu'une réduction de la concentration en pigments, susceptible d'affecter négativement l'activité photosynthétique. Ces effets ont été observés à court et plus long (quelques semaines à quelques mois), et étaient plus importants après des brûlages de printemps qu'après des brûlages d'automne. Riches de ces enseignements, nous avons souhaité, en concertation avec les gestionnaires forestiers, orienter nos travaux vers l'identification des impacts d'un brûlage réalisé en conditions extrêmes, à savoir un brûlage mené le plus tardivement possible au printemps, sur un site en forte pente avec une biomasse au sol importante. Ces conditions de brûlage répondent aux attentes des gestionnaires forestiers qui souhaitent pouvoir travailler également au printemps afin d'avoir plus de temps disponible pour mener à bien leurs chantiers. Les brûlages dirigés de printemps présentent aussi l'avantage de diminuer fortement la charge de combustible au sol pour l'été qui va suivre.

Si les dernières études menées sur *P. nigra* subsp. *laricio* (Cannac *et al.*, 2009a,b; Ferrat *et al.*, 2010) ont mis en évidence un impact des brûlages dirigés au niveau des aiguilles, elles ont également montré de fortes variations verticales de température, et pointé du doigt le stress thermique important qui pouvait être infligé au niveau du tronc, avec notamment des effets sur le fonctionnement hydrique. Il nous a donc semblé pertinent de concentrer nos recherches sur l'utilisation de bioindicateurs mettant en lien le fonctionnement photosynthétique et hydrique des arbres, comme le flux de sève, la fluorescence chlorophyllienne et les échanges gazeux.

Une approche pluridisciplinaire reste essentielle pour répondre à cette problématique, et notre équipe de recherche bénéficiant dorénavant d'une technologie plus pointue, nous avons choisi d'associer aux indicateurs de vitalité, des mesures thermodynamiques innovantes à l'intérieur des troncs.

L'ensemble des indicateurs choisis sera suivi sur une période précédant le brûlage dirigé suffisamment longue pour analyser le cycle saisonnier du fonctionnement de *P. nigra*

subsp. *laricio* ; notamment sa tolérance à la période hivernale et la sécheresse estivale. Afin d’avoir une vue d’ensemble des effets des brûlages dirigés sur les communautés végétales, il sera nécessaire de suivre l’évolution des autres strates de végétation.

Dans un objectif de gestion durable des forêts, il est primordial de s’intéresser aux différentes classes d’âges. Une étude précédente en pépinière (Ferrat *et al.*, 2010) s’est intéressée à déterminer l’étagement de la température entre le sol et le houppier et à étudier des impacts physiologiques (fluorescence chlorophyllienne) à court terme (8 j) sur de jeunes individus, théoriquement plus sensibles. Les résultats obtenus seront complétés par une nouvelle étude préliminaire en pépinière, grâce à l’utilisation d’indicateurs complémentaires.

Dans cette étude, nous nous attacherons à répondre aux questions suivantes :

- ➔ Quel est le cycle physiologique de *P. nigra* subsp. *laricio* ?
- ➔ Quelle est l’intensité des transferts de chaleur lors d’un brûlage dirigé ?
- ➔ Quels sont les effets d’un brûlage dirigé tardif de printemps sur la physiologie du pin *laricio* et sur la végétation de sous-bois ?

Les résultats obtenus permettront d’une part de mieux connaître le fonctionnement de *P. nigra* subsp. *laricio* et d’autre part de conseiller les gestionnaires forestiers dans le but d’une pratique durable des brûlages dirigés.

### 1.3. Paramètres physiologiques

Parmi les indicateurs physiologiques choisis pour cette étude, les mesures de flux de sève brute sont utilisées afin d’étudier les mouvements d’eau dans le tronc (Lu *et al.*, 2004). Étant très sensibles aux variations météorologiques (Anfodillo *et al.*, 1998; Delzon & Loustau, 2005) ainsi qu’à l’état physiologique de l’arbre, elles fournissent des réponses précises vis à vis des variations journalières et saisonnières. De nombreuses études ont montré que les arbres sont capables de diminuer leur flux de sève pendant une période de sécheresse (Anfodillo *et al.*, 1998; Klein *et al.*, 2014a,b; Lu *et al.*, 2004). La valeur du flux de sève dépend fortement des pertes d’eau au niveau du feuillage, une diminution de la transpiration ou de l’indice foliaire peut donc engendrer une diminution du flux de sève (Delzon & Loustau, 2005; Renninger *et al.*, 2013).

Les mesures de fluorescence chlorophyllienne nous renseignent quant à elles sur l’utilisation de la lumière par les feuilles. L’énergie lumineuse absorbée par la chlorophylle associée au photosystème II (PSII) a trois destinées possibles : elle peut être utilisée pour la photochimie (pour transférer un électron du centre de réaction de la chlorophylle, P680, vers le récepteur quinone du PSII,  $Q_A$ ). Elle peut aussi être perdue sous forme de chaleur

ou réémise sous forme de fluorescence (Baker, 2008). Des mesures de cette fluorescence chlorophyllienne sous différentes lumières (intensité ou longueur d'onde) permettent de quantifier différents paramètres liés à l'utilisation de la lumière par la plante (Maxwell & Johnson, 2000) :

- le **rendement quantique du PSII** ( $\Phi_{PSII}$ ), ou efficacité de la photochimie du PSII, il correspond à la proportion de la lumière absorbée par la chlorophylle associée au PSII qui est utilisée pour la photochimie ;
- le **quenching photochimique** (qP) nous renseigne sur la proportion de centres de réaction du PSII qui sont ouverts ;
- le **rendement quantique maximum du PSII** ( $F_v/F_m$ ) correspond à l'efficacité maximale de la photochimie du PSII, c'est-à-dire quand tous les centres du PSII sont ouverts, sa valeur optimale est d'environ 0,83 ;
- le **quenching non photochimique** (NPQ) est linéairement lié à la dissipation d'énergie sous forme de chaleur.

En ce qui concerne les mesures d'échanges gazeux, elles permettent de mesurer ou d'estimer différents paramètres liés à la fixation du carbone et à la perte d'eau (Long & Bernacchi, 2003) :

- la **photosynthèse** ( $A$ ) nous renseigne sur la quantité de  $CO_2$  assimilé ;
- la **conductance stomatique** ( $g_s$ ) correspond à la perte d' $H_2O$  par les stomates ;
- la **conductance mésophyllienne** ( $g_m$ ) quantifie le transfert de  $CO_2$  au travers du mésophylle ;
- le **taux maximum de carboxylation de la Rubisco** ( $V_{cmax}$ ) est le taux maximum de carboxylation de la rubulose-1,5-bisphosphate (RuBP) par la Rubisco ;
- le **taux maximum de transport d'électrons** ( $J_{max}$ ) correspond au taux maximum de transfert d'électrons qui dirige la régénération de la RuBP ;
- le **taux d'export du triose-phosphate depuis les chloroplastes** (TPU).

Certaines espèces d'arbre ont des processus très plastiques en terme d'échanges gazeux et de photochimie. Les réponses dépendent de l'espèce, de la provenance et du stade de développement (Repo *et al.*, 2004) et subissent des variations saisonnières (Lundmark *et al.*, 1998; Ottander *et al.*, 1995; Ogaya *et al.*, 2011). Ces réponses sont attribuées à des variations de température et de disponibilité en eau. La température optimale d'assimilation de

la lumière et du CO<sub>2</sub> est d'environ 25°C pour de nombreuses espèces (Warren & Dreyer, 2006; Kositsup *et al.*, 2009; Ge *et al.*, 2012). Un stress thermique, froid ou chaud, peut être responsable d'une forte diminution de ces paramètres (Méthy *et al.*, 1997; Murata *et al.*, 2007; Lindfors *et al.*, 2015). La quantité d'énergie lumineuse reçue par les feuilles a aussi une influence sur son assimilation, une intensité lumineuse trop importante peut engendrer des dommages photochimiques (Melis, 1999; Murata *et al.*, 2007). Les effets d'un stress hydrique sur  $A$ ,  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $g_s$  ont été observés chez de nombreuses espèces (Xu & Baldocchi, 2003; Warren & Dreyer, 2006; Avola *et al.*, 2008; Way & Sage, 2008). Des mesures simultanées d'échanges gazeux et de fluorescence chlorophyllienne ont montré des variations dans le rendement du PSII et dans l'assimilation du carbone pour une plante de culture (*Vigna unguiculata* L.) pendant une période de sécheresse (Souza *et al.*, 2004) et pour *Quercus douglasii* Hook. & Arn. pendant un suivi de trois ans (Osuna *et al.*, 2015). Des diminutions simultanées du flux de sève et de  $g_s$  ont été observées pour des sapins (*Picea abies* (L.) H. Karst) en état de stress hydrique estival, pendant un suivi de cinq mois (Lu *et al.*, 1995).

## 1.4. La végétation en Corse et le pin laricio

Le climat de la Corse est marqué par une période estivale sèche, ce qui lui confère un climat méditerranéen, de ce fait, on retrouve de nombreuses espèces sclérophylles particulièrement bien adaptées au déficit hydrique. Cependant, le relief de l'île engendre d'importantes variations locales du climat, la température moyenne annuelle varie de 17 à 19°C sur le littoral à -3 à 1°C sur les sommets. Les variations de température sont associées à des changements de précipitations, bioclimat semi-aride (entre 400 et 600 mm.an<sup>-1</sup>) sur le littoral à per-humide (> 1000 mm.an<sup>-1</sup>) en altitude (Quézel & Médail, 2003; données Météo France). Ces changements engendrent un étagement de la végétation (Jeanmonod & Gamisans, 2013; Fig. 2), en Corse, on distingue sept étages de végétation : thermoméditerranéen, mésoméditerranéen, supraméditerranéen, montagnard, subalpin, cryoméditerranéen et alpin.

Le régime ancien des feux de forêts a également profondément modelé la végétation et le paysage, de nombreuses espèces méditerranéennes présentent des stratégies d'adaptation aux feux. Certaines espèces possèdent des stratégies leur permettant de survivre à un incendie, telles qu'une écorce particulièrement épaisse qui isole les tissus vivants de la température (e.g. *Q. suber* L.). D'autres stratégies concernent la recolonisation du milieu, soit par voie végétative (rejet de souches) soit par voie sexuée (avec des semences qui résistent à la température). Les feux, avec une fréquence modérée, ont façonné des pay-

## 1.4 La végétation en Corse et le pin laricio

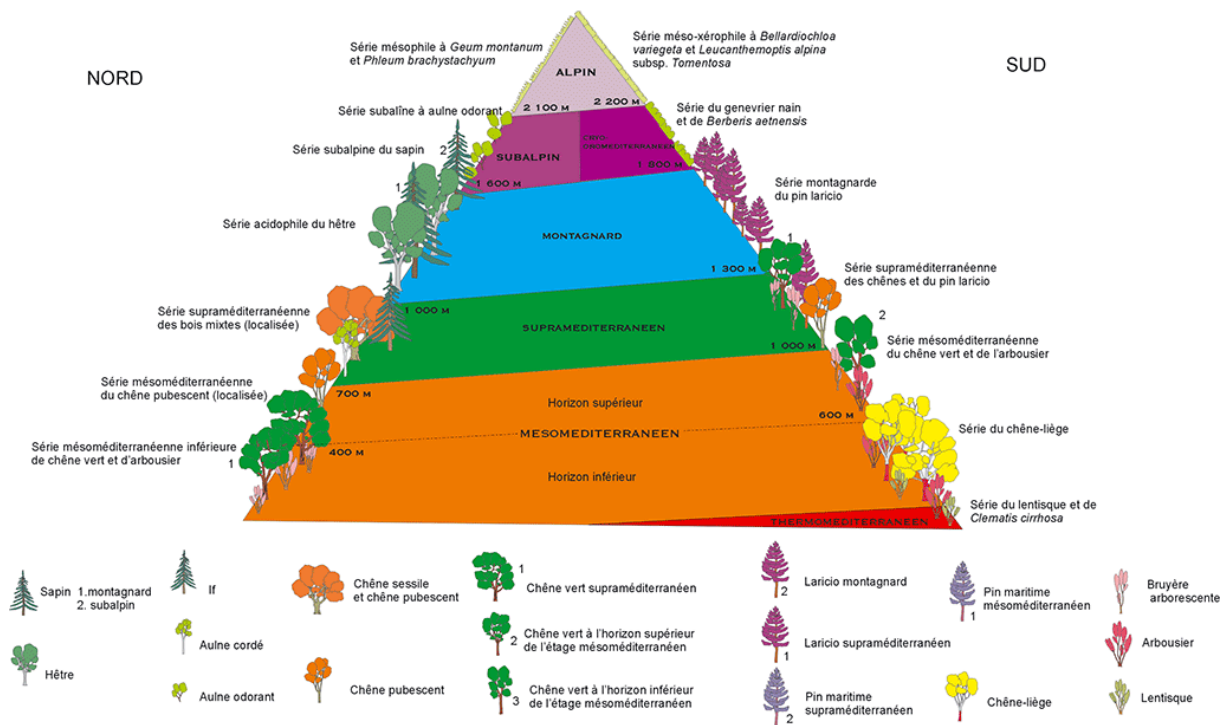


FIG. 2. – Schéma des étages de végétation en Corse, d'après Gamisans (1999).

sages ouverts, caractéristiques des écosystèmes méditerranéens, les perturbations qu'ils engendrent favorisent une biodiversité importante.

Le caractère insulaire de la Corse favorise l'endémisme, parmi les 2238 taxons indigènes de l'île (sur 2724 taxons présents), 170 sont sub-endémiques et 132 sont endémiques stricts. Malgré un état de conservation de la flore assez bon, 688 taxons indigènes (30% de la flore indigène) dont 86 (sub-)endémiques sont rares ou très rares et donc menacés (Jeanmonod & Gamisans, 2013).

*Pinus nigra* et ses différentes sous-espèces représentent une importante surface forestière dans le bassin méditerranéen ( $3,5 \cdot 10^6$  ha), du Maroc à la Turquie (Richardson, 2000). Cette étude porte sur *Pinus nigra* subsp. *laricio* (Poir.) Maire var. *corsicana* (Loudon), communément appelé pin laricio de Corse ou simplement laricio. Ses forêts caractérisent les montagnes corses dans les étages supraméditerranéen et montagnard (900 à 1800 m d'altitude), cette variété est très proche de la variété *calabrica* présente en Calabre et en Sicile (Rameau et al., 2008). Bien qu'elle soit endémique de Corse, sa large utilisation en reforestation fait qu'elle est aujourd'hui principalement présente dans les forêts continentales (Schabaver, 2001 ; Fig. 3). Clé de voûte d'un écosystème complexe, *P. nigra* subsp. *laricio* joue un rôle dans le maintien de nombreuses espèces animales et végétales. Sa valeur pa-

trimoniale est exceptionnelle et ses habitats naturels sont classés comme prioritaires dans la directive « Habitats » (Leone & Lovreglio, 2004).

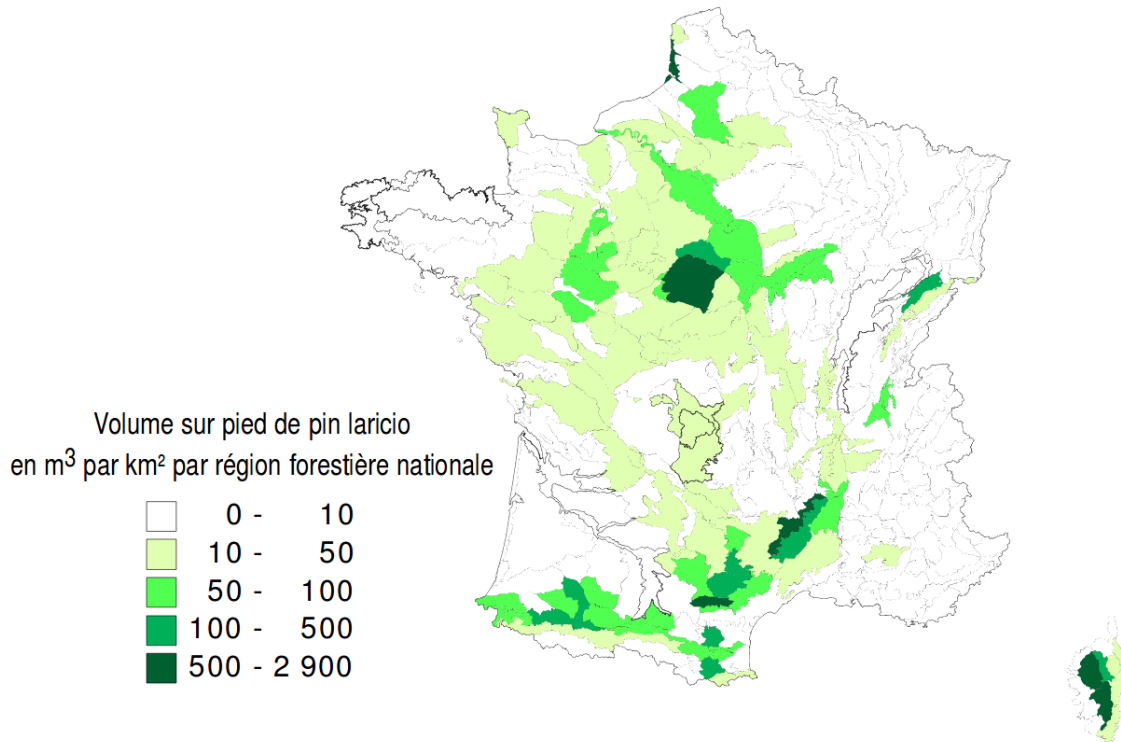


FIG. 3. – Carte représentant le volume sur pied de pin laricio par région forestière française en 2001, d'après [Rousselet et al. \(2003\)](#).

En Corse, le pin laricio est l'essence la plus abondante, il occupe 20 305 ha de forêts publiques (soit 22%) et 4 859 ha de forêts privées ([Office National de Forêts, 2011](#)). Il est principalement présent en peuplement pur (84%) et de régénération naturelle (85%; données IFN, relevées entre 2003 et 2007), ces peuplements sont principalement matures, la classe d'âge la plus représentée est 100-159 ans (40% de la surface). Le pin laricio constitue une véritable richesse économique pour l'île, le volume prélevé oscille autour de 25 000 m<sup>3</sup>.an<sup>-1</sup> pour un prix généralement compris entre 35 et 50 €.m<sup>-3</sup>. Autrefois utilisé comme bois de marine, d'ameublement et pour le gemmage, le pin laricio est actuellement utilisé comme bois de charpente (76%), de coffrage (14%) et en menuiserie (10%; [Office National de Forêts, 2006a,b](#)).

A l'âge adulte, les pins laricio atteignent 30 à 50 m de hauteur, leur tronc est élancé et droit, le rhytidome est gris argenté, les branches sont fines et horizontales, les rameaux de couleur brun-rouge. Les aiguilles de couleur vert cendré sont regroupées par deux, souples, longues de 12 à 15 cm, elles croissent de mai-juin jusqu'à octobre et persistent 2 à 3 ans. Les cônes sont ovoïdes et coniques. La cime est peu dense et conique. Les arbres ont



une longévité de plusieurs siècles (Rameau *et al.*, 2008; Jeanmonod & Gamisans, 2013).

*Pinus nigra* subsp. *laricio* se développe sous un bioclimat humide ou perhumide, où les précipitations sont supérieures à 800 mm.an<sup>-1</sup>, il supporte à la fois les hivers froids et les étés secs. Il préfère les sols acides (granitique, sableux ou schisteux) et craint le calcaire actif et l'engorgement en eau (Rameau *et al.*, 2008; Jeanmonod & Gamisans, 2013).

## 1.5. Organisation du manuscrit

Après ce chapitre introductif, un matériel et méthodes général est présenté dans le chapitre 2, dans cette partie sont détaillés les caractéristiques des sites expérimentaux et des arbres échantillonnés, l'instrumentation des brûlages dirigés ainsi que la mise en œuvre des mesures physiologiques. Le chapitre 3 décrit le fonctionnement saisonnier de *Pinus laricio* sur le site d'étude, qui a été réalisé avec un suivi des arbres témoins pendant deux ans. Ces résultats ont fait l'objet d'un article publié (Lapa *et al.* (2017), présenté en Annexe A). Les résultats obtenus servent de socle pour analyser les réponses écophysologiques observées dans les chapitres suivants.

L'expérimentation de brûlage dirigé effectuée en milieu naturel est décrite et analysée dans le chapitre 4, suivie d'une expérimentation préliminaire en pépinière sur de jeunes individus au chapitre 5.

L'échantillonnage et le traitement des données spécifiques à chaque expérimentation sont précisés au début de chacun de ces chapitres.

Enfin, ce manuscrit termine par une analyse globale des résultats obtenus, ainsi que par des préconisations pour les gestionnaires forestiers et des propositions pour des travaux complémentaires.

# Matériel et Méthodes

Deux brûlages dirigés ont été réalisés dans deux sites expérimentaux, en conditions réelles dans une forêt de *P. nigra* subsp. *laricio* (forêt de Cervello) et en conditions semi-contrôlées en pépinière (pépinière de Castelluccio). Pour chaque expérimentation, une approche pluridisciplinaire associant une caractérisation physique du feu et le suivi pré- et post-brûlage dirigé d'indicateurs physiologiques a été réalisée.

## 2.1. Expérimentation en milieu naturel

### 2.1.1. Description du site

Les mesures ont été réalisées dans un peuplement pur et de régénération naturelle de *P. nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana* situé dans la forêt de Cervello, vallée du Verghellu, Venaco, France (42°11'48,5"N 9°05'39,6"E) à environ 1200 m d'altitude (Fig. 4 et 5). Il s'agit d'une forêt communale gérée par l'Office National des Forêts. La zone d'étude a une surface de 1100 m<sup>2</sup>, la pente est d'environ 70-80% avec une exposition Nord-Est. Cette zone a été divisée en deux, une parcelle témoin de 300 m<sup>2</sup> et une parcelle destinée à subir un brûlage dirigé (parcelle « brûlée ») de 800 m<sup>2</sup> (Fig. 4). Les surfaces terrières des parcelles témoin et brûlée étaient respectivement de 36,5 et de 31,5 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> au début de l'étude. L'indice de compétition a été mesuré pour tous les pins suivis d'après la méthode de [Hegyí \(1974 in Prévosto, 2005\)](#). Le sol est brun et peu profond avec de nombreux affleurements rocheux granitiques. Cette parcelle n'est plus exploitée depuis une trentaine d'années.

Vingt-quatre pins co-dominants ont été sélectionnés de manière aléatoire pour des mesures de flux de sève, entre juillet 2013 et octobre 2015. Parmi eux, 18 arbres ont été sélectionnés pour des mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux, entre décembre 2013 et juillet 2015. Les caractéristiques des arbres échantillonnés sont présentées dans les tableaux [II](#) et [III](#).





FIG. 4. – Plan de la zone d'étude incluant les parcelles témoin (T) et brûlée (B), la flèche rouge situe la forêt de Cervello. Source de l'image aérienne : [www.geoportail.gouv.fr/](http://www.geoportail.gouv.fr/), source de la carte : [www.openstreetmap.org/](http://www.openstreetmap.org/)



FIG. 5. – Vue de la parcelle brûlée avant le brûlage dirigé, forêt de Cervello, mai 2014.

TABLEAU II. – Diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur, âge et longueur des sondes à dissipation thermique (TDP) des arbres témoins. Les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été réalisées sur les arbres signalés par un astérisque.

	T1*	T2*	T3*	T4*	T5	T6*	T7*	T8*	T9*	T10	T11*	T12
DHP (cm)	15,0	14,5	13,0	12,5	12,5	13,5	19,0	18,0	21,0	21,5	20,0	21,0
Hauteur (m)	11,8	13,1	8,6	6,9	7,3	11,5	8,6	13,5	10,1	8,0	10,1	12,7
Age (années)	45	38	36	29	23	22	29	42	42	42	50	43
Sonde TDP (mm)	30	30	30	30	30	30	50	50	50	50	50	50

TABLEAU III. – Diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur, âge, longueur des TDP et épaisseur de l'écorce des arbres de la parcelle brûlée. Les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été réalisées sur les arbres signalés par un astérisque.

	B1*	B2*	B3	B4	B5*	B6*	B7*	B8*	B9*	B10*	B11*	B12
DHP (cm)	16,0	16,0	12,0	12,5	14,0	13,0	17,0	17,0	20,8	17,0	23,0	19,3
Hauteur (m)	9	8,8	10,7	8,6	7,8	7,9	12,7	9,7	11,1	13,3	11,6	13,0
Age (années)	28	33	43	24	31	29	41	49	45	35	45	42
Sonde TDP (mm)	30	30	30	30	30	30	50	50	50	50	50	50
Épaisseur de l'écorce (mm)	17,7	13,0	14,0	17,7	20,3	15,3	25,7	18,7	22,7	15,0	23,3	24,7

## 2.1.2. Instrumentation du brûlage dirigé

### Caractérisation des conditions du brûlage dirigé

Le brûlage dirigé a été réalisé le 11 juin 2014 entre 10h30 et 12h30 par les forestiers sapeurs de Haute-Corse. Des prélèvements de litière ont été effectués en trois points pour chaque parcelle sur une surface de 0,25 m<sup>2</sup>, la litière a ensuite été séchée à 60°C jusqu'à masse constante. La quantité de litière au sol sera ensuite exprimée en g.m<sup>-2</sup> de poids sec.

### Mesures de température

Afin de caractériser le brûlage dirigé, nous avons réalisé les mesures de température à la base du tronc, à 20 cm au dessus du sol. Les 12 pins suivis de la parcelle brûlée ont été instrumentalisés à l'aide de thermocouples installés côté sous le vent (côté haut de la pente), car les dommages thermiques sont généralement observés de ce côté en raison de flux de recirculation des flammes (Costa *et al.*, 1991; Michaletz & Johnson, 2007). Deux mesures ont été réalisées sur chaque arbre, une dans le tronc sous l'écorce à proximité du cambium

(Tableau III) et une seconde à l'extérieur du tronc. Afin de placer les thermocouples aussi près que possible du cambium, des trous de 1 mm de diamètre ont été percés au travers de l'écorce, perpendiculairement au rayon du tronc. Des thermocouples de type K (Omega Engineering, Inc. Stamford, Connecticut, USA) à jonctions minces (shield de 250  $\mu\text{m}$  avec un diamètre de fil de 50  $\mu\text{m}$ ) ont été utilisés pour leur temps de réponse rapide ( $< 0,4$  s) et pour minimiser les erreurs de mesures (rayonnement et rétention de chaleur). Le corps des thermocouples a été isolé à l'aide de matériaux isolants multicouches à base de fibres de céramique, les câbles d'extension ont été enterrés dans le sol pour éviter toute dégradation thermique pendant le brûlage dirigé. Les thermocouples ont été branchés sur des centrales de mesures alimentées par batterie (CR3000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) situées à l'extérieur de la zone de brûlage. Afin de minimiser la longueur des câbles d'extension ( $< 10\text{m}$ ) et optimiser la réception du signal, trois enregistreurs de données ont été utilisés. La température a été enregistrée toutes les secondes. Ces mesures permettent de déterminer la température maximale et le temps de résidence (pour un seuil déterminé) pour chacun des compartiments étudiés (air et cambium). Les mesures de température de l'air servent également à estimer l'intensité de la ligne de feu. Celle-ci est définie par l'équation de Byram comme le produit du combustible consommé ( $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ ), de la vitesse de propagation ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) et de la chaleur dégagée par la combustion, qui est de 18 000  $\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-1}$  pour la plupart des végétaux (Byram, 1959).

### 2.1.3. Suivi météorologique

Des données météorologiques ont été fournies par une station météorologique installée dans une clairière située à quelques mètres de la parcelle. La température et l'humidité relative (CS215, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) ont été mesurées toutes les 30 secondes, les valeurs ont été enregistrées toutes les 30 minutes. Les précipitations (Rain Gauge 52203, R. M. Young Corporation, Traverse City, MI, USA) ont été mesurées et enregistrées toutes les 30 minutes. Les données ont été enregistrées dans une centrale de mesures (CR1000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) alimentée par une batterie, elle-même rechargée par un panneau photovoltaïque. Les mesures de température et d'humidité relative serviront à calculer le **déficit en pression de vapeur (VPD)**.

### 2.1.4. Suivi physiologique

#### Flux de sève

Le flux de sève a été mesuré grâce à des sondes à dissipation thermique (TDP) d'après la méthode de Granier (1985). Ce dispositif est constitué de deux sondes, insérées radialement dans le tronc, l'une au-dessus de l'autre et à une distance déterminée (Fig. 6). La



première sonde, celle du haut, est chauffée en continu avec une puissance constante et possède un thermocouple à mi-longueur de la sonde, la seconde sonde est équipée du même thermocouple, mais ne dispose pas de résistance chauffante. La différence de température entre les deux sondes permet de calculer, de manière simple et précise, le flux de sève en continu. Des sondes de 30 et 50 mm (TDP-30 et TDP-50, Dynamax Inc., Houston, TX, USA) ont été utilisées en fonction du diamètre de l'arbre (Tableaux II et III). Les sondes ont été installées à hauteur de poitrine (1,30 m) avec la même exposition (Nord-Est) et ont été protégées du soleil avec un isolant réfléchissant. Le flux a été mesuré toutes les 30 secondes, les valeurs ont été enregistrées toutes les 30 minutes, du 13 juillet 2013 au 26 octobre 2015. Les données ont été enregistrées dans une centrale de mesures (CR3000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) alimentée par une batterie, elle-même rechargée par des panneaux photovoltaïques. Pendant les hivers, à cause du faible taux de rechargement des batteries par les panneaux photovoltaïques, un seul arbre par parcelle a été suivi (B1 et T2). Les autres sondes ont été débranchées après la diminution et la stabilisation du flux (à cause de l'hiver) et ont été rebranchées quand le flux a augmenté à nouveau. Le flux a été calculé d'après [Granier & Gross \(1987\)](#), selon les équations 1 et 2.

$$k = \frac{\Delta T_M - \Delta T}{\Delta T} \quad (1)$$

où  $k$  est un nombre sans unité,  $\Delta T$  est la différence de température entre l'aiguille chauffée et l'aiguille de référence (non chauffée),  $\Delta T_M$  est la valeur maximale de  $\Delta T$  (en l'absence de flux). Plus le flux est important, plus  $\Delta T$  sera faible.

La relation entre le flux de sève  $F$  ( $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) et  $k$  a été déterminée de manière empirique, elle correspond à l'équation 2.

$$F = 118,9910^{-6} k^{1,231} \quad (2)$$

Pour plus de commodité, le flux sera ensuite exprimé en  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  ou en  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ .

## Echantillonnage

Les échantillons pour les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été prélevés à l'aide d'un échenilloir sur des branches exposées au soleil et hautes de 5-6 m, toujours à la même position du houppier et avec la même orientation (Nord-Est). Ils ont été immédiatement recoupés dans l'eau et stockés ainsi pour éviter tout phénomène de cavitation ([Warren et al., 2003a](#)). Pour assurer la mise en œuvre de mesures fiables et éviter les aiguilles sénescents, les mesures ont toujours été effectuées sur les aiguilles de

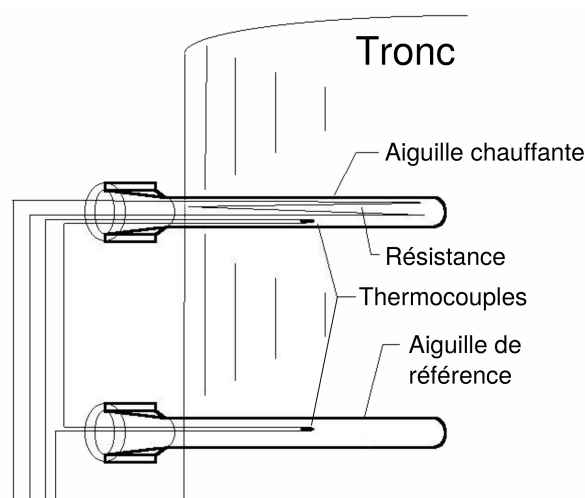


FIG. 6. – Schéma du dispositif de mesures TDP, d'après [Dynamax \(1997\)](#).

l'année en cours ([Warren, 2006](#); [Sperlich et al., 2015](#)), à l'extrémité de la branche. Les mesures ont été réalisées dans le même ordre et aux mêmes heures chaque mois. Une étude préliminaire sur *P. nigra* subsp. *laricio* a mis en évidence que la coupe n'avait pas d'effet sur les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux pendant au moins 12 heures après la coupe (données non présentées). Des résultats similaires ont été observés pour d'autres conifères, dont *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco et *Pinus pinaster* Aiton ([Warren et al., 2003b](#); [Warren, 2006](#)).

### Fluorescence chlorophyllienne

La fluorescence chlorophyllienne a été mesurée à l'aide d'un PAM 2100 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) et des pinces à feuilles DLC-8, qui permettent l'acclimatation à l'obscurité. Trois mesures par branches, sur des aiguilles différentes, ont été réalisées dans l'heure qui a suivi la coupe après une acclimatation à l'obscurité d'au moins 30 minutes. La fluorescence chlorophyllienne est mesurée en exposant des feuilles à une longueur d'onde donnée et en mesurant la lumière réémise à une longueur d'onde supérieure ([Maxwell & Johnson, 2000](#)). Pour le PAM 2100 les longueurs d'onde de la lumière de mesure, de la lumière actinique et des flashes de saturation sont respectivement de 650, 665 et < 710 nm, seule la lumière réémise à une longueur d'onde > 710 nm est détectée (Fig. 7). Quatre paramètres ont été suivis : le  $F_v/F_m$ , le  $\Phi_{PSII}$ , le  $qP$  et le  $NPQ$ , ces paramètres ont été calculés d'après [Maxwell & Johnson \(2000\)](#), selon les équations 3 à 6.

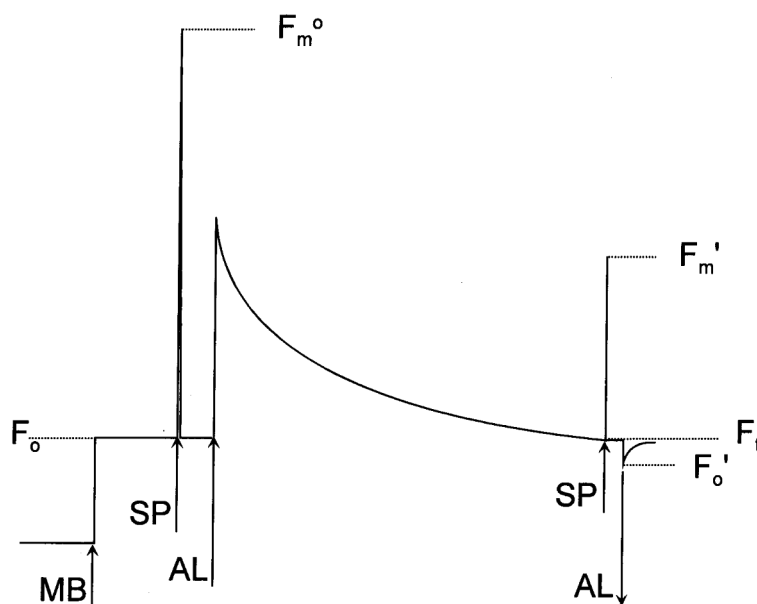


FIG. 7. – Séquence typique d'une courbe de fluorescence chlorophyllienne, d'après (Maxwell & Johnson, 2000). Principe des mesures : une lumière de mesure est allumée (MB), le niveau zéro de fluorescence est mesuré ( $F_0$ ). L'application d'un flash saturant (SP) permet la mesure du niveau maximum de fluorescence ( $F_m^0$ ). Une lumière actinique, qui permet une activité photosynthétique (AL) est appliquée, une fois la fluorescence stabilisée, un second flash de saturation (SP) est appliqué pour mesurer la fluorescence maximale à la lumière ( $F_m'$ ). Le niveau de fluorescence mesuré immédiatement avant le second flash de saturation est nommé  $F_t$ . La lumière actinique (AL) est éteinte, le niveau zéro de fluorescence « à la lumière » ( $F_0'$ ) est estimé en présence de lumière rouge lointain.

$$\Phi_{\text{PSII}} = \frac{F_m' - F_t}{F_m'} \quad (3)$$

$$qP = \frac{F_m' - F_t}{F_m' - F_0'} \quad (4)$$

$$F_v/F_m = \frac{F_m - F_0}{F_m} \quad (5)$$

$$\text{NPQ} = \frac{F_m^0 - F_m'}{F_m'} \quad (6)$$

### Echanges gazeux

Les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées à l'aide d'un LI-6400XT Portable Photosynthesis System équipé d'un injecteur de CO<sub>2</sub> (6400-01) et d'une chambre à conifère éclairée (6400-22L ; LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). Afin d'estimer le taux maximum de carboxylation de la Rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ), le taux maximum de transport d'électrons ( $J_{\text{max}}$ ), l'utilisation de la triose-phosphate (TPU) et la conductance mésophyllienne ( $g_{\text{m}}$ ), des courbes A-C<sub>i</sub> ont été réalisées avec 13 étapes de concentration en CO<sub>2</sub> : 350, 275, 200, 125, 50, 450, 550, 700, 900, 1100, 1300, 1600 et 2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ . Les autres paramètres étaient constants (rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) = 1200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  avec une lumière rouge/bleue (ratio 0,94/0,06), température = 25°C, flux d'air = 350  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$  et VPD = 1,2 ± 0,05 kPa). Pour plus de précision, trois mesures ont été enregistrées à 30 secondes d'intervalle pour chaque palier de CO<sub>2</sub>. La photosynthèse (A) et la conductance stomatique ( $g_{\text{s}}$ ) ont été enregistrées durant le premier palier de CO<sub>2</sub> (350  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) car il est le plus proche de la concentration ambiante en CO<sub>2</sub>.  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU ont été estimés d'après le modèle de Farquhar, von Caemmerer et Berry (Farquhar *et al.*, 1980; von Caemmerer, 2000) grâce au service présenté par Gu *et al.* (2010) et disponible à l'adresse <http://leafweb.ornl.gov/>. D'après les travaux de Flexas *et al.* (2012) et de Sun *et al.* (2014), nous avons choisi d'estimer  $g_{\text{m}}$  afin d'éviter une sous-estimation de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\text{max}}$ .

#### 2.1.5. Suivi botanique

Afin de réaliser un suivi botanique, la parcelle témoin a été divisée en deux placettes Nord et Sud (TN et TS) de surface égale (150 m<sup>2</sup>) et la parcelle brûlée a été divisée en quatre placettes basses Nord et Sud, hautes Nord et Sud (BBN, BBS, BHN et BHS) de surface égale (200 m<sup>2</sup>; Fig. 8). Les relevés de végétation ont commencé un mois avant le brûlage dirigé (15 mai 2014), un relevé a été réalisé un mois après le brûlage (16 juillet 2014) et les trois années suivantes (24 avril 2015, 19 mai 2016 et 21 juin 2017). Ces relevés sont basés sur les indices d'abondance-dominance et de sociabilité de Braun-Blanquet (1932).

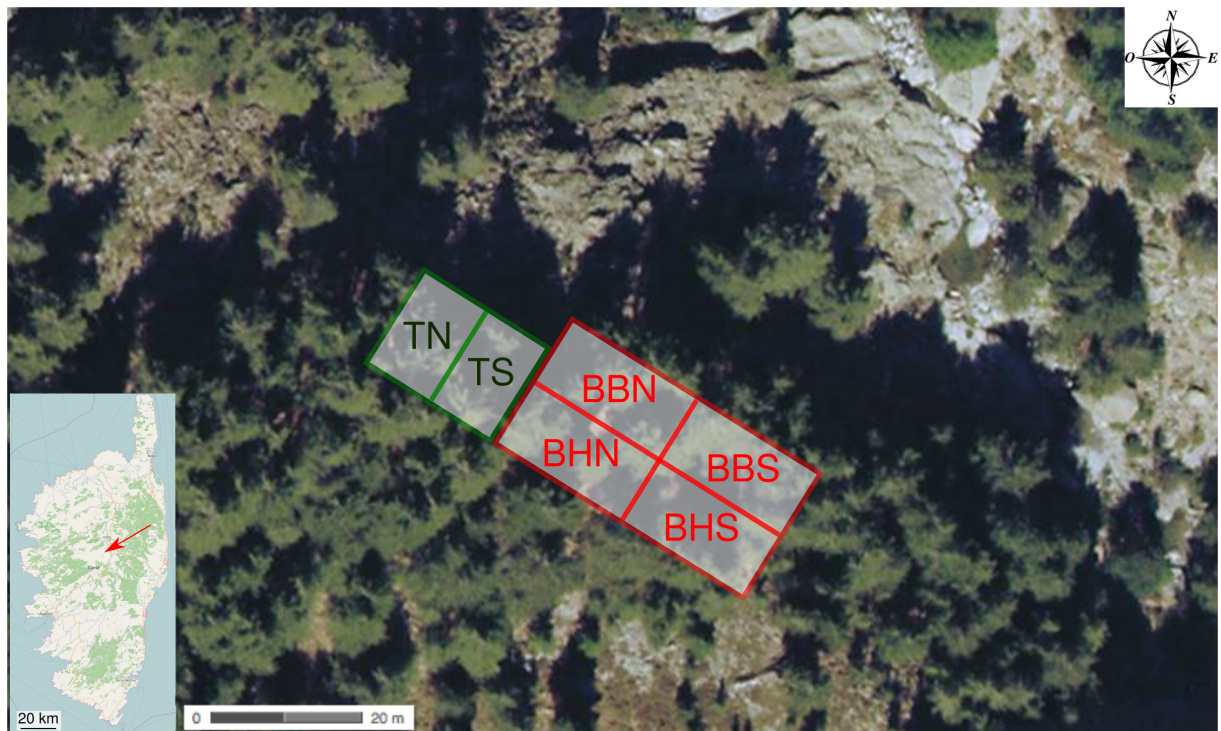


FIG. 8. – Plan de la zone d'étude incluant les placettes de relevés botaniques, la flèche rouge situe la forêt de Cervello. Source de l'image aérienne : [www.geoportail.gouv.fr/](http://www.geoportail.gouv.fr/), source de la carte : [www.openstreetmap.org/](http://www.openstreetmap.org/)

## 2.2. Expérimentation en pépinière

### 2.2.1. Description du site

Une expérimentation a été réalisée sur de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* à la pépinière territoriale de Castelluccio (gérée par la Collectivité Territoriale de Corse), Ajaccio ( $41^{\circ}55'54,8''N$   $8^{\circ}42'58,2''E$ ) à environ 40 m d'altitude (Fig. 9). Les pins sont issus de semis de graines récoltées en Corse dont la croissance s'est déroulée pendant 5 ans dans un sol sablonneux. Un an avant le brûlage dirigé, les pins ont été transférés en pleine terre dans un sol argilo-limoneux avec une pente quasi nulle. Ils ont été placés en lignes, par rangée de deux, espacés de 50 cm (Fig. 9). Les arbres ont été irrigués pendant toute la période de culture, l'arrosage a été stoppé quelques jours avant le brûlage dirigé. Les caractéristiques morphologiques moyennes des pins, au printemps 2014, sont présentées dans le tableau IV. Au total, la parcelle contenait 67 pins, 35 qui ont subi un brûlage dirigé, que l'on note « brûlés » et 32 témoins. La disposition des arbres ainsi que des différentes mesures réalisées sur les arbres sont présentées Fig. 10.





FIG. 9. – Expérimentation à la pépinière de Castelluccio, Ajaccio. La flèche bleue situe la pépinière de Castelluccio. Source de la carte : [www.openstreetmap.org/](http://www.openstreetmap.org/)

TABLEAU IV. – Diamètre à 50 cm et hauteur (moyenne  $\pm$  erreur standard) des arbres de la pépinière de Castelluccio, en avril 2015.

	Brûlés	Témoins
Diamètre (mm)	33,8 $\pm$ 0,9	31,6 $\pm$ 0,8
Hauteur (m)	2,51 $\pm$ 0,06	2,39 $\pm$ 0,04

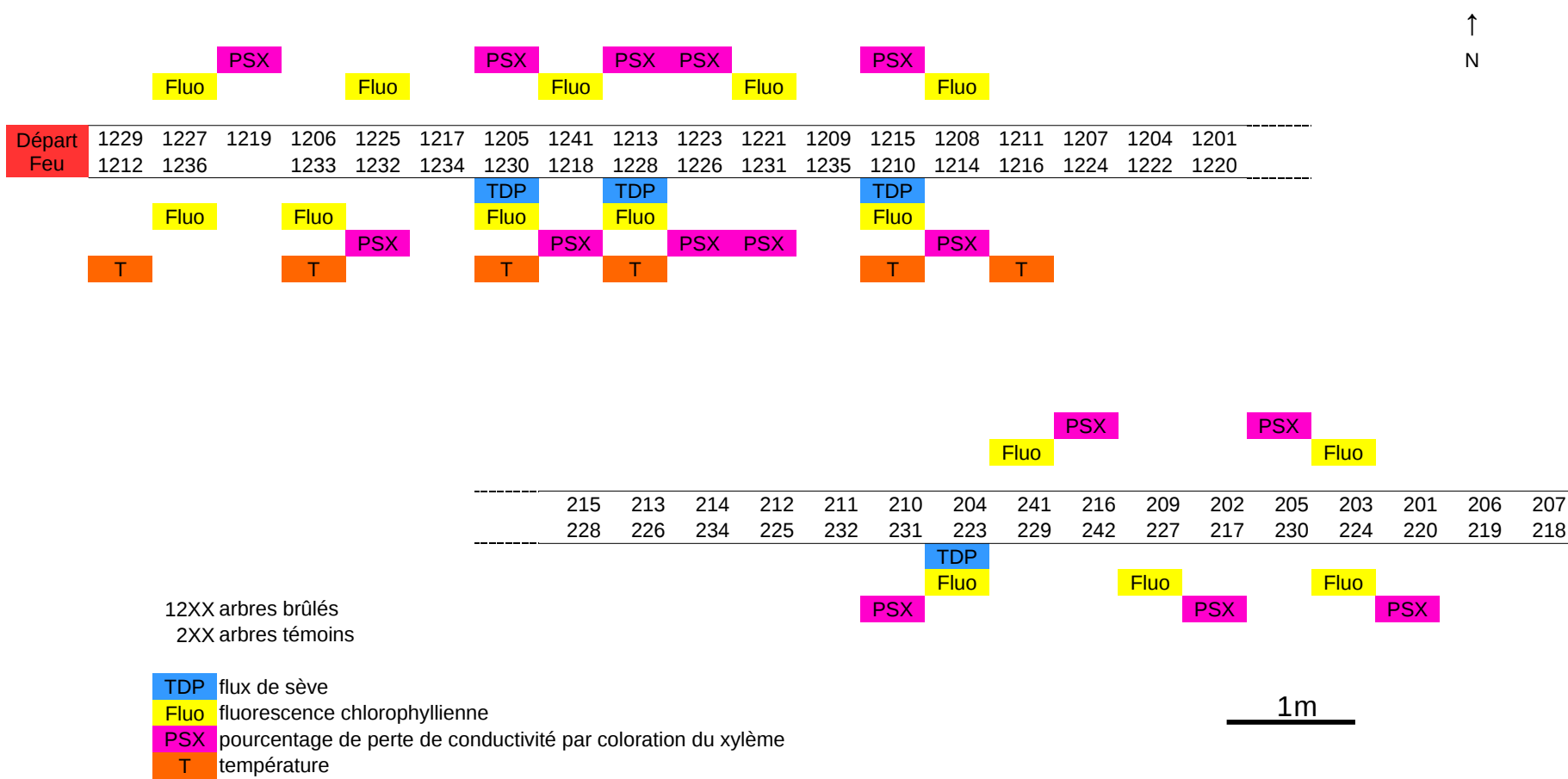


FIG. 10. – Plan de la disposition des arbres brûlés et témoins, ainsi que des différentes mesures réalisées sur les arbres.

### 2.2.2. Instrumentation du brûlage dirigé

#### Caractérisation des conditions du brûlage dirigé

Le brûlage dirigé a été réalisé le 26 juin 2015 entre 9h30 et 10h30, une charge de combustible au sol a été créée de manière artificielle par l'apport d'aiguilles avec une masse de  $500 \text{ g.m}^{-2}$  sur une surface de  $1,5 \times 9 \text{ m}$  (1 m avant les premiers arbres et 50 cm de chaque côté). Cette charge a été identifiée comme la charge minimale ayant des effets négatifs sur la physiologie des pins lors d'une étude précédente (Ferrat *et al.*, 2010).

#### Mesures de température

Lors du brûlage dirigé, des mesures de températures ont été réalisées sur six pins, sur chaque arbre quatre thermocouples ont été utilisés, dont trois à la base de l'arbre : à l'extérieur du tronc, au niveau du cambium et de la moelle ; et 1 au niveau du feuillage (à un mètre du sol). Le thermocouple au niveau de la moelle permet d'assurer une mesure précise, l'installation de thermocouple au niveau de cambium étant difficile à cause de la finesse de l'écorce. Afin de placer les thermocouples dans le tronc, des trous de 1 mm de diamètre ont été percés au travers de l'écorce, perpendiculairement au rayon du tronc. Des thermocouples de type K (Omega Engineering, Inc. Stamford, Connecticut, USA) à jonctions minces (shield de  $250 \mu\text{m}$  avec un diamètre de fil de  $50 \mu\text{m}$ ) ont été utilisés pour leur temps de réponse rapide ( $< 0,4 \text{ s}$ ) et pour minimiser les erreurs de mesures (rayonnement et rétention de chaleur). Le corps des thermocouples a été protégé à l'aide de matériaux isolants multicouches à base de fibres de céramiques, les câbles d'extension ont été placés en hauteur pour éviter toute dégradation thermique pendant le brûlage dirigé (Fig. 9). Les données ont été enregistrées toutes les secondes dans une centrale de mesures (CR3000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK).

### 2.2.3. Paramètres suivis

#### Flux de sève

Le flux de sève a été mesuré grâce à des sondes à dissipation thermique (TDP) d'après la méthode de Granier (1985). Des sondes de 10 mm (TDP-10, Dynamax Inc., Houston, TX, USA) ont été utilisées en raison du faible diamètre des arbres ( $41,5 \pm 5,4 \text{ mm}$  en 2015). Les sondes ont été installées à 50 cm du sol (afin de ne pas sous-estimer le flux) avec la même exposition (Sud) et ont été protégées du soleil avec un isolant réfléchissant. Le flux a été mesuré toutes les 30 secondes, les valeurs moyennes ont été enregistrées toutes les 30 minutes, du 21 mai 2015 au 30 avril 2016 dans une centrale de mesures (CR3000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK). Elle était alimentée par une batterie, elle-même

rechargée par un panneau photovoltaïque. Le flux a été calculé d'après [Granier & Gross \(1987\)](#), selon les équations 1 et 2 page 23 et exprimé en  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  ou en  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ . Le suivi a été réalisé sur trois arbres brûlés et un témoin (le faible échantillonnage a été imposé par des raisons budgétaires).

### Perte de conductivité

La perte de conductivité a été mesurée au niveau des branches par la méthode de coloration du xylème ([pourcentage de perte de conductivité par coloration du xylème \(PSX\)](#)) décrite par [Hietz et al. \(2008\)](#). Les mesures ont été réalisées sur 10 arbres brûlés et 5 témoins. Des branches ont été prélevées le matin à environ 1,50 m de hauteur et ont été immédiatement recoupées dans l'eau, le feuillage a été humidifié et elles ont été placées dans un sac plastique puis transportées ainsi jusqu'au laboratoire. Un fragment de branche de 3 cm de longueur a été recoupé dans l'eau, l'écorce a été retirée puis 1 cm de la branche a été inséré dans un tube en silicone, le diamètre de la branche correspondait au diamètre interne du tube, (6 mm) relié à un réservoir de phloxine B (Sigma Chemical Co., St. Louis, MO, USA). La hauteur de la colonne de solution était de 95 cm, ce qui correspond à une pression de 9,5 kPa, insuffisante pour déboucher/remplir les vaisseaux embolisés. Lorsque le colorant sortait par extrémité de l'échantillon, celui était déconnecté puis rincé afin de retirer l'excédent de colorant à la surface. Cinq rondelles de 1 mm d'épaisseur ont été découpées, « côté sortie ». Elles ont ensuite été séchées à l'air libre avant d'être photographiées. Un traitement informatique des images a été réalisé en collaboration avec Tom Toulouse (Doctorant de l'équipe Feux, au sein de la thématique vision) sous Matlab (version R2016a). Lorsque le duramen était présent, il a été supprimé manuellement des images afin de ne pas fausser la mesure. La segmentation des parties colorées ou non des branches a été réalisée grâce aux équations 7 à 9.

$$I_{gray}(x) = 0,2989 \times I_R(x) + 0,587 \times I_G(x) + 0,114 \times I_B(x) \quad (7)$$

$$I_{Sat}(x) = 255 \times \frac{1 - \min(I_R(x), I_G(x), I_B(x)) \times 3}{I_R(x) + I_G(x) + I_B(x)} \quad (8)$$

$$BW_I(x) = \begin{cases} 1 & \text{if } I_{gray}(x) + I_{Sat}(x) \leq t \\ 0 & \text{else} \end{cases} \quad (9)$$

où  $I(x)$  représente le pixel  $x$  de l'image  $I$ ;  $I_R$ ,  $I_G$ ,  $I_B$  sont respectivement les composantes rouge, verte et bleue de l'image  $I$ .  $BW_I$  est le masque de l'image  $I$  où le 1 correspond aux branches et le 0 à l'arrière plan ;  $t$  est un seuil qui a été fixé à 0,2. Cette segmentation peut contenir des pixels faux positifs, afin de les supprimer, l'algorithme utilisé sélectionne

uniquement les groupes de pixels dont la taille est comprise entre  $S_{min}$  et  $S_{max}$ . D'après le diamètre des branches et la résolution des images, les tailles  $S_{min} = 100^2$  and  $S_{max} = 500^2$  ont été choisies. Ensuite, pour chaque composant connecté  $b_n$  de l'image de segmentation  $BW_I$ , les parties colorées des branches sont séparées des parties non colorées d'après la saturation  $I_{Sat}$  des pixels des branches. Le ratio  $r$  des parties non colorées des branches  $n$  a été calculé d'après l'équation 10.

$$r(b_n) = \frac{\text{Card}(x \in b^n / I_{Sat}(x) < t_{Sat})}{\text{Card}(x \in b^n)} \quad (10)$$

où  $t_{Sat}$  est un seuil fixé 95. Ce ratio est calculé pour chaque branche.

### Fluorescence chlorophyllienne

La fluorescence chlorophyllienne a été mesurée à l'aide d'un PAM 2100 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) et des pinces à feuilles DLC-8, qui permettent l'acclimatation à l'obscurité. Trois mesures par branches, sur des aiguilles différentes de l'année en cours, ont été réalisées après une acclimatation à l'obscurité d'au moins 30 minutes. Quatre paramètres ont été suivis : le  $F_v/F_m$ , le  $\Phi_{PSII}$ , le  $qP$  et le  $NPQ$ , ces paramètres ont été calculés d'après [Maxwell & Johnson \(2000\)](#), d'après les équations 3 à 6 page 25. Ces mesures ont été réalisées sur 10 arbres brûlés et 5 arbres témoins. Les premières mesures ont été réalisées deux jours avant le brûlage (le 24 juin 2015), puis quelques heures après le brûlage (le 26 juin 2015). Ensuite, des mesures ont été réalisées le 29 juin 2015, le 09 juillet 2015, le 16 octobre 2015 et le 15 avril 2016.

### Suivi morphologique et roussissement des aiguilles

Les caractéristiques morphologiques (hauteur et diamètre à 50 cm) ont été mesurées sur tous les arbres au printemps 2014, 2015 et 2016 afin de suivre la croissance. Le pourcentage d'aiguille roussies a été suivi régulièrement après le brûlage dirigé, il est exprimé par tranche de 25%.

# Variations saisonnières du flux de sève et des performances photosynthétiques de *Pinus nigra* subsp. *laricio* dans une forêt méditerranéenne naturelle

## 3.1. Introduction

*Pinus nigra* subsp. *laricio* a été relativement peu étudié comparativement aux autres taxons de pins méditerranéens, probablement du fait de son insularité. Les études existantes concernant sa croissance et sa physiologie ont été réalisées sur des plantations de plaine et sous un climat océanique ou semi-continentale (Lebourgeois & Becker, 1996; Lebourgeois *et al.*, 1998; Lebourgeois, 2000), donc dans des conditions stationnaires et climatiques éloignées des conditions de son aire de répartition d'origine. Des études climatiques et dendrochronologiques ont mis en évidence les impacts négatifs de sécheresses estivales sur la croissance de différentes sous-espèces de *P. nigra* (Herguido *et al.*, 2016; Lebourgeois, 2000; Martín-Benito *et al.*, 2008).

Néanmoins, il existe un manque de données concernant le fonctionnement hydrique et photosynthétique de *P. nigra*, ces données sont essentielles pour évaluer ses réponses à court terme aux conditions météorologiques afin de comprendre comment elles affectent le fonctionnement de cette espèce. Elles serviront ensuite de base pour expliquer les réponses écophysologiques de *P. nigra* subsp. *laricio* aux perturbations environnementales.

Nous nous sommes focalisés sur les arbres de la parcelle témoin sur lesquels nous avons mesuré des indicateurs de vitalité : (a) flux de sève, (b) fluorescence chlorophyllienne et (c) échanges gazeux pendant une période de deux ans, dans le but de répondre aux questions suivantes :

- ➔ Quel est le cycle physiologique saisonnier de *P. nigra* subsp. *laricio* sous un climat



méditerranéen ?

➔ Comment *P. nigra* subsp. *laricio* résiste-t-il aux conditions hivernales et à la sécheresse estivale ?

Nous émettons l'hypothèse que les pins présenteront tous les signes de dormance pendant l'hiver, avec une forte diminution de tous les paramètres physiologiques. Nous supposons également qu'en situation de sécheresse estivale, les pins diminueront leur flux de sève et les échanges gazeux, au détriment de l'assimilation de carbone. Ce comportement serait caractéristique d'une stratégie de conservation de l'eau (Anfodillo *et al.*, 1998; Bacedano & Castillo, 2006; Delzon, 2015). Ces résultats apporteront des informations sur les tendances physiologiques saisonnières de *P. nigra* subsp. *laricio*.

## 3.2. Echantillonnage et traitement des données

### 3.2.1. Échantillonnage

Pour cette étude, nous nous sommes focalisés uniquement sur les 12 arbres témoins (dont les caractéristiques sont présentées dans le tableau II page 21). Les mesures de flux de sève ont été réalisées entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. Les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été réalisées sur neuf arbres entre décembre 2013 et juillet 2015. L'intervalle entre les campagnes de mesures était de un à trois mois, selon les conditions météorologiques et l'accessibilité de la zone d'étude.

### 3.2.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de R 3.2.3 pour Linux (R Core Team, 2016). Les différences statistiques entre les dates de mesures des paramètres de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été testées à l'aide d'ANOVA à un facteur et de tests de Tukey quand la normalité et l'homoscédasticité étaient vérifiées (par des tests de Shapiro-Wilk et de Levene). Le cas échéant, des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon ont été utilisés (Crawley, 2007). Le seuil de significativité a été établi à  $P \leq 0,05$ . Les relations entre le flux de sève et le VPD ont été testées à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman, ce dernier a été choisi parce que la relation entre le flux de sève et le VPD est non-linéaire et monotone. Les pentes et les ordonnées à l'origine des relations  $A/g_s$ ,  $A/g_m$  et  $g_m/g_s$  ont été utilisées afin d'explorer les variations dans les transferts de  $CO_2$  au travers des saisons (Sperlich *et al.*, 2015). Des analyses de co-variance (ANCOVA) ont été utilisées afin de tester la différence entre les pentes et les ordonnées à l'origine des droites de régressions (Crawley, 2007).

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Paramètres météorologiques

Les paramètres météorologiques ont été similaires d'une année à l'autre, avec des étés relativement chauds et secs et des hivers plutôt doux. L'année 2015 a connu l'hiver le plus froid (température minimale moyenne de  $-1,5^{\circ}\text{C}$  en février) et l'été le plus chaud (température maximale moyenne de  $29,5^{\circ}\text{C}$  en juillet ; Fig. 11a). La fin de l'été 2014 a été particulièrement sèche, avec 41 jours sans pluie (31 juillet - 09 septembre) et seulement 14,5 mm de précipitations en septembre (Fig. 11b). D'importantes variations journalières et saisonnières du VPD ont été observées (Fig. 11c), les valeurs les plus importantes ( $> 2$  kPa) ont été observées l'été.

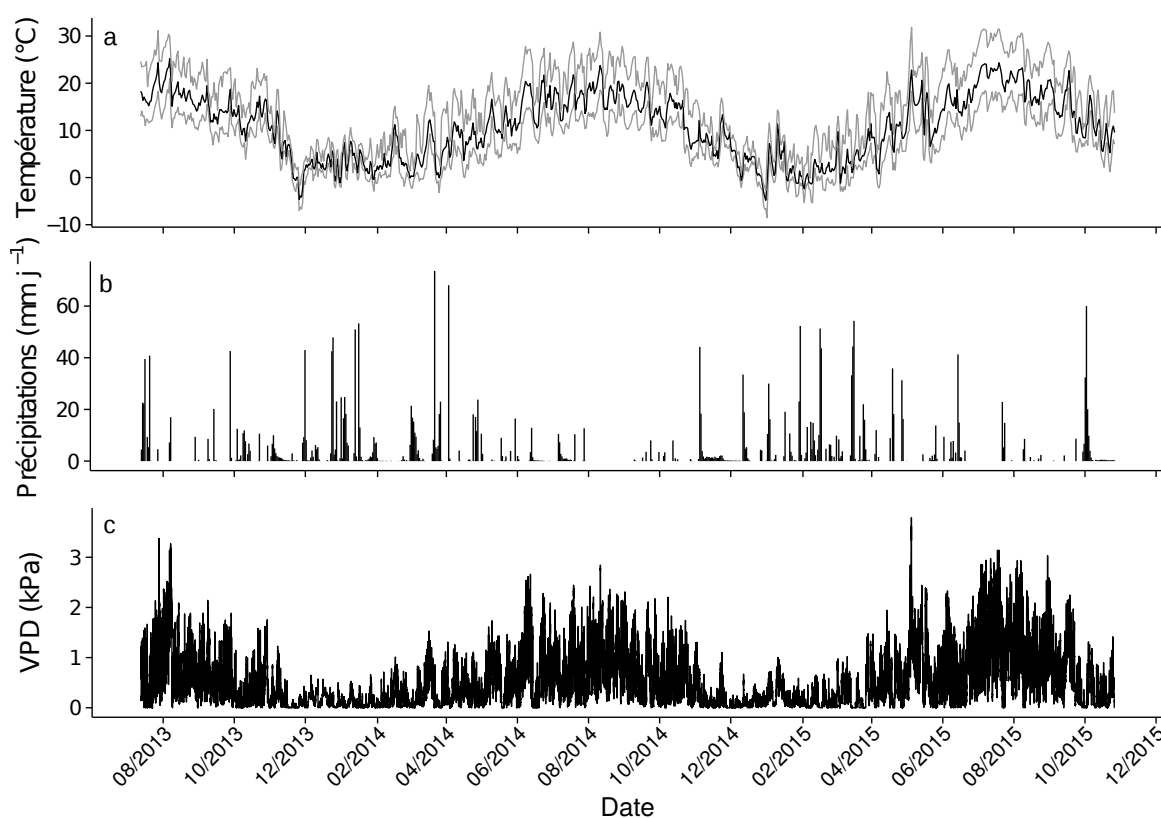


FIG. 11. – Température ( $^{\circ}\text{C}$ ) journalière moyenne (courbe noire), minimale et maximale (courbes grises ; a), précipitations journalières ( $\text{mm.j}^{-1}$  ; b) et VPD (kPa ; c), entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015.

#### 3.3.2. Flux de sève

Les mêmes tendances de flux de sève ont été observées pour tous les arbres suivis (Fig. 12). Par contre, l'amplitude du flux varie d'un arbre à l'autre, et cela indépendamment



de l'âge, de la taille, du diamètre et de la position dans la parcelle ( $P > 0,05$ ). Les valeurs du flux de sève (Fig. 13) les plus faibles ont été observées l'hiver ( $< 0,15 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ), les valeurs les plus importantes au début de l'été (jusqu'à  $0,84 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  en juillet 2013). Un ralentissement du flux s'est produit à la fin de chaque été ( $\leq 0,33 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  en septembre, pour toutes les années). Le coefficient de corrélation de Spearman montre d'importantes corrélations positives ( $> 0,7$ ) entre les valeurs diurnes du flux de sève et du VPD pendant les périodes de flux élevé (Tableau V).

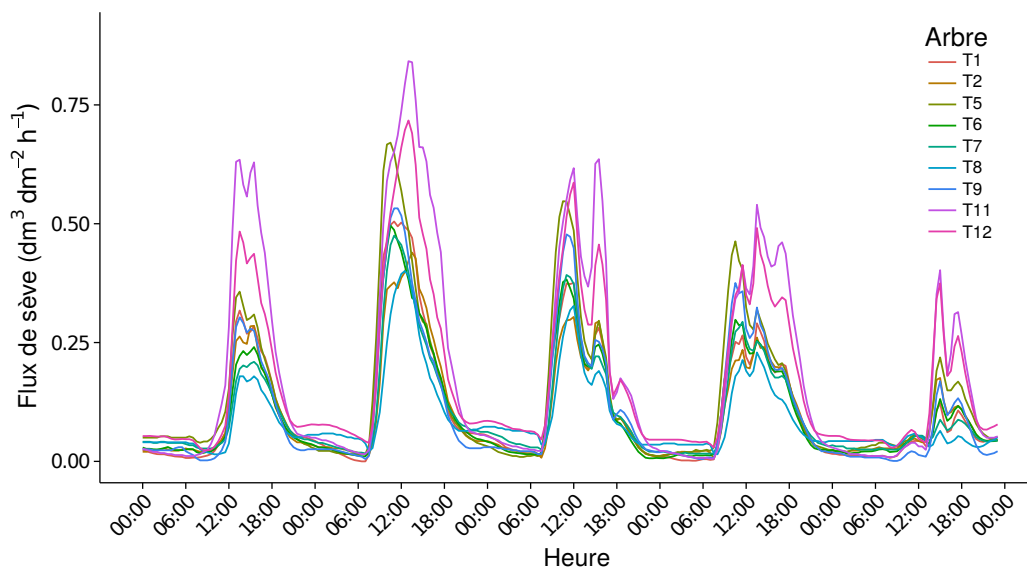


FIG. 12. – Variations journalières du flux de sève ( $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ) entre le 15 et le 19 juillet 2014 pour tous les arbres suivis. L'axe des abscisses représente les heures de la journée.

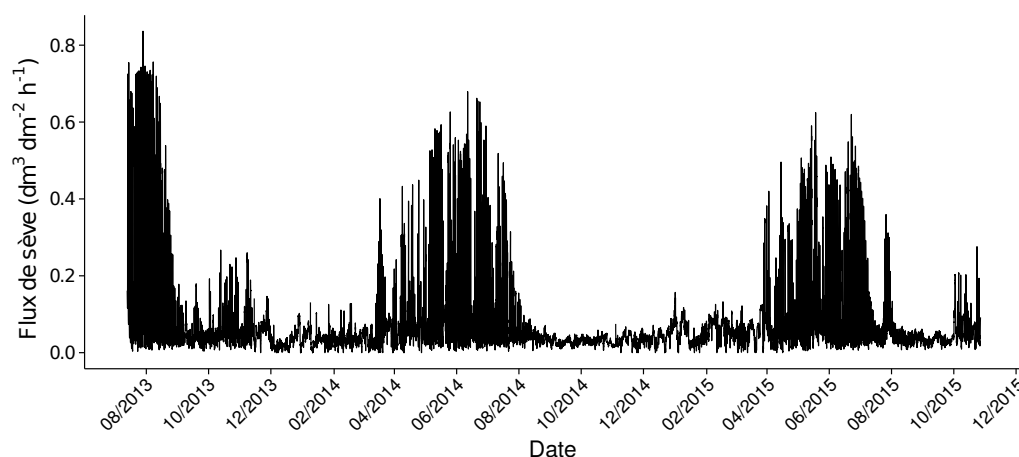


FIG. 13. – Variations saisonnières du flux de sève ( $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ) entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. La courbe représente la valeur moyenne pour tous les arbres, seul un arbre (arbre 2) a été suivi entre le 15 novembre 2015 et le 28 avril 2014 et entre le 4 novembre 2014 et le 24 avril 2015.

TABLEAU V. – Coefficient de corrélation ( $\rho$ ) de Spearman entre les valeurs diurnes du flux de sève (moyenne du flux des arbres) et le VPD.

Mois	$\rho$ de Spearman	Mois	$\rho$ de Spearman
2013-07	0,79	2014-09	-0,34
2013-08	0,76	2014-10	-0,05
2013-09	0,37	2014-11	-0,47
2013-10	0,51	2014-12	-0,25
2013-11	-0,06	2015-01	0,08
2013-12	-0,44	2015-02	-0,34
2014-01	-0,37	2015-03	-0,20
2014-02	0,10	2015-04	0,52
2014-03	0,22	2015-05	0,68
2014-04	0,57	2015-06	0,79
2014-05	0,75	2015-07	0,53
2014-06	0,72	2015-08	-0,04
2014-07	0,72	2015-09	-0,01
2014-08	0,14	2015-10	0,11

### 3.3.3. Fluorescence chlorophyllienne

Le  $\Phi_{PSII}$  (Fig. 14a) est relativement stable (valeurs maximales d'environ 0,6), la valeur la plus faible a été observée en mars 2014 (0,48). Les valeurs les plus faibles (0,79) du  $F_v/F_m$  (Fig. 14b) ont été observées l'hiver et au début du printemps (janvier - avril) 2014 et 2015. Il est stable les autres mois ( $\approx 0,84$ ). Le  $qP$  (Fig. 14c) est maximum au printemps (0,81 en avril 2014) alors que les valeurs minimales ont été observées l'été (0,73 en juillet 2014 et 0,74 en juillet 2015). Le  $NPQ$  (Fig. 14d) a subi des variations différentes des autres

### 3.3 Résultats

paramètres, les valeurs les plus importantes (1,38) ont été observées en hiver 2014 (janvier) et les valeurs les plus faibles (0,47) au printemps 2014 (mai). Les résultats des tests statistiques sont présentés dans la figure 14.

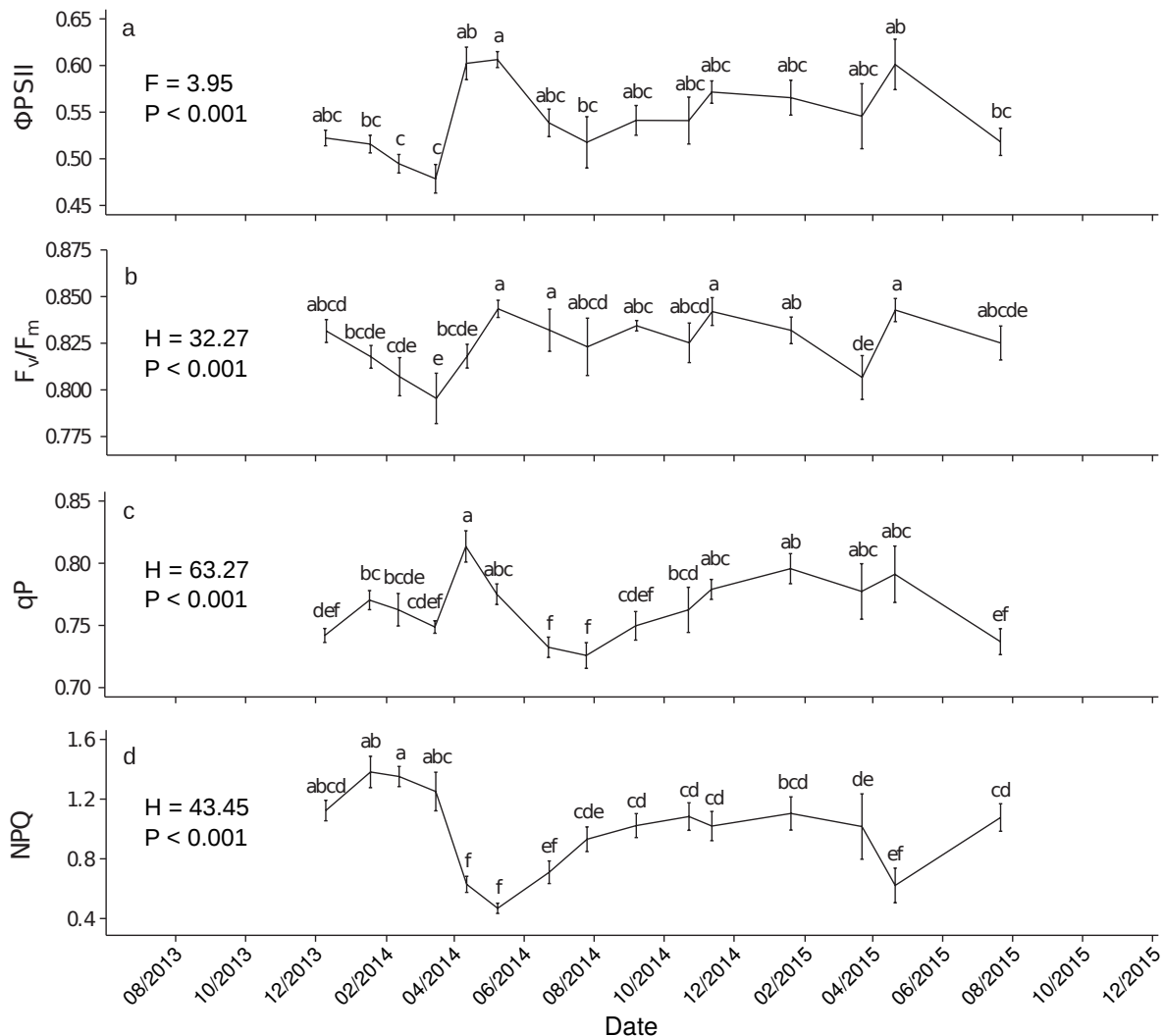


FIG. 14. – Valeurs moyennes du  $\Phi_{PSII}$  (a),  $F_v/F_m$  (b),  $qP$  (c) et  $NPQ$  (d). Ces paramètres sont sans unité. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les dates sont signalées par des lettres différentes ( $P < 0,05$ ).

#### 3.3.4. Echanges gazeux

La valeur maximale de la **photosynthèse** ( $A$ ;  $\approx 4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) a été observée pendant l'hiver/printemps 2014 et le printemps 2015. Une diminution significative de  $A$  (de 3,45 à la valeur minimale  $0,65 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) a été observée entre juillet et septembre 2014 (Fig. 15a). Des diminutions significatives de  $g_s$  (Fig. 15b) et de  $g_m$  (Fig. 15c; de 84,5% et 76,0%, respectivement) ont été observées pendant l'été 2014 (entre juillet et septembre).

Le  $V_{cmax}$ , le  $J_{max}$  et le TPU (Fig. 15d-f) ont subi peu de variations saisonnières. Les résultats des analyses statistiques sont présentés dans la figure 15.

La pente de la relation  $A/g_s$  (Fig. 16a) est plus importante et l'ordonnée à l'origine est plus faible pour les étés 2014 et 2015 et l'automne 2014. Pour l'hiver 2015, l'ordonnée à l'origine est plus faible que pour les autres saisons, sauf par rapport aux étés 2014 et 2015 et à l'automne 2014. L'ordonnée à l'origine de la relation  $A/g_m$  (Fig. 16b) est également plus faible pour les étés 2014 et 2015 et l'automne 2014 alors que la pente est plus importante uniquement pour l'été et l'automne 2014. Concernant la pente de la relation  $g_m/g_s$  (Fig. 16c), elle est plus importante pour les étés 2014 et 2015 et l'automne 2014. Les résultats de l'ANCOVA sont présentés dans les tableaux XVII à XIX (Annexe B), les équations,  $R^2$  et les P des régressions linéaires sont présentées dans le tableau XX (Annexe B).

### 3.3 Résultats

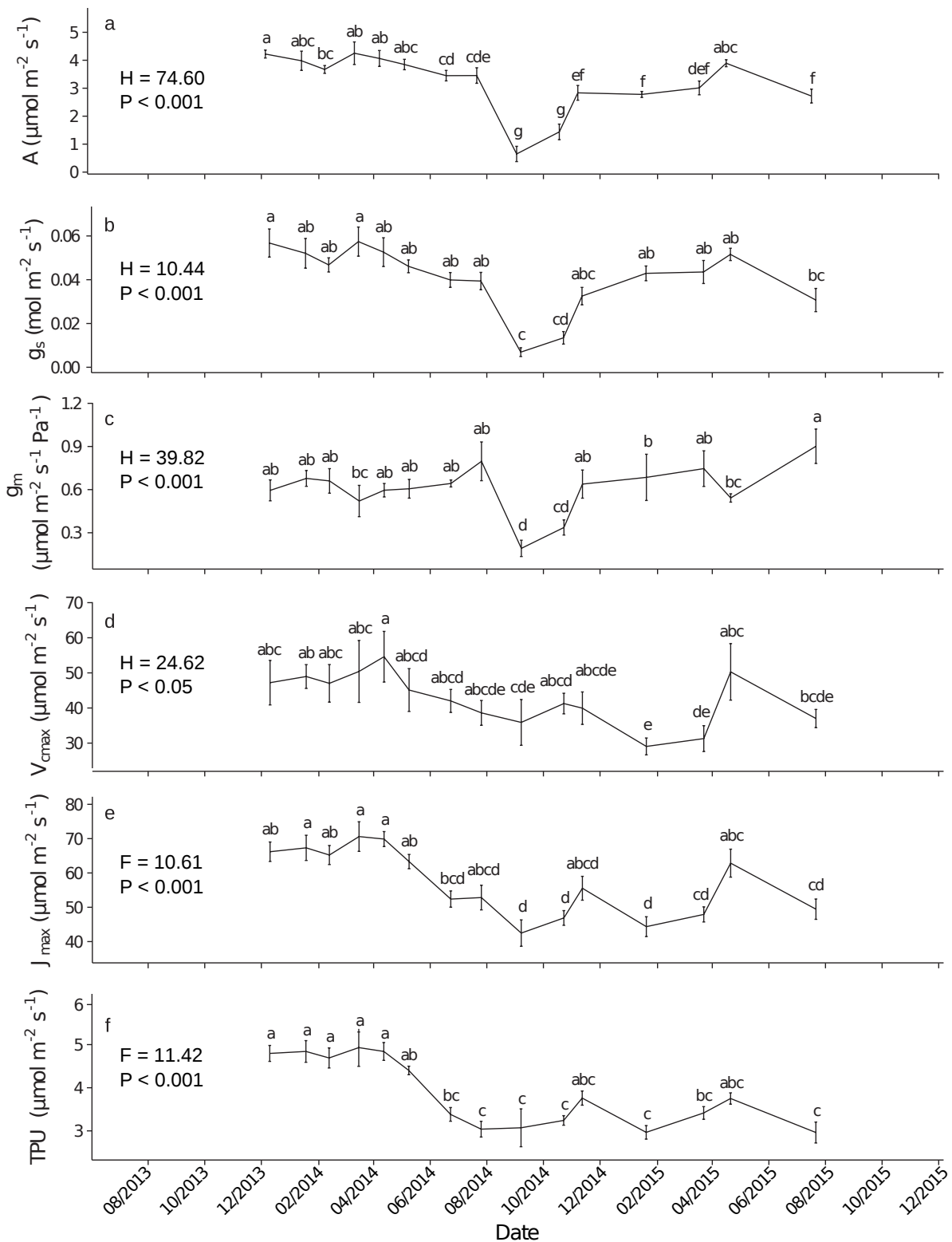


FIG. 15. – Valeurs moyennes de  $A$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; a),  $g_s$  ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; b),  $g_m$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; c),  $V_{\text{cmax}}$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; d),  $J_{\text{max}}$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; e) et TPU ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; f). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les dates sont signalées par des lettres différentes ( $P < 0,05$ ).

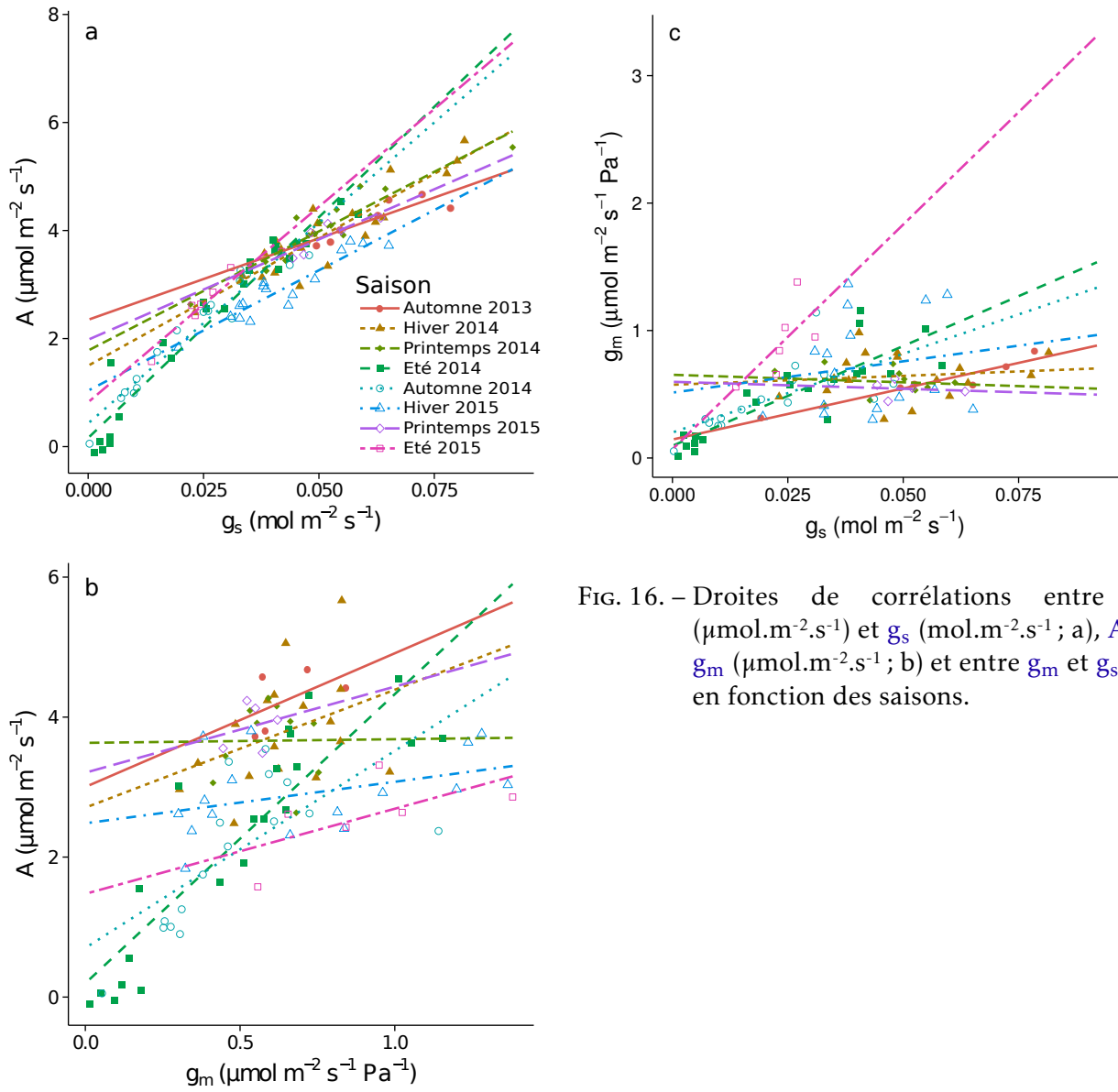


FIG. 16. – Droites de corrélations entre  $A$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) et  $g_s$  ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; a),  $A$  et  $g_m$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; b) et entre  $g_m$  et  $g_s$  (c) en fonction des saisons.

### 3.4. Discussion

Cette étude à long terme dans un peuplement naturel de *P. nigra* a permis de réaliser pour la première fois une analyse saisonnière de l'utilisation de la lumière, de l'assimilation du carbone et du statut hydrique pour cette espèce.

L'hiver, la photochimie et l'assimilation de carbone sont plutôt stables comparées aux valeurs observées chez d'autres espèces. Le  $F_v/F_m$  (Fig. 14b) est très stable l'hiver, probablement en raison des températures observées sur notre parcelle (majoritairement  $> 0^\circ\text{C}$ ). En effet, des températures plus faibles peuvent induire une diminution importante de l'activité du **photosystème II (PSII)**, à la fois chez des espèces d'angiospermes et de gymnospermes (Ottander *et al.*, 1995; Lundmark *et al.*, 1998; Baquedano & Castillo, 2006). Des variations significatives de tous les paramètres de fluorescence chlorophyllienne ont été observées, mais la faible diminution du  $F_v/F_m$  (max. 5%), associée à la relative stabilité des autres paramètres photochimiques ( $\Phi\text{PSII}$ ,  $qP$  et  $\text{NPQ}$ ; Fig. 14) sont le signe de bonnes performances photosynthétiques et de l'absence de stress. En effet, il est important de spécifier que ces différences statistiques du  $F_v/F_m$  n'ont pas d'effets biologiques, ces valeurs sont très proches de la valeur considérée comme optimale du  $F_v/F_m$  ( $\approx 0,83$ ; Maxwell & Johnson, 2000; Müller *et al.*, 2001; Sperlich *et al.*, 2015). Les paramètres d'échanges gazeux ( $A$ ,  $g_s$ ,  $g_m$ ,  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $\text{TPU}$ ) sont également restés stables pendant les deux hivers (Fig. 15), cela montre que l'assimilation de carbone et la conductance stomatique sont toujours possibles l'hiver. La photosynthèse ( $A$ ) est 25% plus faible pendant l'hiver 2015 que pendant l'hiver 2014, des différences similaires sont également observées pour  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $\text{TPU}$ . Cela peut être dû aux températures légèrement plus faibles l'hiver 2015 (en moyenne  $2,6^\circ\text{C}$  en 2014 et  $1,5^\circ\text{C}$  en 2015 pendant les périodes d'échantillonnage) et explique probablement la faible ordonnée à l'origine de la droite de régression de  $A/g_s$  pour cette saison (Fig. 16a); l'absence de changement de la pente indique la stabilité du ratio  $A/g_s$ .

Les variations saisonnières du flux de sève (Fig. 13) observées chez *P. nigra* subsp. *laricio* sont cohérentes avec la littérature. Des relations importantes entre la canopée et l'atmosphère ont été démontrées dans des peuplements de conifères par Anfodillo *et al.* (1998). Le  $\text{VPD}$  est connu pour être un facteur prédominant pour le flux de sève, mais la force de cette relation dépend de la stratégie des espèces (espèces conservatrices/dépendantes en eau ou tolérantes à la sécheresse) et de la morphologie du houppier (Anfodillo *et al.*, 1998; Baquedano & Castillo, 2006; Delzon, 2015). Pendant l'hiver, le flux de sève et le  $\text{VPD}$  sont tous deux faibles mais leurs variations ne sont pas corrélées (coefficient de corrélation  $< 0,5$ ; Tableau V). Cette absence de corrélation peut être expliquée par la dormance hivernale des arbres (photopériode, **rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)** et températures faibles). Une activité photosynthétique importante associée à un faible flux

de sève brute peut ne pas causer de déséquilibre dans la production et le transport des sucres puisque le flux de sève élaborée ne semble pas corrélé, ou influencé, par le flux de sève brute (Peuke *et al.*, 2001).

Entre mars et avril 2014, l'augmentation du  $\Phi$ PSII serait à la fois dû à une augmentation de la proportion de centres du PSII ouverts (qP) et à une diminution du NPQ (Maxwell & Johnson, 2000). Des valeurs similaires ont été observées pour tous les paramètres de fluorescence chlorophyllienne aux printemps 2014 et 2015. La photosynthèse (A) est restée importante pendant le printemps, mais elle a légèrement diminué au début de l'été (-15% entre mars et juillet pour 2014 et 2015). Simultanément, une augmentation du flux de sève, probablement dû à une augmentation du VPD, a été observée (Anfodillo *et al.*, 1998).

Le climat méditerranéen est défini par une combinaison de critères thermiques et hydriques : il est caractérisé par des étés chauds et secs (Quézel & Médail, 2003). Il affecte la physiologie des plantes et il est fréquemment responsable de stress hydriques (Gulías *et al.*, 2002; Maseyk *et al.*, 2008; Klein *et al.*, 2014a,b). Dans notre parcelle, la fin de l'été 2014 a été particulièrement sèche, avec 41 jours consécutifs sans pluie et seulement 14,5 mm de précipitations en septembre. Nos résultats (Tableau V) montrent que la corrélation entre le VPD et le flux de sève des arbres suivis n'est pas constante. Ils sont fortement positivement corrélés à la fin du printemps et au début de l'été (coefficient de corrélation > 0,7). Mais à la fin de l'été (septembre 2013, août 2014 et 2015), la corrélation est devenue moins importante, particulièrement les deux dernières années, où le coefficient de corrélation est < 0,2. La diminution du flux de sève, malgré un VPD important peut être expliquée par une sécheresse importante et des températures élevées. En effet, les précipitations influencent la teneur en eau du sol et la disponibilité en eau pour les arbres, et donc déterminent les conditions de stress (Anfodillo *et al.*, 1998; Klein *et al.*, 2014b). Des effets similaires de la sécheresse sur le flux de sève ont été observés pour d'autres espèces de conifères (Lu *et al.*, 1995; Anfodillo *et al.*, 1998; Klein *et al.*, 2014a). La diminution du flux de sève est probablement causée par une fermeture des stomates afin de réduire la transpiration. En effet, des diminutions significatives de  $g_s$  (82,5%) et de  $g_m$  (76%) ont été observées entre juillet et septembre 2014. Ces phénomènes semblent plus importants chez les conifères que chez les angiospermes (Warren *et al.*, 2004; Sperlich *et al.*, 2015) et sont caractéristiques des espèces qui ont une stratégie de conservation de l'eau lors d'une sécheresse (Anfodillo *et al.*, 1998; Baquedano & Castillo, 2006; Delzon, 2015). En effet, les espèces acclimatées à la sécheresse peuvent avoir une capacité photosynthétique plus élevée pour compenser la réduction de  $C_i$  (due à la fermeture des stomates) pour maintenir leur performance photosynthétique (Flexas *et al.*, 2002). Les espèces ayant une stratégie de dépense de l'eau lors d'une sécheresse (par exemple *Quercus ilex* L.), quant à elles, maintiennent  $g_s$  élevé pendant une période de sécheresse (Sperlich *et al.*, 2015).



En réponse à la baisse de  $g_s$ , *P. nigra* subsp. *laricio* a augmenté son rendement intrinsèque d'utilisation de l'eau (forte pente et faible ordonnée à l'origine de  $A/g_s$  pour les étés 2014 et 2015 et l'automne 2014 ; Fig. 16a) et a diminué sa limitation de  $g_m$  (forte pente et faible ordonnée à l'origine de  $A/g_m$  ; Fig. 16b ; Sperlich *et al.*, 2015). L'absence de variations significatives de la pente  $A/g_m$  pendant l'été 2015 peut être expliquée par des précipitations plus importantes, par rapport à l'été précédent, néanmoins la faible ordonnée à l'origine est cohérente avec une légère diminution de  $A$ . Malgré l'augmentation de l'efficacité d'utilisation en eau et en  $CO_2$  ( $g_s$  et  $g_m$  important), la photosynthèse ( $A$ ) a diminué en septembre 2014. La diminution de  $A$  en réponse au stress hydrique a probablement été causée par la réduction de  $g_s$  (i.e. fermeture des stomates) plutôt que par la réduction de  $g_m$  (Cornic, 2000; Warren *et al.*, 2004; Lawlor & Tezara, 2009). Cela est confirmé par une pente  $g_m/g_s$  plus importante pendant les étés 2014, 2015 et l'automne 2015. Des diminutions non-significatives de  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  et TPU ont été observées à la même période. Entre juillet et septembre 2014, les paramètres de fluorescence chlorophyllienne sont restés constants. L'activité du PSII semble donc être moins sensible à la sécheresse que le flux de sève et les échanges gazeux, des résultats similaires ont été observés par Souza *et al.* (2004) chez *Vigna unguiculata* L.

La réponse photosynthétique à la sécheresse peut changer selon la stratégie de l'espèce. La diminution de l'efficacité photochimique est plus importante pour les espèces tolérantes (*Quercus coccifera* L., *Q. ilex* et *Juniperus phoenicea* L.) que pour les espèces sensibles (*Pinus halepensis* Mill.) (Martínez-Ferri *et al.*, 2000). L'activité du PSII produit de l'ATP et du NADPH, qui sont utilisés dans la fixation du carbone (cycle de Calvin). La réduction de l'assimilation de carbone peut provoquer un excès d'ATP et de NADPH, mais ces deux composés peuvent être consommés par le phénomène de photorespiration (Martínez-Ferri *et al.*, 2000; Osuna *et al.*, 2015). La stabilité de l'efficacité photochimique que nous avons observé confirme la stratégie d'espèce conservatrice pour *P. nigra* subsp. *laricio*.

La stabilité des paramètres de fluorescence de la chlorophylle indique l'absence de stress photoinhibiteur (Murata *et al.*, 2007). Après la période de sécheresse,  $A$ ,  $g_s$  et  $g_m$  retournent à leurs valeurs précédentes, ce qui signifie que les processus photosynthétiques ont été peu ou pas du tout endommagés.

## 3.5. Conclusion

Ce suivi à long terme a fourni les premières informations sur la physiologie de *P. nigra* subsp. *laricio* dans un climat méditerranéen. Les différents paramètres n'ont pas montré la même sensibilité aux changements saisonniers. Le flux de sève est particulièrement sensible aux paramètres météorologiques pendant toutes les saisons, tout comme  $A$ ,  $g_s$  et  $g_m$ .

Les paramètres photochimiques,  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  et TPU montrent une certaine stabilité tout au long de l'année. L'association de ces paramètres a permis de démontrer que *P. nigra* subsp. *laricio* conserve de bonnes performances en hiver (photochimie, assimilation continue du carbone et conductances), en raison de températures douces et malgré un faible flux de sève. Les pins résistent à la sécheresse estivale grâce à une réduction du flux de sève et de  $g_s$  associée à la stabilité de l'efficacité photochimique, ce qui est caractéristique d'une stratégie d'espèce conservatrice en eau lors d'une sécheresse. Ces nouvelles données serviront de base importante pour expliquer les réponses écophysiologicals de *P. nigra* subsp. *laricio* aux facteurs environnementaux, notamment à l'impact des brûlages dirigés.



# Influence d'un brûlage dirigé sur une parcelle forestière de *Pinus nigra* subsp. *laricio* : transferts de chaleur, vitalité des arbres et régénération de la flore de sous-bois

## 4.1. Introduction

En Corse, les brûlages dirigés sont fréquemment utilisés dans les forêts de *Pinus nigra* subsp. *laricio* comme moyen de prévention des incendies. Ce taxon a été relativement peu étudié, sa résistance à un stress thermique est encore mal connue, particulièrement dans des conditions hétérogènes de terrain.

Dans ce contexte, un brûlage dirigé a été réalisé en conditions réelles dans une forêt de *P. nigra* subsp. *laricio*. Pour cette étude, nous nous sommes placés dans des conditions à la limite des bonnes pratiques suivies par les gestionnaires forestiers de par la saison choisie, la pente et la charge de litière. Le suivi physiologique sur les arbres témoins a permis de mettre en évidence qu'à la période du brûlage dirigé, le flux de sève et les performances photosynthétiques (assimilation de la lumière et échanges gazeux) ont tous des valeurs élevées. Les connaissances acquises ont permis de mettre en évidence que le brûlage s'est déroulé avant une période de stress hydrique (Lapa *et al.*, 2017).

En plus du suivi physiologique sur les pins, une caractérisation du brûlage dirigé a été réalisée grâce à des mesures de température à la base du tronc et à des mesures de la masse de litière. A l'échelle de la parcelle, la composition spécifique ainsi que le taux de recouvrement de la végétation de sous-bois ont été suivis, dans le but de répondre aux questions suivantes :

➔ Quelle est l'intensité des transferts de chaleur au travers de l'écorce dans des conditions réelles de brûlage dirigé ?

→ Quels sont les effets d'un brûlage dirigé de fin de printemps sur la physiologie de *P. nigra* subsp. *laricio* ?

→ Le brûlage dirigé a-t-il une influence sur la résistance de *P. nigra* subsp. *laricio* à la sécheresse ?

→ Quels sont les effets d'un brûlage dirigé sur la végétation de sous-bois et quelle sera la dynamique de recolonisation ?

Nous émettons l'hypothèse qu'il y aura une réduction du flux de sève et de l'efficacité du **photosystème II (PSII)** après le brûlage dirigé. En ce qui concerne les échanges gazeux, nous supposons qu'il y aura à la fois des effets négatifs à court terme (quelques jours) et positifs à plus long terme (quelques semaines/mois) sur la photosynthèse. Les transferts de chaleur sous l'écorce seront probablement supérieurs aux seuils létaux (pour les tissus) observés dans la littérature. Nous supposons également que la richesse spécifique va augmenter à cause de la réduction des strates herbacée et arbustive.

## 4.2. Echantillonnage et traitement des données

### 4.2.1. Echantillonnage

Pour cette étude, nous nous sommes focalisés sur l'ensemble des arbres suivis (témoins et brûlés ; tableaux II et III page 21). Les mesures du flux de sève ont été réalisées sur les 24 arbres (12 témoins et 12 brûlés) entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. Les mesures de fluorescence chlorophyllienne et d'échanges gazeux ont été réalisées sur 18 arbres (9 témoins et 9 brûlés) entre décembre 2013 et juillet 2015. L'intervalle entre les campagnes de mesures était de un à trois mois, selon les conditions météorologiques et l'accessibilité de la zone d'étude.

### 4.2.2. Suivi botanique

Les relevés de végétation ont commencé un mois avant le brûlage dirigé (15/05/2014), un relevé a été réalisé un mois après le brûlage (16 juillet 2014) et les trois années suivantes (24 avril 2015, 19 mai 2016 et 21 juin 2017). Ces relevés sont basés sur les indices d'abondance-dominance et de sociabilité de **Braun-Blanquet (1932)**.

### 4.2.3. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de R 3.3.1 pour Linux (**R Core Team, 2016**). Les différences entre les deux traitements pour les flux de sève journaliers, les pa-

ramètres d'échanges gazeux et de fluorescence chlorophyllienne, ont été testées avec des ANOVA à un facteur et des tests de Tukey quand la normalité et l'homoscédasticité étaient vérifiées (par des tests de Shapiro-Wilk et de Levene). Le cas échéant, des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon ont été utilisés (Crawley, 2007). Le seuil de significativité a été établi à  $P \leq 0,05$ . Les relations entre le flux de sève des arbres brûlés et témoins ont été testées à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman, ce dernier a été choisi parce que la relation entre le flux de sève des arbres est non-linéaire et monotone. La relation entre la température maximale mesurée au niveau du cambium, la température observée à l'extérieur du tronc et l'épaisseur de l'écorce a été testée à l'aide d'une régression linéaire multiple. En ce qui concerne les données botaniques, une analyse des correspondances détachées (DCA) a été utilisée afin d'analyser les effets du brûlage dirigé sur la distribution des espèces végétales. Une procédure de permutation multi-réponses (MRPP) a été utilisée afin de tester les séparations multidimensionnelles entre les différents sites et dates des relevés (Ghermandi *et al.*, 2004). La diversité spécifique dans les placettes pour chaque date de relevé a été quantifiée grâce à l'indice  $H'$  de Shannon (Stevens, 2009). La similitude dans la composition spécifique dans les placettes au cours du temps a été mesurée grâce à l'indice de Sørensen (Sørensen, 1948), d'après Koleff *et al.* (2003).

## 4.3. Résultats

### 4.3.1. Caractéristiques du brûlage dirigé

Le brûlage dirigé a été réalisé le 11 juin 2014 entre 10h30 et 12h30 à la recule, dans le sens de la descente de la pente par les forestiers sapeurs de Haute-Corse à l'aide de torches, râtaux Rich et de sac-pompe à eau (Fig. 17). Les flammes étaient petites ( $< 0,3$  m) et sont restées confinées dans la parcelle brûlée. Avant le brûlage, la masse de litière (horizon OL) dans la parcelle était de  $656 \pm 28,3$  g.m<sup>-2</sup>. Le jour précédent le brûlage dirigé, la température et l'humidité relative moyenne étaient de 19,5°C et de 50%. Pendant le brûlage dirigé, la température et l'humidité relative étaient comprises entre 23,6 et 27,1°C et entre 34,3 et 39,5%. L'intensité de la ligne de feu a été estimée entre 110 et 160 kW.m<sup>-1</sup>, d'après l'équation de Byram (1959). Deux exemples de l'évolution de la température mesurée à la surface de l'écorce et au niveau du cambium sont présentés figure 18. Un important gradient de température a été observé entre la surface et les tissus internes. La température maximale enregistrée à la surface de l'écorce est importante ( $985 \pm 100$ °C) mais le temps de résidence (temps d'exposition à une température  $> 300$ °C) est inférieur à 10 min ( $410 \pm 100$  s). La chaleur est transférée dans le tronc, de la surface vers les tissus internes, par conduction. Le temps nécessaire pour que le cambium atteigne sa température maximale





FIG. 17. – Brûlage dirigé dans la forêt de Cervello, le 11 juin 2014.

est une bonne indication des capacités isolantes de l'écorce, le délai entre la température maximale à la surface de l'écorce et au niveau du cambium est en moyenne de 20 min. Cela correspond à un taux de chauffe moyen de  $1,74^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$ . La température maximale au niveau du cambium est de  $34 \pm 11^{\circ}\text{C}$ , avec un maximum de  $56,6^{\circ}\text{C}$  pour un arbre (tableau VI); les différences de température mesurée au niveau du cambium pour les arbres ne sont pas expliquées par des différences dans l'épaisseur de l'écorce ni par la température observée à l'extérieur du tronc ( $P > 0,05$ ). A cause de l'inertie, le stockage de la chaleur dans le tronc est resté important pendant une durée d'environ une heure. Les flammes ont laissé des traces d'une hauteur comprise entre 49 et 120 cm sur les troncs, mais la calcination n'a été que superficielle. L'ébranchage thermique et le taux de roussissement des aiguilles sont tous les deux faibles ( $< 5\%$ ), à l'exception d'un arbre (B6) dont le taux de roussissement était d'environ 25%. Ces dommages s'expliquent par la présence d'une quantité importante d'arbustes sous cet arbre, leur combustion ayant causé un dégagement de chaleur particulièrement élevé. Néanmoins aucun impact visuel (marque de calcination, cicatrice) n'a été observé au niveau du tronc de cet arbre et les températures mesurées sont similaires à celles des autres arbres.

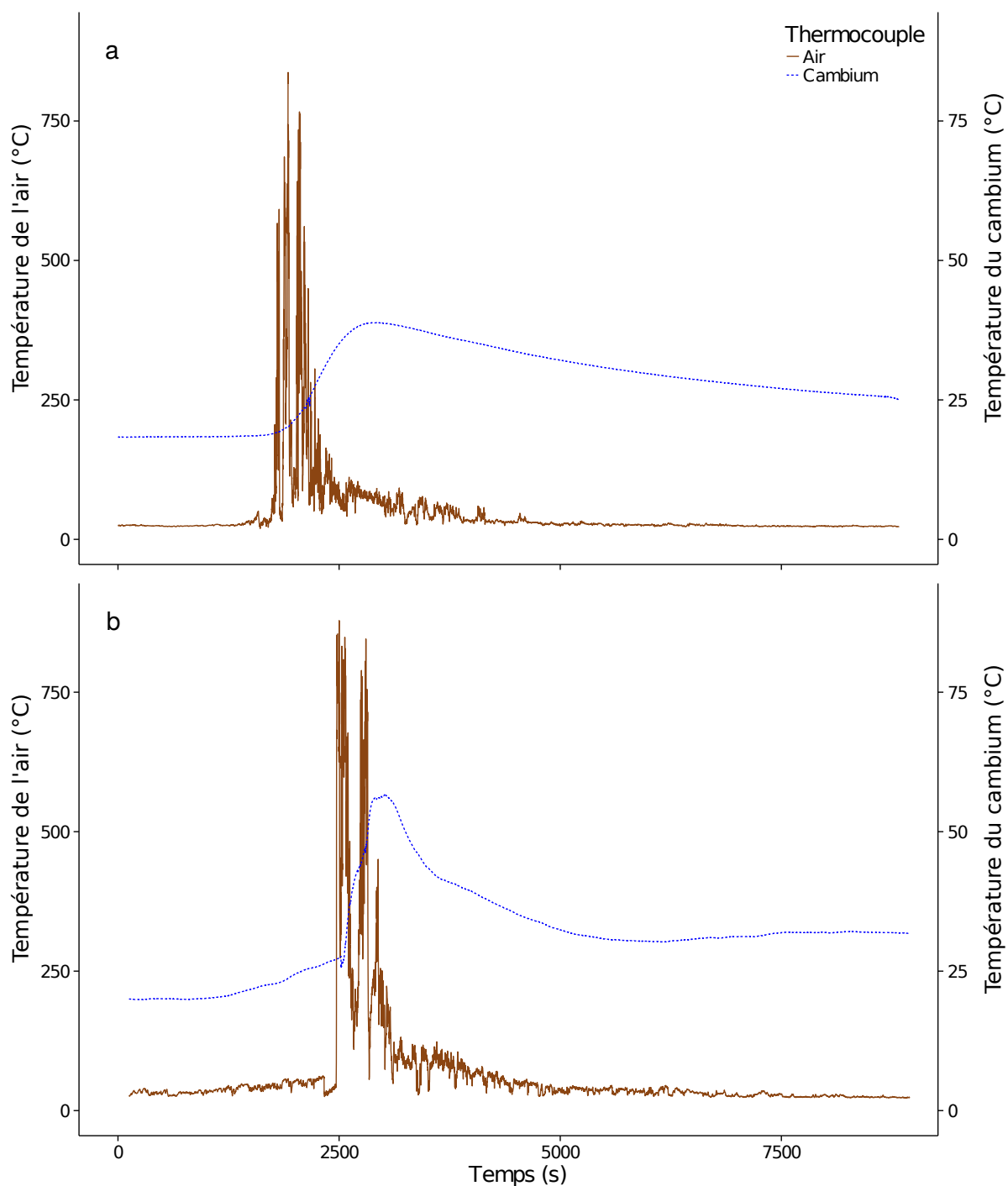


FIG. 18. – Températures à la surface de l'écorce (Air) et au niveau du cambium mesurées lors du brûlage dirigé dans la forêt de Cervello, pour l'arbre B3 (a) et l'arbre B5 (b).



TABLEAU VI. – Epaisseur de l'écorce, température maximale mesurée à l'extérieur du tronc (air) et au niveau du cambium, temps nécessaire pour atteindre le pic de température au niveau du cambium et taux de chauffe entre l'extérieur du tronc de le cambium, pour chaque arbre.

Arbre	Epaisseur de l'écorce (mm)	Tmax (°C)		Temps pour atteindre le pic (s)	Taux de chauffe (°C min <sup>-1</sup> )
		Air	Cambium		
B1	17,7	NA	53,35	998	3,62
B2	13,0	999	38,57	1301	1,56
B3	14,0	911	38,85	922	1,68
B4	17,7	1278	34,65	1028	1,22
B5	20,3	955	56,58	438	5,38
B6	15,3	1029	30,11	1551	0,83
B7	25,7	1078	NA	NA	NA
B8	18,7	926	24,54	1785	0,52
B9	22,7	845	26,14	1947	0,61
B10	15,0	951	18,53	2443	0,13
B11	23,3	927	27,34	1315	1,12
B12	24,7	956	28,32	1535	1,00

#### 4.3.2. Litière

Le brûlage dirigé a causé une diminution de la masse de litière d'environ 40% (du poids sec), elle est passée de  $656 \pm 23,3 \text{ g.m}^{-2}$  (le 04 juin 2014) à  $384 \pm 5,7 \text{ g.m}^{-2}$  (le 13 juin 2014). Seule la partie la plus superficielle (horizon OLn), constituée d'aiguilles non décomposées et de branches fines, a brûlé. Quelques mois après le brûlage (07 novembre 2015), la parcelle brûlée a retrouvé une masse de litière proche de celle de la parcelle témoin ( $786 \pm 63,6$  et  $788 \pm 191,7 \text{ g.m}^{-2}$ , respectivement). Trois ans après le brûlage dirigé (21 juin 2017), la masse de litière dans les parcelles brûlée et témoin est respectivement de  $813 \pm 51,5$  et  $633 \pm 38,2 \text{ g.m}^{-2}$ .

### 4.3.3. Flux de sève

Des différences de flux de sève ont été observées entre les arbres témoins (max. 0,84  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ) et les arbres brûlés (max. 1,32  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ; Fig. 19 et 20). Cependant, il est important de noter que le flux des arbres témoins et brûlés suit des tendances similaires. Tout comme pour les arbres témoins, les arbres de la parcelle brûlée montrent de fortes variations journalières et saisonnières du flux de sève, des valeurs importantes ont été observées pendant le printemps et le début de l'été, et ont fortement diminué à la fin de chaque été. La corrélation entre le flux de sève des arbres des deux parcelles est importante ( $> 0,7$ ) au printemps et au début de l'été mais beaucoup plus faible ( $< 0,5$ ) l'hiver et à la fin de l'été (Tableau VII).

Du fait de ces différences entre les arbres des deux parcelles et pour pouvoir comparer le flux pré- et post-brûlage dirigé, nous avons normalisé les flux des arbres témoins et brûlés (Meinzer *et al.*, 2004). Le flux journalier ( $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ) des arbres de chaque parcelle a été divisé par sa valeur journalière moyenne pour la période pré-brûlage (entre le 13 juillet 2013 et le 10 juin 2014). Les valeurs moyennes de flux de sève des arbres témoins et brûlés pour cette période sont 1,976 et 3,372  $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ , respectivement. Pour toute la période de mesures, les valeurs normalisées du flux journalier sont similaires pour les arbres témoins et brûlés ( $P > 0,05$ ). Deux semaines après le brûlage dirigé, le flux normalisé est légèrement supérieur pour les témoins par rapport aux brûlés, mais cette différence n'est pas significative ( $P > 0,05$ ). Le flux normalisé est présenté par mois (flux normalisé moyen de chaque mois pour les arbres des deux parcelles) pour toute la période d'étude (Fig. 21); pour plus de précision, le flux normalisé moyen est également présenté par semaine, pour les deux semaines précédant le brûlage dirigé et les quatre semaines suivantes (Fig. 22).

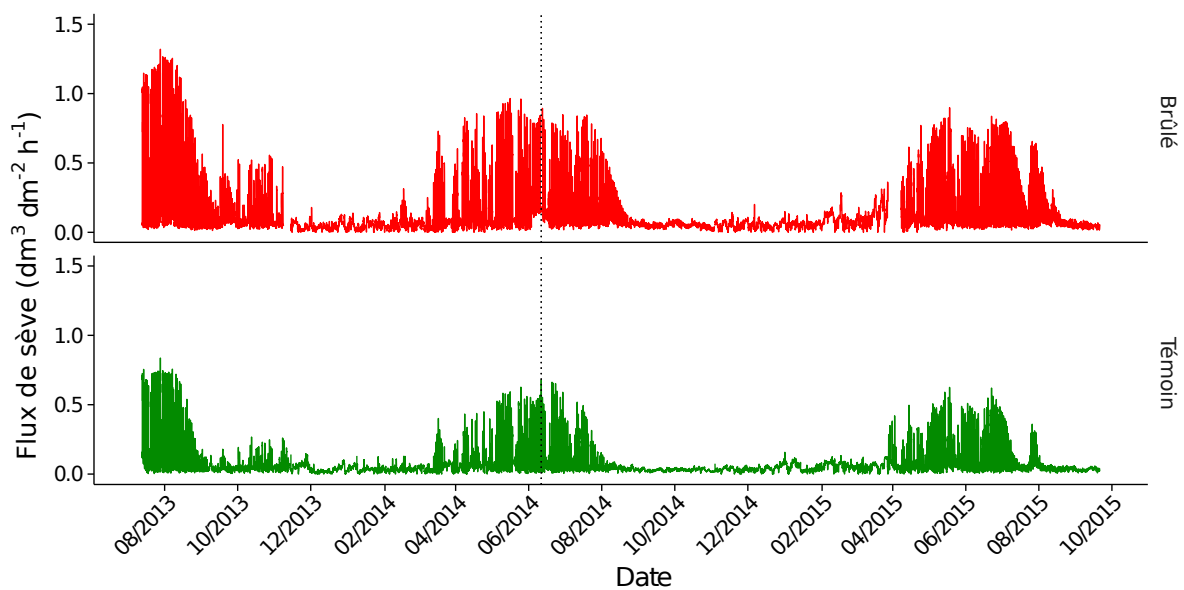


FIG. 19. – Variations saisonnières du flux de sève des arbres témoins et brûlés ( $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ) entre le 13 juillet 2013 et le 26 octobre 2015. Les courbes représentent la valeur moyenne pour tous les arbres de chaque traitement, seul un arbre par traitement a été suivi entre le 15 novembre 2015 et le 28 avril 2014 et entre le 4 novembre 2014 et le 24 avril 2015. La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

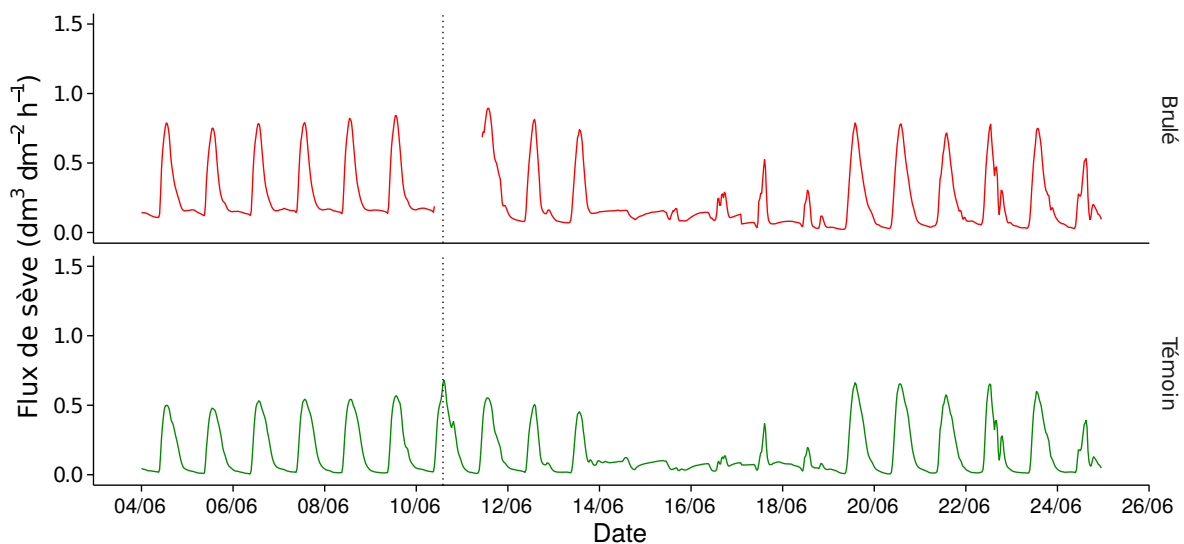


FIG. 20. – Variations du flux de sève des arbres témoins et brûlés ( $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ) entre le 4 juin 2014 et le 25 juin 2014. Les courbes représentent la valeur moyenne pour tous les arbres de chaque traitement. La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

TABLEAU VII. – Coefficient de corrélation ( $\rho$ ) de Spearman entre les valeurs diurnes du flux de sève (moyenne du flux des arbres) des arbres brûlés et témoins.

Mois	$\rho$ de Spearman	Mois	$\rho$ de Spearman
2013-07	0,96	2014-09	0,46
2013-08	0,96	2014-10	0,43
2013-09	0,40	2014-11	0,64
2013-10	0,75	2014-12	0,68
2013-11	0,02	2015-01	0,36
2013-12	0,37	2015-02	0,79
2014-01	0,49	2015-03	0,31
2014-02	0,42	2015-04	0,90
2014-03	0,70	2015-05	0,97
2014-04	0,87	2015-06	0,97
2014-05	0,96	2015-07	0,77
2014-06	0,94	2015-08	0,17
2014-07	0,90	2015-09	0,18
2014-08	0,43	2015-10	0,51

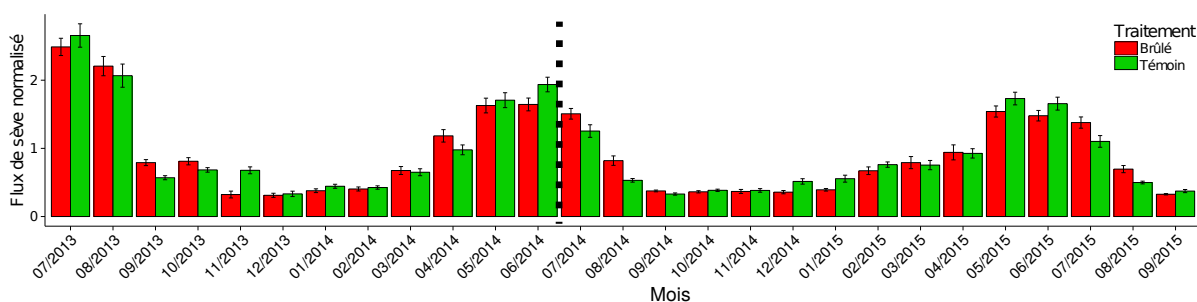


FIG. 21. – Flux de sève normalisé pour les arbres témoins et brûlés. Les histogrammes représentent la valeur moyenne par mois du flux journalier, normalisée par la valeur moyenne pré-brûlage dirigé. Les barres d’erreurs représentent l’erreur standard. La ligne verticale en pointillés représente le brûlage dirigé.

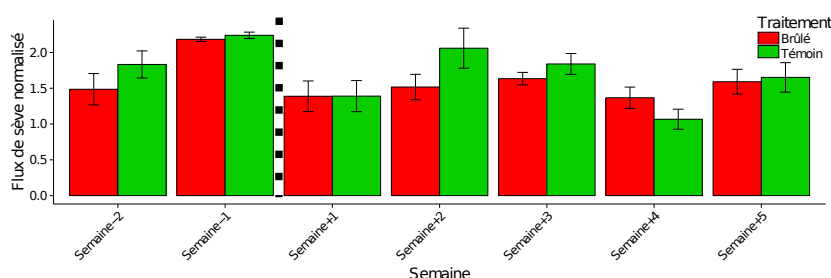


FIG. 22. – Flux de sève normalisé pour les arbres témoins et brûlés. Les histogrammes représentent la valeur moyenne par semaine du flux journalier, normalisée par la valeur moyenne pré-brûlage dirigé. Les barres d’erreurs représentent l’erreur standard. La ligne verticale en pointillés représente le brûlage dirigé.

#### 4.3.4. Fluorescence chlorophyllienne

Tout comme pour les arbres témoins, les valeurs des paramètres de fluorescence chlorophyllienne des arbres brûlés sont restées relativement stables pendant toute la période de mesures (Fig. 23). Concernant l'effet du brûlage dirigé, de faibles variations de  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$  et  $NPQ$  ont été observées immédiatement après celui-ci.  $F_v/F_m$  et  $\Phi_{PSII}$  ont légèrement diminué et  $NPQ$  a légèrement augmenté, ces différences sont dues à des valeurs singulières observées sur un arbre (B6) qui ont engendré une variation de la valeur moyenne de chaque paramètre. Cet arbre présentait un taux de roussissement des aiguilles ( $\approx 25\%$ ) plus important que celui des autres après le brûlage dirigé. Sur l'ensemble de la période de mesures, les valeurs des paramètres de fluorescence chlorophyllienne des arbres brûlés ne sont pas significativement différentes de celles des arbres témoins ( $P > 0,05$ ).

#### 4.3.5. Echanges gazeux

Tout comme pour les arbres témoins, les paramètres  $A$ ,  $g_s$  et  $g_m$  des arbres brûlés ont subi des variations saisonnières avec une forte diminution de leurs valeurs entre juillet et septembre 2014 (Fig. 24a-c).  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  et  $TPU$  ont subi quant à eux peu de variations saisonnières (Fig. 24d-f). Des différences significatives entre les parcelles ont été observées pour  $A$  et  $g_s$ ;  $A$  est plus faible pour les arbres témoins en septembre 2014 ( $P = 0,021$ ),  $g_s$  est plus faible pour les arbres témoins en février et en mars 2014 ( $P = 0,009$  et  $0,018$ , respectivement). Pour les autres paramètres, aucune différence significative ( $P > 0,05$ ) entre les arbres témoins et brûlés n'a été observée.

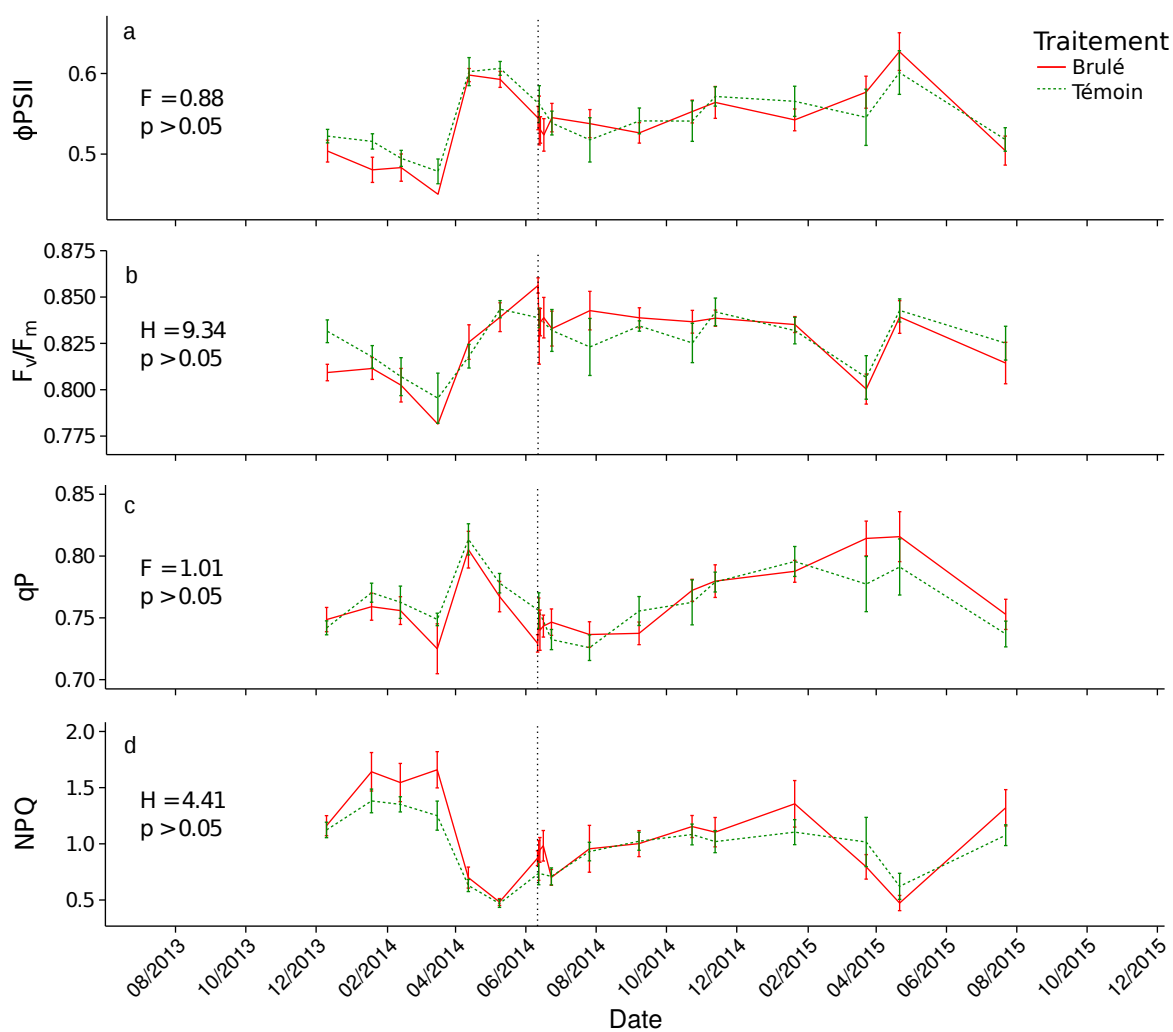


FIG. 23. – Valeurs moyennes du  $\Phi_{PSII}$  (a),  $F_v/F_m$  (b), qP (c) et NPQ (d). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les traitements sont signalées par des astérisques ( $P < 0,05$ ). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

### 4.3 Résultats

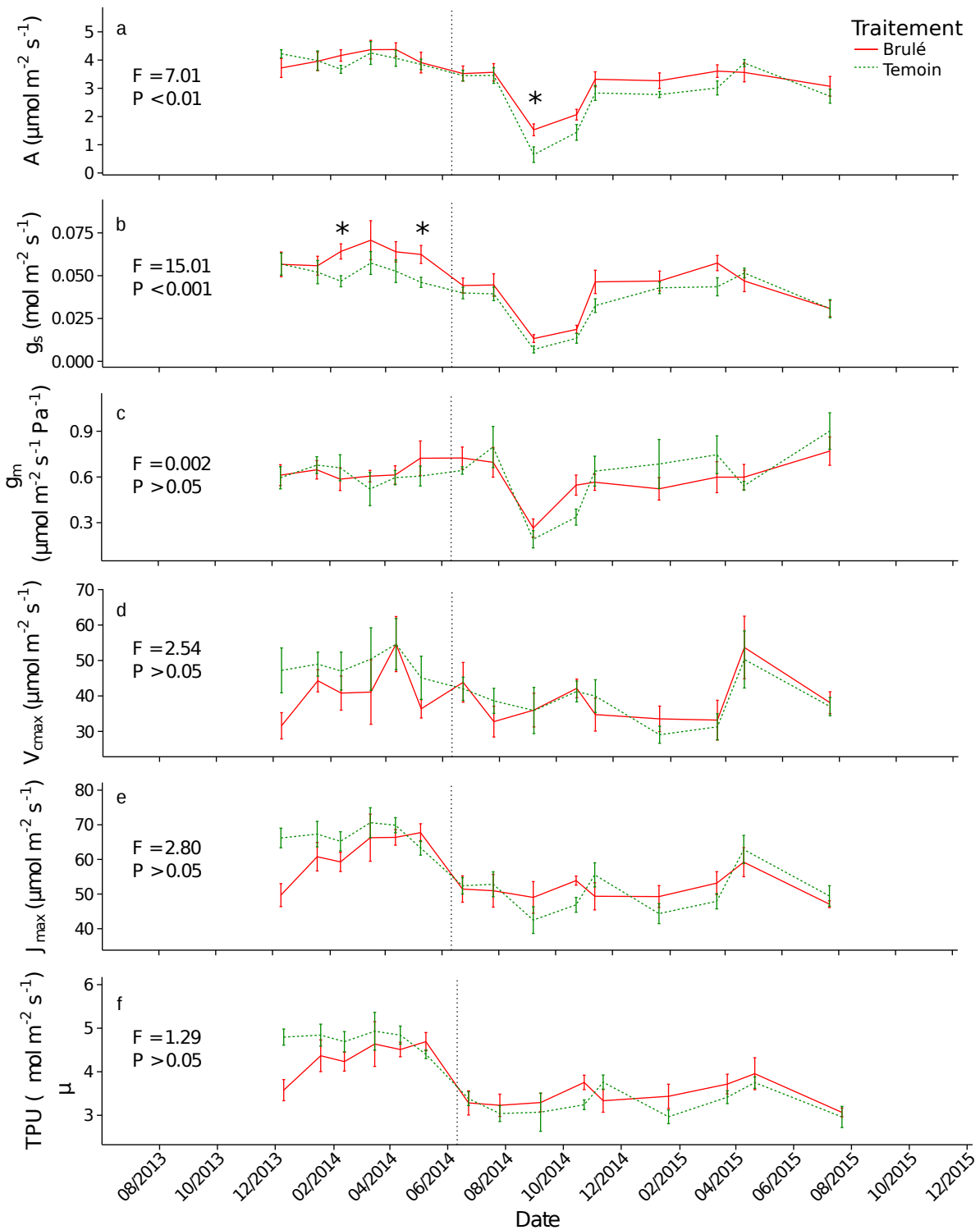


FIG. 24. – Valeurs moyennes de  $A$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; a),  $g_s$  ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; b),  $g_m$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; c),  $V_{\text{cmax}}$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; d),  $J_{\text{max}}$  ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; e) et TPU ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; f). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les traitements sont signalées par des astérisques ( $P < 0,05$ ). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

### 4.3.6. Suivi botanique

Dans l'ensemble de la zone d'étude, 28 espèces ont été rencontrées, 4 espèces d'arbres (*P. nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana*, *Acer monspessulanum* L., *Fraxinus ornus* L. et *Quercus ilex*). La strate arborescente est exclusivement constituée de *P. nigra* subsp. *laricio* puisque les individus des trois dernières espèces avaient une hauteur < 2 m. Trois espèces d'arbustes sont présentes, avant le brûlage dirigé (relevé du 15 mai 2014), la strate arbustive est principalement composée d'*Erica arborea* L. et de *Juniperus oxycedrus* L. dans les placettes brûlées et de *Genista salzmannii* DC. dans les placettes témoins. La strate herbacée comporte 21 espèces, elle est principalement constituée de *Deschampsia flexuosa* L. et de *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv dans toutes les placettes, mais également de *Luzula pedemontana* Boiss. & Reut. et *Brimeura fastigiata* (Viv.) Chouard de manière moins abondante. Les 6 placettes présentent un taux de recouvrement important de la strate arborescente (entre 70 et 90%), les taux de recouvrement des strates arbustive et herbacée sont compris entre 5 et 30% et entre 20 et 70%, respectivement (Tableaux IX et X). Après le brûlage dirigé, le taux de recouvrement est resté stable dans les 2 placettes témoins, mais les taux de recouvrement des strates herbacée et arbustive a fortement diminué (< 5% pour ces deux strates) juste après le brûlage dirigé dans les 4 placettes brûlées. A la fin du suivi (relevé du 21 juin 2017), le taux de recouvrement est toujours inférieur aux valeurs initiales (entre 5 et 15% pour l'arbustif et entre 15 et 30% pour l'herbacé). Suite au brûlage dirigé, il n'y a pas eu d'apparition de nouvelles espèces qui n'étaient pas déjà présentes dans l'une des placettes et 2 espèces ont disparu (*Cruciata glabra* (L.) Ehrend. et *Galium rotundifolium* L.). La diversité spécifique, H' de Shannon (Tableaux IX et X), est comprise entre 2,27 et 2,55 au début du suivi botanique. Elle varie très peu au cours du temps pour les placettes témoins, elle diminue fortement juste après le brûlage dirigé (< 1,10) avant d'augmenter dès l'année suivante ; à la fin du suivi la diversité reste inférieure à ses valeurs initiales (entre 1,92 et 2,46).

La DCA (Fig. 25 et 26) explique 26% de la variabilité des données (les valeurs propres des axes 1 et 2 sont 0,15 et 0,11, respectivement). L'axe 2 est fortement influencé par la richesse spécifique ( $P = 2,2 \cdot 10^{-9}$ ). Les placettes témoins sont réparties uniquement sur l'axe 1, à gauche de l'axe pour la placette TS et à droite pour TN. La composition spécifique de ces deux placettes a peu évolué dans le temps (Tableau VIII). Les différences entre les placettes TS et TN peuvent s'expliquer par l'abondance plus importante de *Briza maxima* et *J. oxycedrus* dans la placette TS et de *Luzula forsteri* (Sm.) DC., *G. salzmannii* et *Hieracium murorum* L. dans la placette TN. Pour le premier relevé, les placettes brûlées sont réparties dans les valeurs hautes de l'axe 2, elles sont situées à proximité les unes des autres à l'exception de BHN, qui possède une richesse spécifique plus faible (Tableau IX). Immédiatement après le brûlage dirigé, les valeurs des placettes brûlées ont chuté le long de cet



axe, cela a été provoqué d'une part par une diminution importante de la richesse spécifique, qui a fortement modifié la composition spécifique (Tableau VIII) et d'autre part par la diminution de l'abondance des espèces toujours présentes. Les trois années suivantes, la richesse et l'abondance des espèces ont augmenté mais sont restées inférieures aux valeurs pré-brûlage dirigé (Fig. 27 à 30). La composition spécifique s'est fortement rapprochée de la composition initiale dès le printemps 2015 (Tableau VIII), ce qui a entraîné l'augmentation de la valeur des placettes brûlées le long de l'axe 2. La procédure de permutation multi-réponses (MRPP) indique des différences significatives entre les placettes et les dates ( $P = 0,001$  et  $0,005$ , respectivement).

TABLEAU VIII. – Variations temporelles de l'indice de Sørensen entre le premier relevé (15/05/2014) et les suivants, pour chaque placette.

Date	Placettes					
	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS
16/07/2014	0,53	0,33	1,00	0,97	0,30	0,36
24/04/2015	0,88	0,69	0,96	0,91	0,67	0,76
19/05/2016	0,79	0,72	0,97	0,94	0,71	0,75
21/06/2017	0,64	0,76	0,88	0,83	0,75	0,74

Cette page est intentionnellement vide.

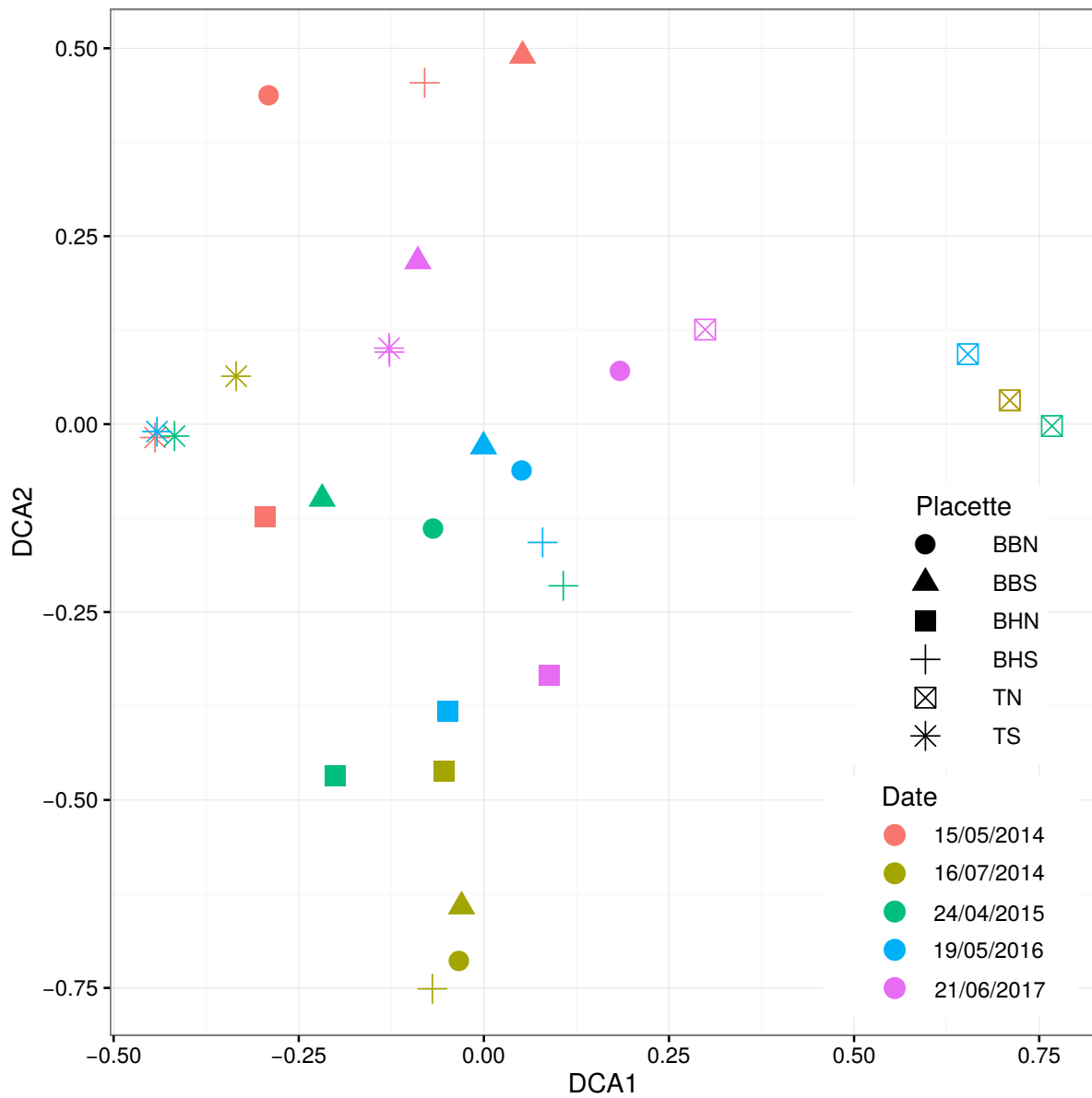


FIG. 25. – DCA représentant les placettes (symboles) aux différentes dates (couleurs); les valeurs propres des axes 1 et 2 sont 0,15 et 0,11, resp.

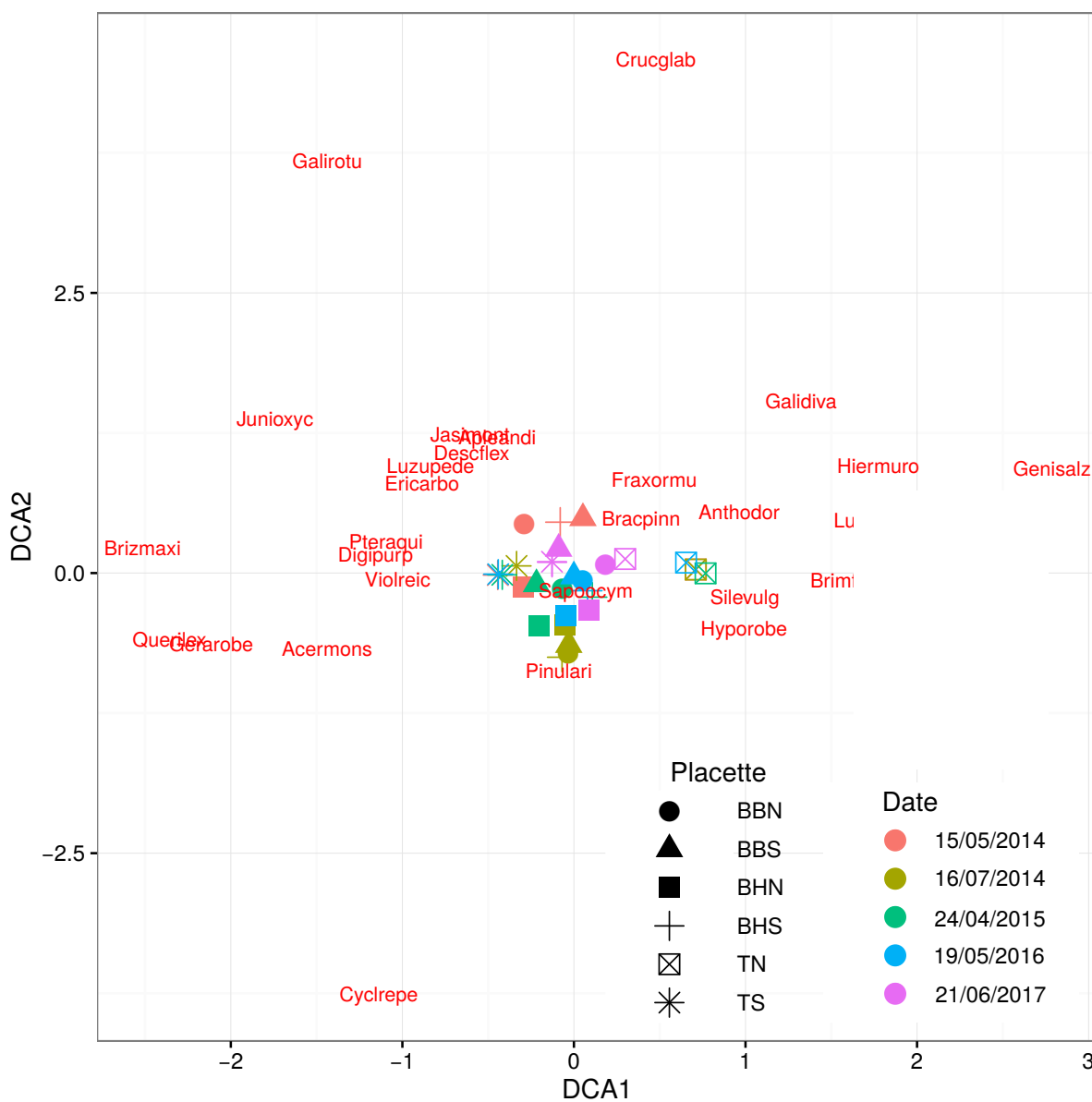


FIG. 26. – DCA représentant les espèces présentes dans la zone d'étude, les noms complets sont présentés dans le tableau IX ; les valeurs propres des axes 1 et 2 sont 0,15 et 0,11, resp.

TABLEAU IX. – Relevés botaniques des placettes témoins et brûlées, sont présentés le taux de recouvrement de chaque strate, le nombre d'espèces, le H' de Shannon et les indices d'abondance-dominance et de sociabilité (Braun-Blanquet, 1932), ainsi que le nom abrégé des espèces utilisé dans la Fig. 26.

Parcelle	15/05/2014						16/07/2014						
	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS	
Recouvrement A (%)	90	90	70	90	90	90	90	90	70	90	90	90	
Recouvrement a (%)	10	30	20	5	20	5	<5	<5	20	5	<5	<5	
Recouvrement h (%)	40	40	20	20	70	70	<5	<5	20	20	<5	<5	
Nombre d'espèces	14	20	14	17	17	18	5	4	14	18	3	4	
H' de Shannon	2,30	2,55	2,27	2,36	2,33	2,38	1,08	0,47	2,27	2,42	0,39	0,60	
<i>Acer monspessulanum</i>	Acermons			r	r	r				r	r	r	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Anthodor		+	+					+	+			
<i>Asplenium andiatum</i>	Apleandi		+										
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Bracpinn	2.3	1.3	2.3	1.3	4.4	4.4	1.3	+	2.4	2.4	+	1.3
<i>Brimeura fastigiata</i>	Brimfast	1.1	+	2.2	+	1.1	1.1			2.2	+		
<i>Briza maxima</i>	Brizmaxi				1.2						1.2		
<i>Cruciata glabra</i>	Crucglab						1.1						
<i>Cyclamen repandum</i>	Cyclepe	1.1											
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Descflex	3.4	3.4	+	1.4	4.4	4.4	+		+	1.4		
<i>Digitalis purpurea</i>	Digipurp		+		r		+				r		
<i>Erica arborea</i>	Ericarbo	1.3	2.3	r	+	+	1.3			r	+		
<i>Fraxinus ormus</i>	Fraxormu		r				r		r				
<i>Galium divaricatum</i>	Galidiva		+	+		+	1.4			+	+		
<i>Galium rotundifolium</i>	Galirotu		+			+							
<i>Genista salzmannii</i>	Genisalz		+	1.3		+	+			1.3			
<i>Geranium robertianum</i>	Gerarobe												
<i>Hieracium murorum</i>	Hiermuro		+	+		+				+			
<i>Hypochaeris robertia</i>	Hyporobe	+		1.4	+		+	+		1.4	+		
<i>Jasione montana</i>	Jasimont		+		+	+	+				+		
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Junioxyc	+	2.5		+	2.5					+		
<i>Luzula forsteri</i>	Luzufors		+	+		+	+			+			
<i>Luzula pedemontana</i>	Luzupede	1.4	+	+	1.4	1.4	1.4			+	1.4		
<i>Pinus laricio</i>	Pinulari	5.2	5.2	4.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	4.2	5.2	5.2	5.2
<i>Pteridium aquilinum</i>	Pteraqui	+			+		+	+			+		
<i>Quercus ilex</i>	Querilex	+	+		+						+		
<i>Saponaria ocymoides</i>	Sapocym	+	+	+	+	+	+		r	+	+		r
<i>Silene vulgaris</i>	Silevulg	+	+	+		+				+			
<i>Viola reichenbachiana</i>	Violreic	1.1	+		+	+	+				+		

TABLEAU X. – Relevés botaniques des placettes témoins et brûlées, sont présentés le taux de recouvrement de chaque strate, le nombre d'espèces, le H' de Shannon et les indices d'abondance-dominance et de sociabilité (suite).

Parcelle	24/04/2015						19/05/2016						21/06/2017					
	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS	BHN	BBN	TN	TS	BHS	BBS
Recouvrement A (%)	90	90	70	90	90	90	90	90	70	90	90	90	90	90	70	90	90	90
Recouvrement a (%)	5	15	20	5	10	5	5	15	20	5	10	5	5	15	10	10	15	15
Recouvrement h (%)	20	20	20	20	30	30	30	30	20	20	40	40	15	15	20	20	30	30
Nombre d'espèces	13	12	13	16	10	11	14	13	15	17	11	14	11	14	18	24	15	19
H' de Shannon	2,19	1,99	2,19	2,33	1,85	1,94	2,33	1,99	2,32	2,40	1,90	2,19	1,92	2,21	2,51	2,79	2,07	2,46
<i>Acer monspessulanum</i>				r	r	r				r	r	r				r	r	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			+	+					+	+		+			1.3	+		1.3
<i>Asplenium andiatum</i>		+						+						+		+		+
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1.3	1.3	2.4	2.4	2.4	2.4	1.3	1.3	2.4	2.4	2.4	2.4	+	1.3	2.4	1.4	2.3	2.3
<i>Brimeura fastigiata</i>	1.1	+	2.2	+	1.1		1.1	1.1	2.2	+	1.1	1.1	+	+	r	+	r	r
<i>Briza maxima</i>				1.2						1.4					+	+	+	
<i>Cruciata glabra</i>																		
<i>Cyclamen repandum</i>	1.1						1.1						+					
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1.3	1.3	+	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	+	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	+	1.4	2.3	2.3
<i>Digitalis purpurea</i>	+					+	+			+	+	+	+		+	+		+
<i>Erica arborea</i>	+	+	r	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	1.3	r	+	1.3	1.3
<i>Fraxinus ormus</i>		r							r					+			r	
<i>Galium divaricatum</i>			+					+	+					+	+	+	+	+
<i>Galium rotundifolium</i>																		
<i>Genista salzmannii</i>			1.3					+	1.3					+	1.3	+		
<i>Geranium robertianum</i>				+			+			+						+		
<i>Hieracium murorum</i>			+						+				+	+	+	+	+	+
<i>Hypochaeris robertia</i>	+	+	1.4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jasione montana</i>				+					+	+	+	+		+	+	+	+	1.3
<i>Juniperus oxycedrus</i>	+	+		+			+	+		+						+		
<i>Luzula forsteri</i>			+				1.4		+				1.4		+	+		
<i>Luzula pedemontana</i>				1.4		1.4			+	1.4		1.4			+	1.4		1.4
<i>Pinus laricio</i>	5.2	5.2	4.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	4.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	4.2	5.2	5.2	5.2
<i>Pteridium aquilinum</i>						+						+			+	+		+
<i>Quercus ilex</i>	+			+			+			+						+	r	r
<i>Saponaria ocymoides</i>	1.2	1.2	+	+	1.2	1.2			+	+	+	+			1.3	1.3	+	+
<i>Silene vulgaris</i>	+	+	+		+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Viola reichenbachiana</i>	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+





FIG. 27. – Vue de la parcelle brûlée avant le brûlage dirigé, forêt de Cervello, mai 2014.



FIG. 28. – Vue de la parcelle brûlée après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juin 2014.





FIG. 29. – Vue de la parcelle brûlée 2 ans après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juin 2016.



FIG. 30. – Vue de la parcelle brûlée 3 ans après le brûlage dirigé, forêt de Cervello, juillet 2017.



## 4.4. Discussion

Le brûlage dirigé a été réalisé en conditions limites, avec une forte pente, une charge de combustible importante et tardivement au printemps. Le suivi pré-brûlage dirigé ainsi que sur les arbres témoins a permis de mettre en évidence que le mois de juin correspond à la pleine période de croissance : le flux de sève,  $A$  et  $\Phi_{PSII}$  avaient tous des valeurs importantes (Lapa *et al.*, 2017).

Pendant le brûlage dirigé, environ 40% de la masse de litière a brûlé, cette valeur est proche de celle observée dans d'autres études (Reid *et al.*, 2012; Renninger *et al.*, 2013). Pendant un brûlage dirigé, la combustion n'est pas complète, uniquement l'horizon le plus superficiel, plus sec et plus aéré, brûle. La combustion est influencée par différents paramètres comme la charge et l'humidité de la litière et des herbes vertes, la saison, le nombre de jours depuis la dernière pluie et l'humidité relative (Reid *et al.*, 2012). La combustion des branches (des arbustes ou au sol) n'est pas non plus complète, seules les branches les plus fines (diamètre < 4 mm) sont impliquées dans la dynamique des feux (Tihay-Felicelli *et al.*, 2016).

La mort de l'arbre dépend de l'intensité des dommages, Ducrey *et al.* (1996) ont testé l'influence d'une chauffe appliquée autour du tronc, avec trois traitements : 70%, 90% et 100% de la circonférence brûlée. La chauffe appliquée a été suffisante pour causer la nécrose du cambium. Les arbres dont 70-90% de la circonférence a été brûlée n'ont pas montré de différence par rapport aux arbres témoins pour les paramètres étudiés (croissance du diamètre, traits morphologiques des aiguilles, flux de sève, potentiel hydrique). A l'inverse, les arbres dont 100% de la circonférence a été brûlée sont morts 1 à 5 mois après le traitement.

De nombreuses études portant sur la température létale et la profondeur de nécrose dans le tronc utilisent une méthode de chauffe artificielle (Tableau I page 7). Bien qu'elles apportent des informations importantes sur les transferts de chaleur et les dommages d'un stress thermique, la comparaison entre ces études et des études de terrain est difficile. En effet, la montée en température est rapide et régulière lorsque la chauffe est artificielle alors qu'elle est plus lente et irrégulière pendant un feu, tout simplement à cause de l'irrégularité du feu. Dans les études de mortalité des tissus causée par un stress thermique, 60°C a souvent été utilisé comme seuil létal de température (Kayll, 1963; Ducrey *et al.*, 1996; Gutsell & Johnson, 1996). Cependant, des expérimentations plus récentes ont montré que le processus de mort des cellules est taux dépendant, il est dirigé à la fois par la vitesse de chauffe et par la durée, c'est-à-dire que la nécrose peut se produire à une température inférieure à 60°C si le temps d'exposition est suffisant (Jones *et al.*, 2006; Michaletz & Johnson, 2007). Une température de 45°C peut être létale pour les cellules avec un temps

d'exposition de plusieurs dizaines de minutes alors que quelques dizaines de secondes sont suffisantes pour provoquer la mort à 63°C (pour des cellules du cambium et du liber de *Populus tremuloides* dans un bain d'eau chaude ; Dickinson & Johnson, 2004). Ces derniers ont également observé des inégalités de sensibilité à la chaleur entre différentes espèces, par exemple, le taux de mortalité cellulaire est plus faible pour *Pinus contrata* Douglas ex Loudon que pour *Populus tremuloides* Michx, *Picea engelmannii* Parry ex Engelm et *Pseudotsuga menziesii*. Il est important de noter que toutes les cellules ne meurent pas simultanément, dans l'étude de Dickinson & Johnson (2004), à 55°C les premières morts cellulaires ont été observées après moins de 200 s alors que la nécrose était totale après plus de 600 s.

Pendant notre expérimentation, l'intensité de la ligne de feu (110-160 kW.m<sup>-1</sup>) a été faible et est restée dans une plage de valeurs très proches (Byram, 1959). L'écorce a joué un rôle isolant important, à l'extérieur du tronc la température est comprise entre 845 et 1278°C alors qu'au niveau du cambium elle est comprise entre 18,5 et 56,6°C. Pour l'arbre B6, qui a subi des dommages plus importants du houppier, la température dans le tronc n'a pas été particulièrement élevée, probablement parce que les arbustes étaient trop éloignés du tronc (2-3 m de distance, pour une hauteur d'arbuste d'environ 1 m), les dommages au niveau des aiguilles ont alors été causés par convection (Michaletz & Johnson, 2007). Des températures du cambium supérieures à 45°C ont été observées pour seulement 2 arbres (Tableau XI). Pour l'arbre B1, la température au niveau du cambium est restée supérieure à 50°C pendant 476 s ; pour l'arbre B5, elle est restée supérieure à 55°C pendant 248 s (Tableau XI). D'après les résultats de Dickinson & Johnson (2004), cela peut causer la mort de quelques cellules. Toutefois, il est important de noter que la température a été mesurée en un seul point (côté sous le vent, où elle est théoriquement la plus élevée) et que les irrégularités de l'écorce peuvent influencer les transferts de chaleur, elle n'est donc pas représentative de la température de l'ensemble du cambium. En effet, la température n'est pas constante autour du tronc (Gutsell & Johnson, 1996), notamment à cause des flux de recirculation des flammes (Costa *et al.*, 1991 ; Michaletz & Johnson, 2007). De plus, la mort d'une partie des cellules ne signifie pas que les tissus (cambium et liber notamment) ne sont plus fonctionnels (Michaletz & Johnson, 2007).

De nombreuses études se sont intéressées aux nécroses des méristèmes, parce qu'ils sont capables de régénérer d'autres tissus et organes qui ont subi des détériorations. Des dommages thermiques au niveau du tronc peuvent avoir différents impacts en fonction du taux de nécrose mais aussi en fonction des tissus touchés. Si le cambium est nécrosé sur toute la circonférence du tronc, la régénération et la croissance secondaire dans cette zone sera impossible. Il est important de noter que la nécrose du cambium par un stress thermique s'accompagne également de la nécrose du liber, celui-ci étant situé à l'extérieur du cambium. Le feuillage continuera à fixer le carbone mais les sucres produits ne pourront pas

TABLEAU XI. – Température maximale mesurée à l’extérieur du tronc (air) et au niveau du cambium et temps de résidence au-dessus de certains seuils. Les seuils de température au niveau du cambium ont été déterminés d’après [Dickinson & Johnson \(2004\)](#).

Arbre	Air		Cambium		
	Tmax (°C)	Temps de résidence (s) > 300°C	Tmax (°C)	Temps de résidence (s)	
				> 55°C	> 50°C > 45°C
B1	NA	NA	53,35	476	918
B2	999	233	38,57		
B3	911	139	38,85		
B4	1278	379	34,65		
B5	955	263	56,58	248	668
B6	1029	273	30,11	423	
B7	1078	498	NA		
B8	926	198	24,54		
B9	845	178	26,14		
B10	951	108	18,53		
B11	927	218	27,34		
B12	956	264	28,32		

être transportés par le liber jusqu’aux racines, l’activité des racines fines va diminuer et l’arbre finira par mourir de stress hydrique ([Michaletz & Johnson, 2007](#)). Une nécrose du cambium localisée en un point produira une cicatrice, ce phénomène est généralement observé côté sous le vent en raison des flux de recirculation des flammes ([Costa et al., 1991](#); [Gutsell & Johnson, 1996](#); [Michaletz & Johnson, 2007](#)). Ce type de blessure aura peu ou pas d’effets sur la morphologie du houppier et sur le fonctionnement physiologique des arbres ([Rundel, 1973](#); [Ducrey et al., 1996](#)), mais engendrera une déformation du bois qui fera baisser sa valeur marchande. Un stress thermique au niveau du xylème peut engendrer un phénomène de cavitation, ce dernier est causé par la tension superficielle de la sève qui varie inversement avec la température ([Cochard et al., 2007](#)). Des cavitations importantes ont été observées pour des branches soumises à des températures de 65 et 95°C pendant 5 min (dans un bain d’eau chaude; [Michaletz et al., 2012](#)). En conditions réelles de brûlage dirigé, le xylème étant beaucoup plus épais que le liber et le cambium, il sera plus difficile à emboliser dans sa totalité. Dans notre expérimentation, la température au niveau du cambium, donc à la limite externe du xylème, a été bien plus faible. La récupération de la conductivité du xylème est possible par la formation de nouveaux vaisseaux ([Cochard et al., 2001](#)), cela implique que le cambium ne soit pas nécrosé.

Les brûlages dirigés réalisés en milieu naturel peuvent avoir des effets différents et contraires sur le flux de sève, selon l’intensité, la saison et la tolérance de l’espèce. [Renninger et al. \(2013\)](#) ont observé une diminution du flux de sève immédiatement après un brûlage et l’expliquent par une diminution de la surface foliaire et probablement par des

dommages thermiques au niveau du cambium et/ou du liber. Un mois plus tard, ils ont au contraire observé une augmentation du flux de sève qui est expliquée par une augmentation de la surface foliaire totale des pins grâce au développement de nombreux bourgeons épïcormiques. Dans cette étude, le brûlage a été particulièrement sévère, la consommation moyenne de combustible au sol était de  $327 \text{ g.m}^{-2}$  à laquelle s'ajoute une combustion de branches basses de  $363 \text{ g.m}^{-2}$ . De notre côté, nous avons observé une combustion de litière de  $270 \text{ g.m}^{-2}$  et une combustion de branches basse quasi nulle. [Ducrey et al. \(1996\)](#) ont observé que les arbres partiellement brûlés (70-90% de la circonférence) avaient un flux similaire à celui des arbres témoins. Par contre, le flux de sève des arbres totalement brûlés a fortement diminué dès la semaine suivant le traitement. Ces résultats montrent une bonne tolérance des arbres (*P. halepensis* dans cette étude) à un échauffement malgré la température et le temps de résidence atteints sur une grande partie du cambium. Ils peuvent être expliqués par l'absence de formation de cerne de xylème l'année du traitement, des dommages du liber qui nuisent au bon fonctionnement racinaire ou par des phénomènes de cavitation du xylème.

Nos résultats (Tableau VII) montrent que la corrélation entre les flux de sève des arbres des parcelles brûlée et témoin n'est pas constante dans le temps. Elle est importante ( $> 0,7$ ) au printemps et au début de l'été mais beaucoup plus faible l'hiver et à la fin de l'été, ce qui correspond aux périodes où les flux sont particulièrement faibles et ne sont plus corrélés avec le VPD. Néanmoins, le flux des arbres des deux parcelles suit le même comportement saisonnier et journalier. Ces résultats sont observés à la fois pour la période pré-brûlage dirigé et pour la période post-brûlage dirigé. Une semaine après le brûlage dirigé, le flux de sève normalisé est légèrement plus important pour les arbres témoins, cependant aucune différence significative ( $P > 0,05$ ) n'a été observée entre les deux parcelles. Peu d'effets visibles de brûlage sur les aiguilles ont été observés, l'ébranchage thermique et le pourcentage d'aiguilles roussies étaient tous les deux faibles, la réduction de surface foliaire était donc faible et probablement insuffisante pour induire une diminution significative du flux de sève.

Un étude précédente ([Lavoir et al., 2013](#)) a mis en évidence des dommages des centres réactionnels du PSII (diminution du  $F_v/F_m$  et/ou du  $\Phi_{PSII}$ ) quelques mois (3 à 12) après un brûlage dirigé sur des *P. halepensis* et *P. nigra* subsp. *laricio*. Ces dommages sont expliqués par un stress thermique, la température critique pour l'activité du PSII semble comprise entre 45 et 50°C pour des espèces d'arbres méditerranéennes ([Méthy et al., 1997](#)) et tempérées ([Dreyer et al., 2001](#)).

Immédiatement après le brûlage dirigé, une légère diminution de  $\Phi_{PSII}$  et  $F_v/F_m$  ainsi qu'une légère augmentation de NPQ ont été observées, mais ces différences ne sont pas significatives ( $P > 0,05$ ). Aucune différence entre les arbres des parcelles témoin et brû-

lée ainsi qu'entre les mesures pré- et post-brûlage dirigé n'a été observée. L'absence d'effet significatif du brûlage dirigé sur l'efficacité du PSII peut s'expliquer par la hauteur des branches prélevées (5-6 m), en effet la température diminue fortement à mesure que l'on s'éloigne du sol ; [Cannac et al. \(2009a\)](#) ont mesuré la température à différentes hauteurs avec des masses de litière au sol proches de celle de notre expérimentation, la température était d'environ 60°C à 3 m de hauteur. En extrapolant ces résultats grâce à une régression non linéaire par la méthode des moindres carrés, la température à 5 et 6 m serait d'environ 40 et 33°C, respectivement (Fig. 31).

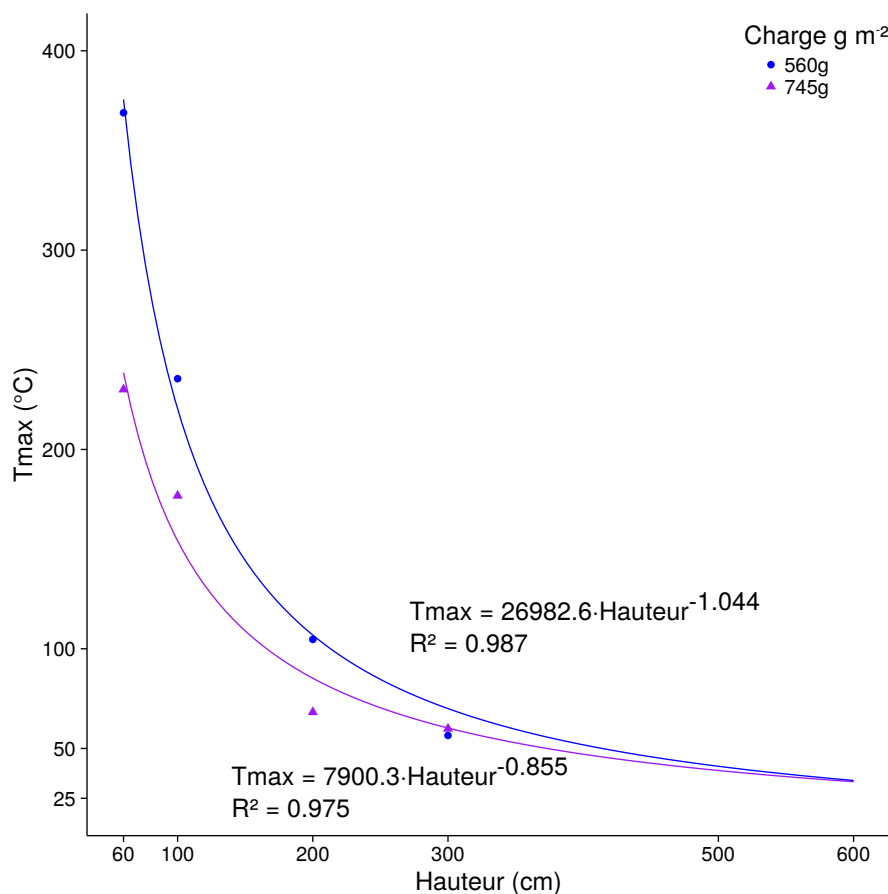


FIG. 31. – Température maximale mesurée à différentes hauteurs lors de deux brûlages dirigés avec des masses de litière de 560 et 745 g.m<sup>-2</sup> (la masse était de 656 g.m<sup>-2</sup> lors notre expérimentation), d'après les résultats de [Cannac et al. \(2009a\)](#) et extrapolation de la température à 500 et 600 cm en utilisant une régression non linéaire par la méthode des moindres carrés.

[Renninger et al. \(2013\)](#) n'ont pas observé d'influence d'un brûlage dirigé sur la photosynthèse (*A*) sur *Pinus rigida*, mais les valeurs de  $V_{cmax}$  étaient plus importantes pour les arbres brûlés quelques mois après le brûlage, par rapport aux valeurs d'avant le brûlage et aux arbres témoins. Cette augmentation est expliquée par une plus grande disponibilité

en azote après le brûlage dirigé à cause de la minéralisation de la litière. Reich *et al.* (1990) ont observé une hausse de  $A$  et  $g_s$  quelques mois après un feu pour différentes espèces d'angiospermes, ces différences s'expliquent par une augmentation de la concentration en azote dans les feuilles des arbres brûlés. En effet, le feu provoque une diminution immédiate de la concentration en azote organique par volatilisation, mais une partie substantielle sera convertie en formes inorganiques ( $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ ) disponibles pour les végétaux (Certini, 2005). La chauffe du tronc (sur *P. halepensis*) peut avoir un effet négatif sur la photosynthèse, Ducrey *et al.* (1996) ont mis en évidence une diminution de  $A$  pour les arbres totalement brûlés par rapport aux témoins et aux arbres partiellement brûlés. Cette diminution de  $A$  a été associée à une diminution de  $g_s$  et du flux de sève, probablement en raison de phénomènes de cavitation et/ou de destruction des tissus du liber. Cannac *et al.* (2007a) ont observé une diminution de la concentration en pigments (chlorophylle a, b et caroténoïdes) à court terme (un mois) suite à un brûlage dirigé sur des aiguilles de *P. nigra* subsp. *laricio* prélevées à 2 et 6 m de hauteur. La température étant faible à 6 m, l'effet direct d'un stress thermique au niveau des aiguilles est donc peu probable dans notre expérimentation.

Parmi les paramètres d'échanges gazeux, seule  $A$  a montré une différence significative entre les arbres des parcelles témoin et brûlée après le brûlage dirigé, la valeur de  $A$  était plus importante en septembre 2014 pour les arbres brûlés. L'absence d'effets négatifs pour les paramètres d'échanges gazeux peut s'expliquer par l'important rôle isolant joué par l'écorce et par la hauteur des branches échantillonnées. La différence de  $A$  observée entre les arbres brûlés et témoins en septembre 2014 peut s'expliquer par une augmentation de l'azote disponible en raison de la minéralisation de la matière organique au sol (Reich *et al.*, 1990; Renninger *et al.*, 2013).

A la fin de l'été qui a suivi le brûlage dirigé, le flux de sève,  $g_s$ ,  $g_m$  et  $A$  ont fortement diminué pour les arbres des deux parcelles. La similarité des résultats pour les arbres brûlés et témoins indique que ces diminutions se sont produites en raison de la sécheresse estivale et de la stratégie de conservation de l'eau lors d'une sécheresse caractéristique de cette espèce (Lapa *et al.*, 2017). Comme pour les arbres témoins, la diminution de  $A$  des arbres brûlés a probablement été causée par la fermeture des stomates (réduction de  $g_s$ ). Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne sont restés stables à cette même période. Le brûlage dirigé ne semble pas avoir eu d'influence négative concernant la physiologie des arbres et leur résistance à la sécheresse estivale.

Les espèces fournissent des informations sur les caractéristiques du sol et du microclimat, de nombreuses espèces présentes sur la zone d'étude sont xérophiiles (par ex. *Juniperus oxycedrus* L. et *Saponaria ocymoides* L.) et acidiphiles ou acidiclinales (par ex. *Anthoxanthum odoratum* L. et *D. flexuosa*). Beaucoup d'espèces sont héliophiles (par ex. *Erica arborea*



L. et *S. ocymoides*), mais certaines espèces tolérantes à l'ombre sont également présentes (*B. fastigiata*, *Cyclamen rependum* Sm., *G. rotundifolium*, *H. murorum*, *L. forsteri*, *L. pedemontana*, *Viola Reichenbachiana* Jord). Ces espèces d'ombre sont peu abondantes et localisées sur des taches ombragées. *P. nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana* est le seul taxon endémique strict de Corse sur nos parcelles, mais d'autres espèces avec un plus grand niveau d'endémisme sont présentes comme *Brimeura fastigiata* (Corse-Sardaigne), *Genista salzmannii* (Italie-Corse-Sardaigne) et *Luzula pedemontana* (Corse-Ligurie), toutes les espèces relevées sont indigènes de l'île (Rameau *et al.*, 2008; Jeanmonod & Gamisans, 2013).

La MRPP indique des différences entre les placettes et les dates ( $P < 0,05$ ). Dans les placettes témoins, de faibles variations temporelles de la richesse et de l'abondance de certaines espèces ont été observées. Des espèces qui n'étaient initialement pas présentes dans une des placettes y sont apparues (par exemple, *Briza maxima* L. dans TN et *Geranium robertianum* L. en TS). Pour d'autres c'est leur abondance qui a changé, elle a diminué (*Hypochaeris robertia* (Sch.Bip.) Fiori en TN) ou augmenté (*Saponaria ocymoides* en TN et TS). Ces variations sont faibles, la composition est restée relativement stable pendant tout le suivi (indice de Sørensen  $> 0,83$  entre le 15 mai 2014 et le 21 juin 2017; Tableau VIII). Des changements de ce type à court terme n'ont rien d'inhabituel et ne reflètent pas une profonde modification de la composition spécifique, des variations similaires ont déjà été observées dans des sites n'ayant pas subi de perturbations particulières (Sparks *et al.*, 1998; Ghermandi *et al.*, 2004; Prévosto *et al.*, 2011). Au début du suivi, la diversité de Shannon (Tableaux IX et X) est comprise entre 2,27 et 2,55, ces valeurs sont proches de ce qui a pu être observé dans d'autres forêts méditerranéennes de pins (Oliver *et al.*, 2011; Bergner *et al.*, 2015).

En ce qui concerne les placettes brûlées, la diminution de la diversité immédiatement après le brûlage dirigé peut s'expliquer par la forte diminution du nombre d'espèces présentes. A la fin du suivi, la diversité est proche des valeurs initiales en raison d'un nombre d'espèces proche du nombre initial. Les modifications de la composition spécifique ont été plus importantes (indice de Sørensen entre 0,64 et 0,75 entre le 15 mai 2014 et le 21 juin 2017), une diminution de la richesse spécifique a été observée sur trois des quatre placettes (BHN, BBN et BHS). Les espèces qui ont disparu d'une placette étaient toutes peu abondantes (taux de recouvrement  $< 5\%$ ). Certaines espèces sont arrivées sur les placettes brûlées (par ex. *Antoxanthum odoratum* en BBS), mais toutes étaient déjà présentes dans la zone d'étude. Leur apparition a pu être favorisée par la diminution de la richesse et de l'abondance des espèces présentes dans la parcelle ainsi que par la combustion de la litière qui est susceptible d'augmenter la richesse minérale du sol (Certini, 2005). Par contre, le brûlage a induit une nette diminution de l'abondance : des espèces herbacées, arbustives et des jeunes arbres ont été affectés. La recolonisation a commencé l'année suivante (2015),

deux espèces herbacées, *Brachypodium pinnatum* et *Deschampsia flexuosa* ont eu un taux important de recolonisation, mais l'abondance est restée inférieure au relevé pré-brûlage. *B. pinnatum* a été moins affecté parce qu'il formait des grandes taches dont la seule périphérie a brûlé. De plus, *B. pinnatum* est peu touché par le passage du feu grâce à son système souterrain rhizomateux important (Rameau *et al.*, 1989). En effet, la température dans le sol est faible (< 60°C à 2 cm de profondeur) lors d'un brûlage dirigé (Cannac *et al.*, 2009b). *D. flexuosa* est également hémicryptophyte (Rameau *et al.*, 2008), son système souterrain a pu être protégé du feu et permettre un développement rapide des parties aériennes au printemps 2015.

Trois espèces arbustives (*Erica arborea*, *Genista salzmanii* et *Juniperus oxycedrus*) étaient présentes dans les placettes brûlées, après le brûlage ces espèces étaient toujours présentes mais avec une abondance moindre. Aucune mortalité n'a été observée sur les pins matures, mais les jeunes arbres (*Acer monspessulanum*, *Fraxinus ormus*, *Pinus nigra* et *Quercus ilex*) ont été touchés et certains individus sont morts (par ex. *F. ormus* a disparu de BBS et *Q. ilex* de BHN et BBN).

Des études précédentes (Brockway & Lewis, 1997; Sparks *et al.*, 1998) ont mis en évidence une augmentation de la diversité spécifique après des brûlages dirigés dans les forêts de pins. Cette augmentation de la diversité des espèces pourrait s'expliquer par une réduction de la couche d'arbustes (Abrahamson & Hartnett, 1990) et une création de micro-clairières disponibles pour la colonisation herbacée (Moore *et al.*, 1982). La réduction de l'horizon organique du sol (réduction de l'épaisseur de la litière) peut avoir une influence importante sur la régénération des arbustes car elle influence l'humidité du sol (Fernandes *et al.*, 2013). Les aiguilles de certaines espèces (par ex. *P. halepensis*) sont connues pour contenir des substances allélopathiques (Nektarios *et al.*, 2005; Fernandez *et al.*, 2006; Kato-Noguchi *et al.*, 2009), ce qui amène à se demander si la reformation rapide de la litière n'a pas pu limiter l'installation et/ou le développement de certaines espèces. Bien que les connaissances sur les propriétés allélopathiques des aiguilles de *P. nigra* subsp. *laricio* soient faibles, une étude (Muscolo *et al.*, 2005) a mis en évidence l'impact négatif de composés phénoliques présents dans la litière de ce taxon sur l'assimilation du  $\text{NH}_4^+$  et la croissance de *P. pinaster*.

Contrairement à notre hypothèse de départ, la richesse spécifique n'a pas augmenté suite au brûlage dirigé. Bien qu'elle soit toujours plus faible trois ans après le brûlage dirigé, elle tend à se rapprocher de la richesse initiale, tout comme la composition spécifique. Cela peut s'expliquer par le taux de recouvrement de la strate arbustive qui était initialement faible (5 à 30%) et par la masse de litière de la parcelle brûlée qui a retrouvé une valeur proche de celle de la parcelle témoin à l'automne 2014.



## 4.5. Conclusion

Cette étude a permis d'apporter des résultats inédits concernant le comportement du feu et les transferts de température hors et dans le tronc lors d'un brûlage dirigé, ainsi que les effets sur la vitalité *P. nigra* subsp. *laricio*.

Le taux de transfert de la chaleur dans le tronc était faible, confirmant le rôle isolant de l'écorce. Les températures et le temps de résidence observés étaient, dans la majorité des cas, inférieurs aux seuils de dommages constatés dans la littérature.

Ces résultats ont montré la bonne tolérance des pins à un brûlage dirigé malgré les conditions limites. Le flux de sève et les paramètres de fluorescence chlorophyllienne n'ont pas montré de réponses significatives suite au brûlage dirigé, à court et long terme. Concernant les paramètres d'échanges gazeux, il n'y a pas eu de différences significatives entre les arbres brûlés et témoins, à l'exception de la [photosynthèse \(A\)](#) en septembre 2014 qui est légèrement supérieure pour les arbres brûlés.

Malgré le fait que le brûlage ait été réalisé pendant la période de croissance, il n'a eu aucun effet néfaste sur la physiologie de *P. nigra* subsp. *laricio* même pendant la période de sécheresse. Ces résultats n'apportent pas de contre-indication à la réalisation de brûlages dirigés au printemps, à condition qu'ils soient réalisés dans le respect de certaines bonnes pratiques, comme la prise en compte et la protection contre des charges de combustible localement importantes (par ex. arbustes). Cependant, la richesse, la composition et l'abondance des espèces du sous-bois ont été fortement influencées par le brûlage à court terme et ne sont pas retournées à l'état initial après trois ans, bien qu'elles s'en rapprochent. Des brûlages fréquents, pourraient empêcher la recolonisation et provoquer des changements plus importants dans la composition spécifique.

# Etude préliminaire sur l'influence d'un brûlage dirigé sur de jeunes *Pinus nigra* subsp. *laricio* : transferts de chaleur et vitalité des arbres

## 5.1. Introduction

L'étude réalisée dans la forêt de Cervello, en conditions réelles et sur des individus matures (22-50 ans), n'a pas montré de réponses significatives suite au brûlage dirigé, à court et à long terme. L'épaisseur de l'écorce et la hauteur des branches semblent protéger les arbres d'un stress thermique (Kayll, 1963). Les jeunes individus, qui possèdent une écorce peu développée et de nombreuses branches basses, sont susceptibles de subir des dommages beaucoup plus importants. Pour une gestion durable des forêts, et notamment des parcelles en régénération, il est essentiel de comprendre les effets causés par un brûlage dirigé sur les différentes classe d'âges. Une étude précédente en pépinière (Ferrat *et al.*, 2010) s'est intéressée à déterminer l'étagement de la température entre le sol et le houppier et a étudié des impacts physiologiques (fluorescence chlorophyllienne) à court terme (8 j) sur de jeunes individus, théoriquement plus sensibles. Afin de compléter ces résultats, une expérimentation a été réalisée sur de jeunes individus en pépinière, afin de mieux contrôler les conditions expérimentales et d'avoir une plus grande homogénéité (âge des arbres, répartition du combustible). Nous nous sommes également placé dans des conditions limites : avec une charge de litière susceptible de causer des dommages (Ferrat *et al.*, 2010) et au début de l'été. Lors de cette expérimentation préliminaire à petit budget, réalisée sur un faible nombre d'individus, différents outils complémentaires ont été utilisés : (a) fluorescence chlorophyllienne, (b) flux de sève et (c) **pourcentage de perte de conductivité par coloration du xylème (PSX)**. La croissance en diamètre et en hauteur et le taux de roussissement des aiguilles ont également été suivis. Le brûlage dirigé a été caractérisé grâce à des mesures de température à la base du tronc, à l'extérieur et à l'intérieur du tronc

ainsi qu'au niveau du feuillage (1 m). Nous nous attacherons à répondre aux questions suivantes :

- ➔ Quelle est l'intensité des transferts de chaleur au travers de l'écorce et dans le tronc sur de jeunes individus ?
- ➔ Quels sont les effets d'un brûlage dirigé de début d'été sur la physiologie de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* ?
- ➔ Le brûlage dirigé a-t-il une influence sur la résistance de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* à la sécheresse ?
- ➔ Les jeunes sont-ils plus sensibles que les individus matures ?

Nous émettons l'hypothèse qu'il y aura une réduction du flux de sève, de la conductivité du xylème au niveau des branches et de l'efficacité du **photosystème II (PSII)** après le brûlage dirigé. Nous supposons que les transferts de chaleur sous l'écorce seront supérieurs aux seuils létaux (pour les tissus) observés dans la littérature et à ceux mesurés dans la forêt de Cervello. Nous supposons également que le stress thermique va perturber la croissance et causer une mortalité importante. Cette expérimentation a également pour objectif de tester des indicateurs qui pourront ensuite être mis en place à plus grande échelle.

## 5.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de R 3.3.2 pour Linux ([R Core Team, 2016](#)). Les différences entre les deux traitements pour les flux de sève journaliers, les paramètres d'échanges gazeux, la perte de conductance et le taux de croissance des arbres ont été testées avec des ANOVA à un facteur et des tests de Tukey quand la normalité et l'homoscédasticité étaient vérifiées (par des tests de Shapiro-Wilk et de Levene). Le cas échéant, des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon ont été utilisés ([Crawley, 2007](#)). Le seuil de significativité a été établi à  $P \leq 0,05$ . Les relations entre le flux de sève des arbres brûlés et témoins ont été testées à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman, ce dernier a été choisi parce que la relation entre le flux de sève des arbres est non-linéaire et monotone. Concernant le **PSX**, la différence entre les traitements a été testée grâce à des tests de Student ([Crawley, 2007](#)).

## 5.3. Résultats

### 5.3.1. Paramètres météorologiques

Pendant l'été, la température moyenne est de 24,2°C, l'hiver elle est de 10,5°C (Fig. 32a), le minimum observé est -0,9°C en janvier 2016 et le maximum 32,4°C en juin 2015. Les précipitations sont très faibles pendant l'été (11,5 mm pendant la saison), elles sont plus importantes pendant l'automne et l'hiver (220 et 225 mm, respectivement). La hauteur totale de pluie pendant l'expérimentation (21 mai 2014-30 avril 2015) est de 680 mm (Fig. 32b). Le VPD montre des pics particulièrement importants ( $\approx 4$  kPa) pendant l'été, pendant l'hiver il est généralement inférieur à 1 kPa.

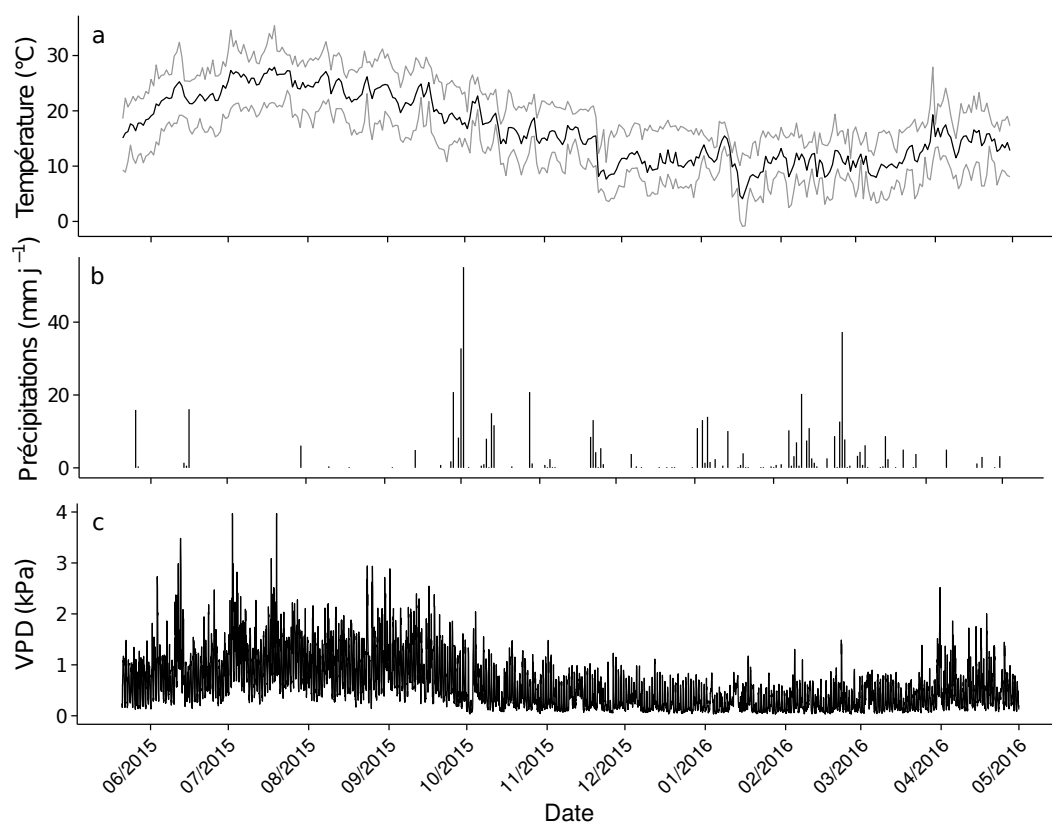


FIG. 32. – Température (°C) journalière moyenne (courbe noire), minimale et maximale (courbes grises ; a), précipitations journalières (mm.j<sup>-1</sup> ; b) et VPD (kPa ; c), entre le 21 mai 2015 et le 30 avril 2016. Données Météo France, enregistrées à l'aéroport d'Ajaccio.

### 5.3.2. Caractéristiques du brûlage dirigé

Le brûlage dirigé a été réalisé le 26 juin 2015 entre 9h30 et 10h30 avec une charge de combustible (aiguilles) au sol de 500 g.m<sup>-2</sup>. Le jour précédent le brûlage dirigé, la tempé-

rature et l'humidité relative moyenne étaient de 23,2°C et de 62,5%. Pendant le brûlage dirigé, la température et l'humidité relative étaient de 25,5°C et de 63%. L'intensité de la ligne de feu a été estimée à environ 135 kW.m<sup>-1</sup>, d'après l'équation de [Byram \(1959\)](#). Les flammes étaient généralement petites ( $\approx 30$  cm) mais le feu est tout de même monté sur le houppier de certains arbres (1214, 1216, 1206, 1225, 1215, 1208). La température maximale moyenne mesurée à la base des troncs est de 782°C, à un mètre du sol elle n'est plus que de 261°C. Les transferts de chaleur au travers de l'écorce ont été importants, au niveau du cambium la température maximale moyenne est de 82,4°C avec un temps de résidence ( $> 60^\circ\text{C}$ ) compris entre 48 et 450 s et au niveau de la moelle la température est comprise entre 43,7 et 54,3°C (Tableau XII). Le délai entre la température maximale au niveau de l'écorce et au niveau du cambium est très faible (40 s en moyenne), alors que la moelle a mis en moyenne 18 min pour atteindre sa température maximale. Deux exemples de l'évolution de la température mesurée à la surface de l'écorce (à 20 cm du sol), à 1 m de hauteur, au niveau du cambium et au niveau de la moelle sont présentés figure 33.

TABLEAU XII. – Températures maximales à la surface de l'écorce à la base du tronc, à 1 m de hauteur, au niveau du cambium et au niveau de la moelle, temps de résidence à une température  $> 60^\circ\text{C}$  au niveau du cambium, temps nécessaire pour atteindre le pic de température au niveau du cambium et de la moelle.

Arbre	Température maximale (°C)				Temps de résidence > 60°C (s)	Temps pour atteindre le pic (s)	
	Ecorce	1m	Cambium	Moelle		Cambium	Moelle
1212	830	218,1	84,30	44,96	48	7	1215
1233	788	569,3	83,00	51,52	319	36	870
1230	736	138,2	85,70	54,25	450	82	768
1228	721	196,4	91,20	49,92	444	37	1337
1210	838	184,4	67,62	43,73	99	39	1308
1216	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

### 5.3.3. Roussissement des aiguilles

Après le brûlage dirigé, presque la moitié (16 sur 35) des arbres brûlés ont plus de 75% de leurs aiguilles roussies, 11 ont entre 50 et 75% d'aiguilles roussies et les 8 autres entre 25 et 50% (Tableau XIII et Fig. 34). Ces taux sont restés constants jusqu'au mois d'octobre, au printemps suivant (avril 2016), le nombre d'arbres avec un taux d'aiguilles roussies  $> 50\%$  a diminué, de 27 à 18 pins. A cette date, 8 des arbres dont le taux de roussissement est  $> 75\%$  sont morts (Fig. 34). Les branches roussies se situent principalement à la base des arbres, sur certaines la totalité des aiguilles ainsi que le bourgeon terminal sont morts.

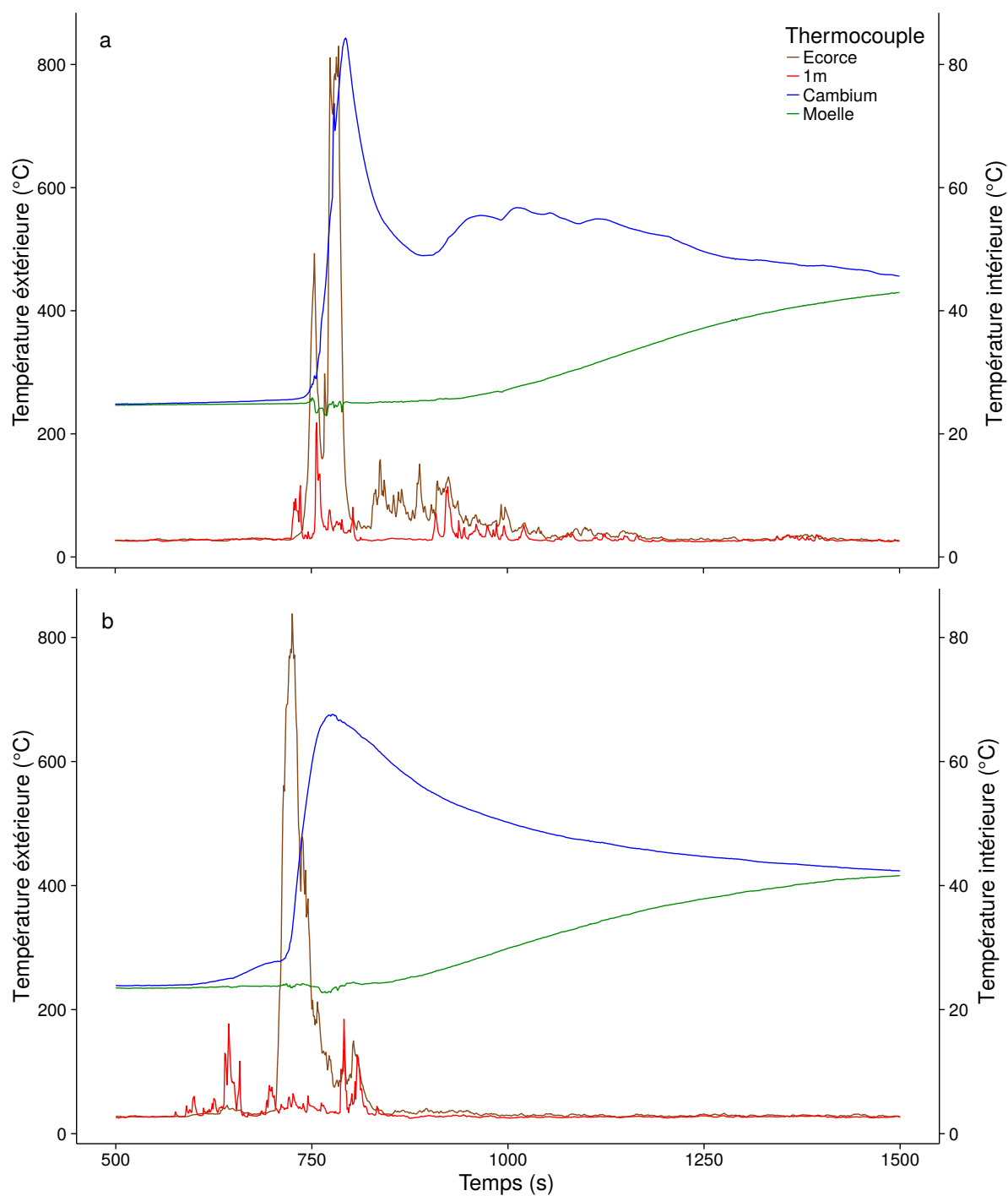


FIG. 33. – Températures mesurées lors du brûlage dirigé à la surface de l'écorce (à 20 cm du sol), à 1 m de hauteur, au niveau du cambium et au niveau de la moelle, pour l'arbre 1212 (a) et l'arbre 1210 (b).

### 5.3 Résultats

Concernant les arbres témoins, ils ont tous conservé un taux de roussissement < 25% pendant la durée de l'expérimentation.

TABLEAU XIII. – Taux de roussissement des aiguilles des arbres brûlés.

Taux	Nombres d'arbres par taux d'aiguilles roussies			
	09/07/2015	28/07/2015	16/10/2015	15/04/2016
< 25%	0	0	0	2
25-50%	8	8	8	15
50-75%	11	11	11	8
>75%	16	16	16	10

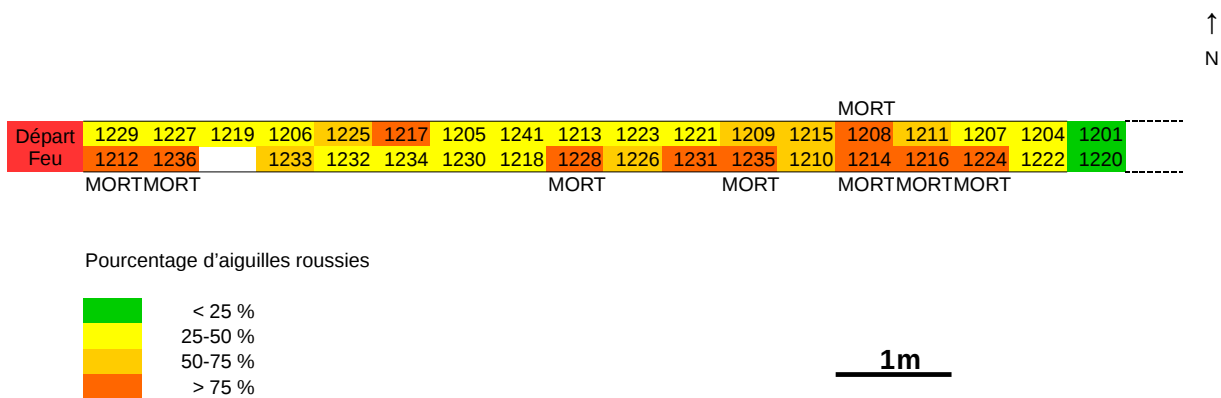


FIG. 34. – Plan de la disposition des arbres brûlés, présentant le pourcentage d'aiguilles roussies et les arbres morts le 15 avril 2016.

#### 5.3.4. Flux de sève

Pour la période pré-brûlage dirigé (21 mai 2015-25 juin 2015), les arbres brûlés et le témoin présentent des variations journalières similaires malgré des différences d'amplitude. La valeur maximale de flux est plus importante pour l'arbre témoin que pour les brûlés ( $\approx 1,5 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  contre  $\approx 1 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ; Fig. 35). A partir du mois d'août, les courbes du  $\Delta T$  mesuré pour les trois arbres brûlés présentent un comportement différent (Fig. 36), les valeurs les plus importantes sont mesurées la journée et non la nuit. Ce comportement n'a pas été observé sur l'arbre témoin. Concernant l'arbre 1228, des variations du  $\Delta T$  sont toujours présentes fin avril 2016 alors que l'arbre est mort. De ce fait, les données postérieures au mois de juillet sont inexploitable.

Du fait de ces différences entre les arbres des deux parcelles et pour pouvoir comparer le flux, nous avons normalisé les flux des arbres témoins et brûlés (Meinzer *et al.*, 2004). Le flux journalier ( $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ) des arbres de chaque parcelle a été divisé par sa valeur journalière moyenne pour la période pré-brûlage (entre le 21 mai 2015 et le 25 juin 2015). Les valeurs moyennes de flux de sève des arbres 1230 ; 1228 ; 1210 et 223 pour cette période sont 2,38 ; 2,78 ; 3,46 et 5,25  $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{j}^{-1}$ , respectivement. Les deux semaines qui ont précédé le brûlage dirigé, tous les arbres présentent un flux normalisé similaire, la semaine suivante il est légèrement supérieur pour l'arbre témoin, mais cette différence n'est pas significative ( $P > 0,05$ ). A partir de la deuxième semaine suivant le brûlage et jusqu'à la cinquième semaine, les arbres brûlés présentent un flux inférieur à celui du témoin (Fig. 37).



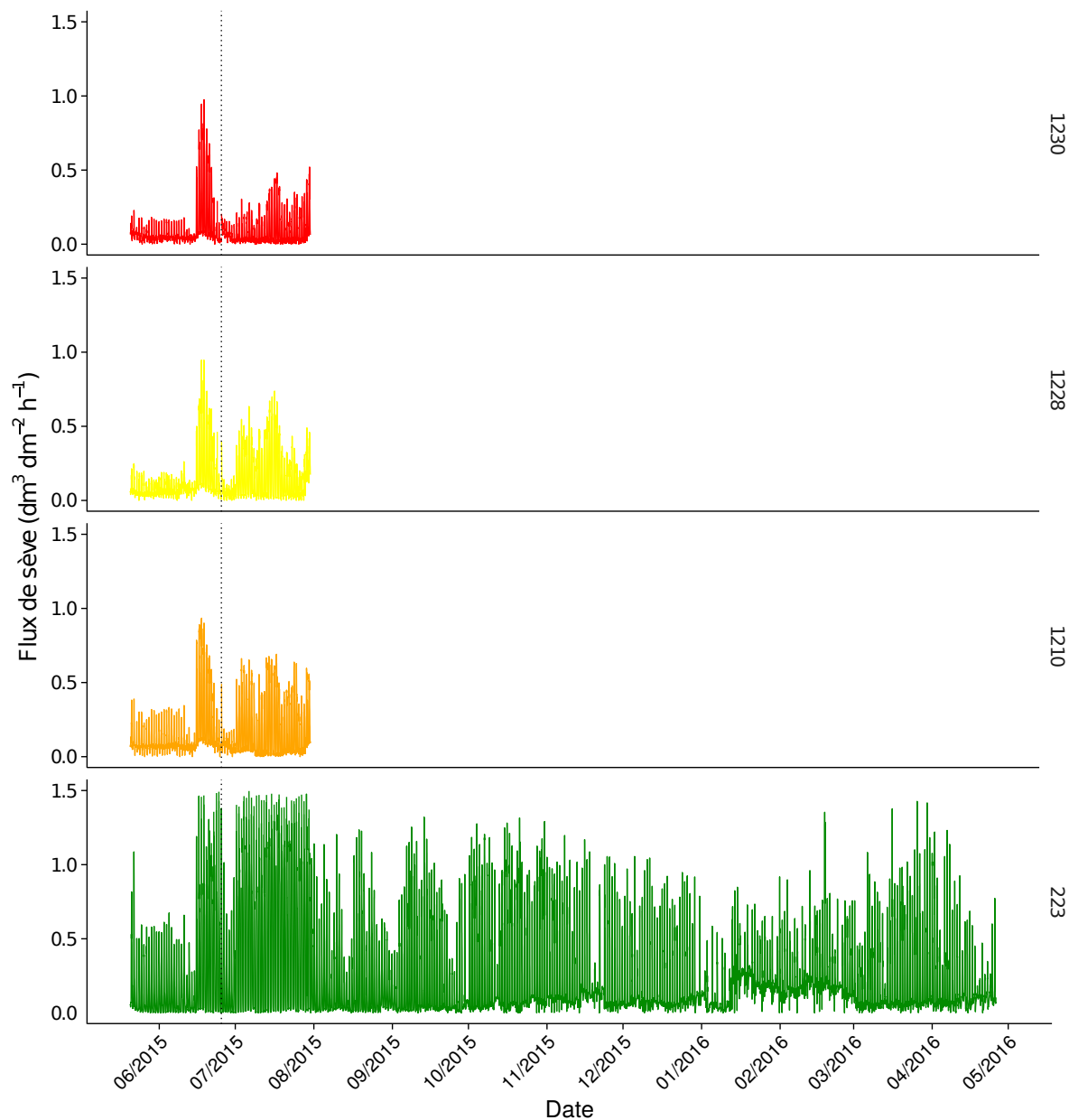


FIG. 35. – Variations du flux de sève ( $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ) entre le 21 mai 2015 et le 30 avril 2016, pour les arbres brûlés (1230, 1228 et 1210) et le témoin (223). Pour les arbres brûlés, les mesures s'arrêtent le 31 juillet 2015 en raisons d'un problème technique (voir texte p. 83). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

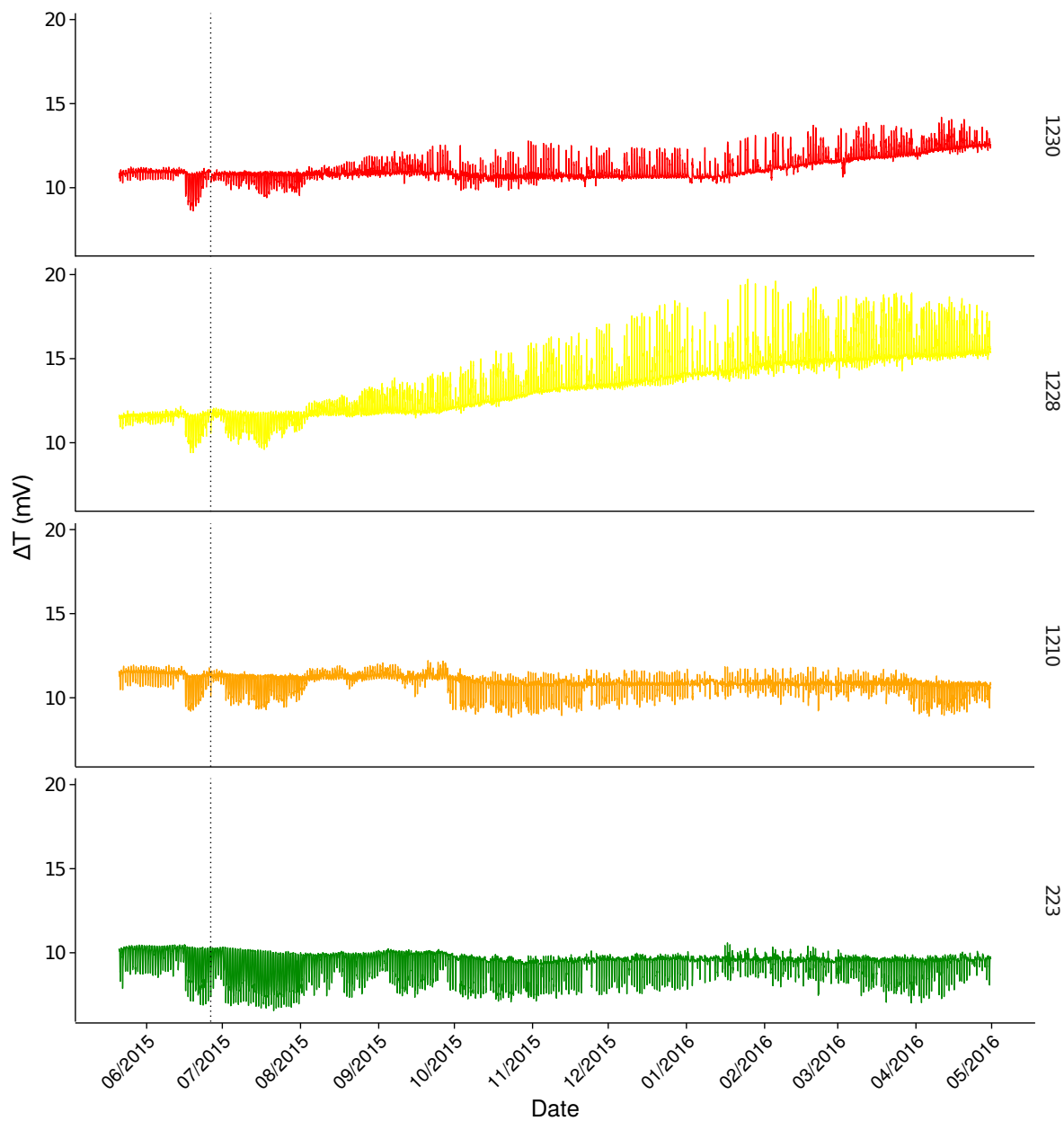


FIG. 36. – Variations du signal des capteurs TDP entre le 21 mai 2015 et le 30 avril 2016, pour les arbres brûlés (1230, 1228 et 1210) et le témoin (223). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

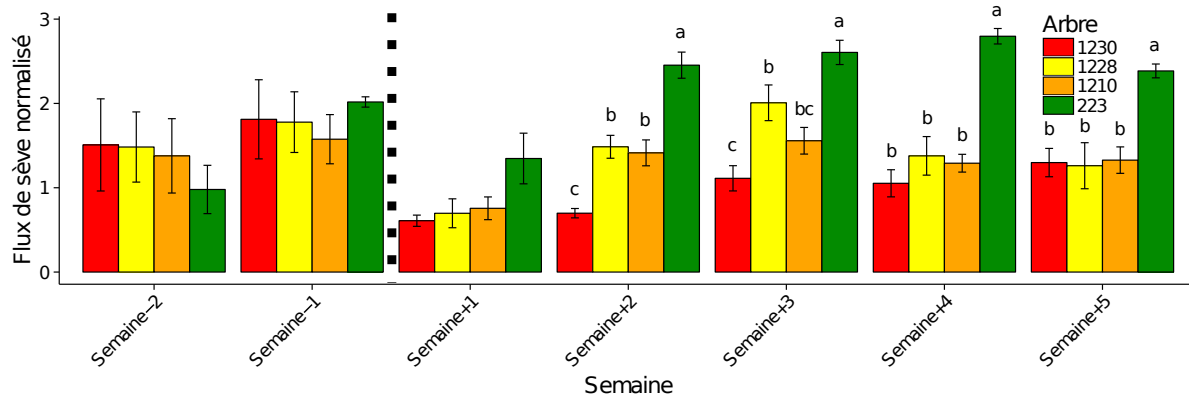


FIG. 37. – Flux de sève normalisé pour les arbres brûlés (1230, 1228 et 1210) et le témoin (223). Les histogrammes représentent la valeur moyenne par semaine du flux journalier, normalisé par la valeur moyenne pré-brûlage dirigé. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les dates sont signalées par des lettres différentes ( $P < 0,05$ ). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

### 5.3.5. Fluorescence chlorophyllienne

Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne des arbres témoins ont subi peu de variations entre les dates de mesures ( $P < 0,05$ ). Le  $\Phi_{PSII}$  est compris entre 0,53 et 0,60 (Fig. 38a). Le  $F_v/F_m$  varie entre 0,84 et 0,87 (Fig. 38b). Le  $qP$  est compris entre 0,73 et 0,77 (Fig. 38c). Le  $NPQ$  varie entre 0,91 et 1,51 (Fig. 38d). Concernant les arbres brûlés, juste après le brûlage dirigé (le même jour pour  $\Phi_{PSII}$  et 3 jours plus tard pour  $F_v/F_m$ ), les valeurs de  $\Phi_{PSII}$  et  $F_v/F_m$  sont devenues significativement inférieures à celles des arbres témoins ( $P < 0,05$ ; Fig. 38). Après quelques jours (le 09 juillet 2015), il n'y avait plus de différences significatives entre les deux traitements, et cela jusqu'à la fin du suivi. Une diminution de  $qP$  et une augmentation de  $NPQ$  ont été observées immédiatement après le brûlage dirigé, mais ces dernières ne sont pas significatives. En octobre 2015, les valeurs de  $\Phi_{PSII}$ ,  $F_v/F_m$  et  $qP$  ont légèrement diminué pour les arbres brûlés, l'erreur type est particulièrement importante à cette date. Si on regarde les données arbre par arbre (Fig. 39), on observe une diminution de  $\Phi_{PSII}$ ,  $F_v/F_m$  et  $qP$  en octobre 2015 pour trois arbres (1236, 1228 et 1208; Fig. 39 a-b). Cette baisse a été particulièrement forte pour deux d'entre eux (1236 et 1208), avec un  $\Phi_{PSII} < 0,15$  et un  $F_v/F_m < 0,25$ . Ces 3 arbres sont morts pendant les 6 mois suivants.

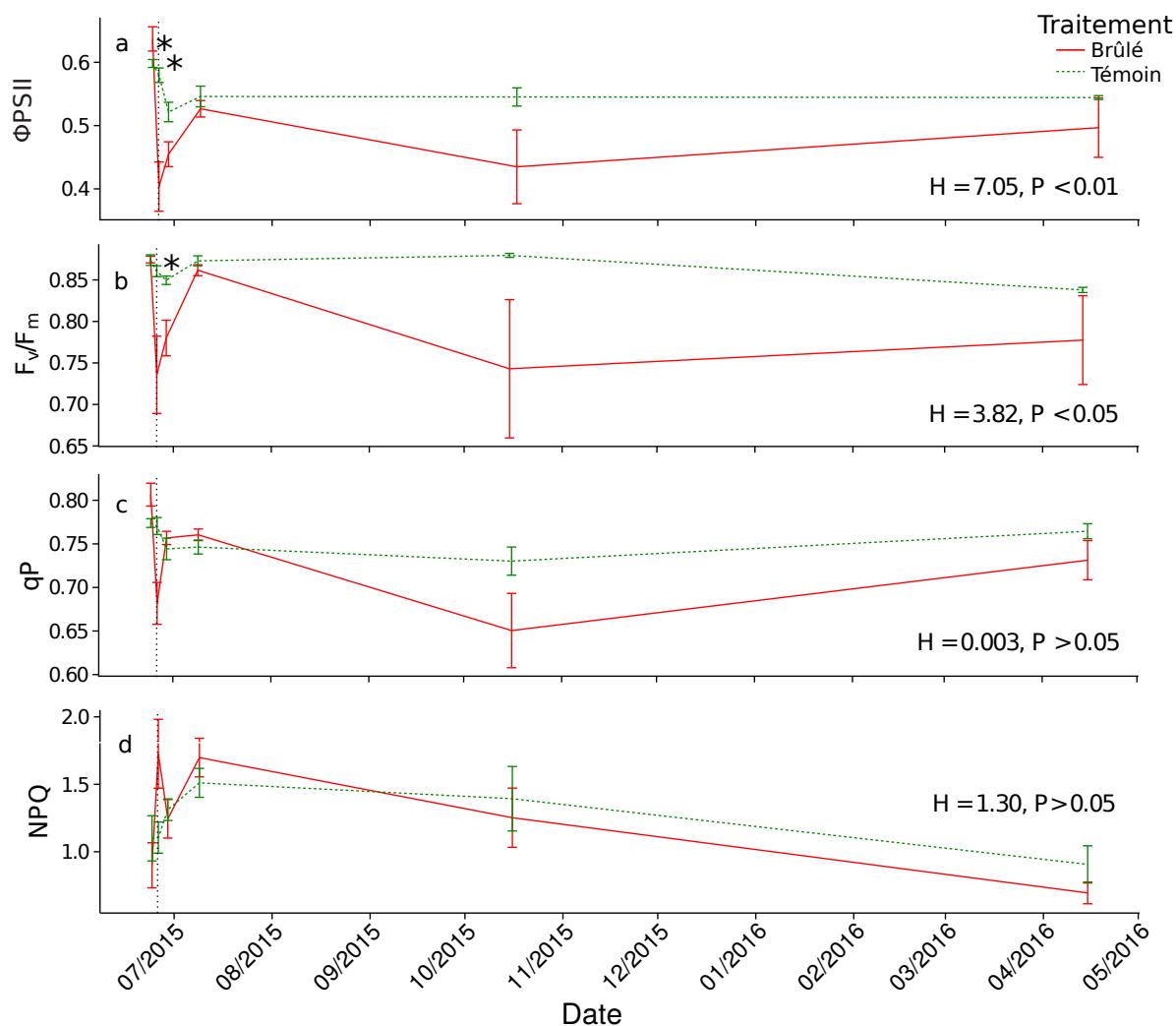


FIG. 38. – Valeurs moyennes du  $\Phi_{PSII}$  (a),  $F_v/F_m$  (b), qp (c) et NPQ (d). Ces paramètres sont sans unité. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les différences significatives entre les traitements sont signalées par des astérisques (P < 0,05). La ligne verticale en pointillés représente la date du brûlage dirigé.

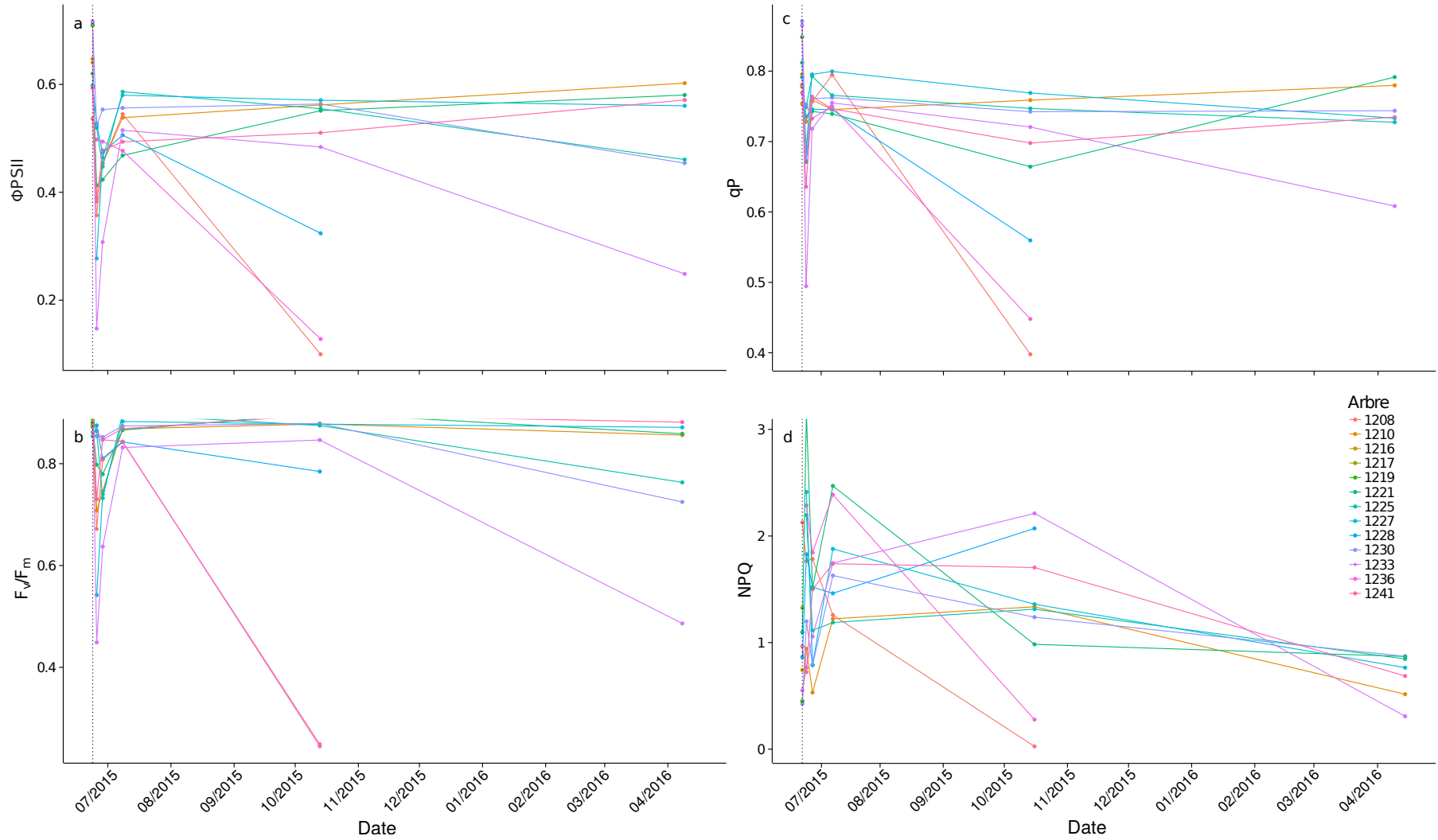


FIG. 39. – Valeurs du  $\Phi_{PSII}$  (a),  $F_v/F_m$  (b),  $qP$  (c) et  $NPQ$  (d) pour les arbres brûlés. Les arbres 1236, 1228 et 1208 sont morts entre octobre 2015 et avril 2016.

### 5.3.6. Perte de conductivité

Deux semaines après le brûlage dirigé (09 juillet 2015), les arbres témoins présentent un **PSX** significativement inférieur à celui des arbres brûlés (65,3 et 38,7%, respectivement ; Tableau XIV). Pour les deux dates suivantes, le **PSX** est similaire entre les arbres des deux traitements ( $\approx 63\%$  le 28 juillet 2015 et  $\approx 40\%$  le 08 octobre 2015 ; Tableau XIV). Le **PSX** des arbres témoins varie entre 39 et 67% et celui des arbres brûlés entre 39 et 65%, mais ces variations temporaires ne sont pas significatives ( $P > 0,05$ ) pour les arbres des deux traitements. Un exemple de coloration et du traitement d'image associé est présenté figure 40.

TABLEAU XIV. – Valeurs moyennes du **PSX** ( $\% \pm$  erreur standard) pour les différentes dates de mesures et résultats des tests t de Student entre les deux traitements.

Date	Traitement		t	P
	Brûlé	Témoin		
09/07/2015	65,3±6,7	38,7±7,8	2,58	< 0,05
28/07/2015	60,6±9,2	66,7±16,8	-0,32	> 0,05
08/10/2015	39,1±11,2	41,4±11,0	-0,14	> 0,05

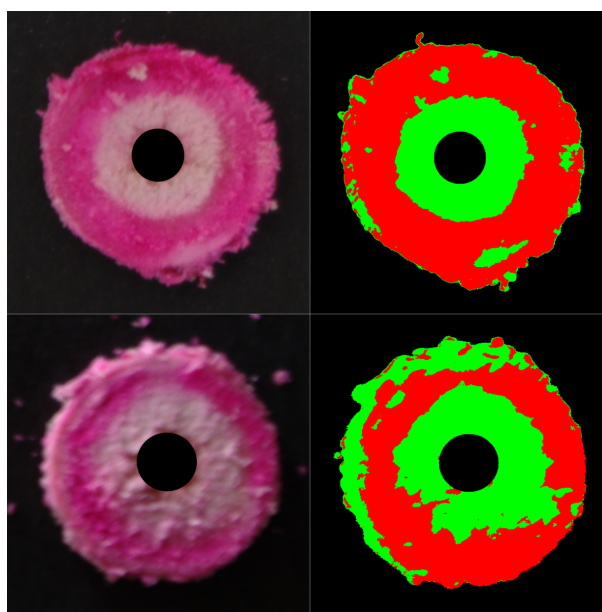


FIG. 40. – Coloration des branches et traitement des images utilisés pour déterminer le **PSX** ; en haut : arbre 231 le 09 juillet 2015, **PSX** de 32% ; en bas : arbre 1231 le 08 octobre 2015, **PSX** de 49%.

### 5.3.7. Croissance

Au début de l'étude (avril 2014), le diamètre moyen des arbres était de 33,8 mm pour les brûlés et de 31,6 mm pour les témoins, la hauteur moyenne était de 2,5 m pour les brûlés et de 2,4 m pour les témoins. Pour la période pré-brûlage dirigé (2014-2015), le taux de croissance en diamètre et en hauteur est similaire pour les arbres des deux traitements ( $P > 0,05$ ; Tableaux XV et XVI), la croissance en diamètre est d'environ 18%, celle en hauteur d'environ 10%. Après le brûlage dirigé (période 2015-2016), la croissance en diamètre est plus faible pour les arbres brûlés que pour les arbres témoins (3,8% et 13,0%, respectivement;  $P < 0,001$ ), la croissance en hauteur est également plus faible pour les arbres brûlés que pour les arbres témoins (13,4% et 17,4%, respectivement;  $P < 0,01$ ).

TABLEAU XV. – Valeurs moyennes de la croissance en diamètre (%  $\pm$  erreur standard) pour les périodes 2014-2015 et 2015-2016, résultats des tests de Wilcoxon entre les deux traitements.

Période	Traitement		W	P
	Brûlé	Témoin		
2014-2015	18,0 $\pm$ 1,0	17,3 $\pm$ 1,0	566	> 0,05
2015-2016	3,8 $\pm$ 0,7	13,0 $\pm$ 0,8	76	< 0,001

TABLEAU XVI. – Valeurs moyennes de la croissance en hauteur (%  $\pm$  erreur standard) pour les périodes 2014-2015 et 2015-2016, résultats des tests Wilcoxon entre les deux traitements.

Période	Traitement		W	P
	Brûlé	Témoin		
2014-2015	10,8 $\pm$ 1,3	9,9 $\pm$ 1,1	373,5	> 0,05
2015-2016	13,4 $\pm$ 1,5	17,4 $\pm$ 0,9	312,5	< 0,01

## 5.4. Discussion

Malgré le faible échantillonnage (qui a été imposé par des raisons budgétaires), cette étude préliminaire a fourni des enseignements sur la méthodologie testée ainsi que sur les dommages subis par de jeunes individus suite à un brûlage dirigé.

Le flux de sève de l'arbre témoin a montré peu de variations saisonnières (Fig. 35), les conditions météorologiques (température et VPD élevés; Fig. 32) favorisant un flux élevé l'hiver. En été, malgré des conditions très sèches et l'absence d'irrigation, l'arbre ne présente pas de diminution importante de flux, comme cela a été observé pour les arbres de



la forêt de Cervello. Un apport d'eau involontaire aurait pu causer cet effet, par exemple par l'arrosage de zones voisines. La présence d'une rivière à proximité a également pu augmenter la teneur en eau du sol.

Le PSX moyen des arbres témoins est compris entre 39 et 67% (Tableau XIV). Des valeurs similaires de pourcentage de perte de conductivité ont été observées durant des mois d'été pour différentes espèces (*Fraxinus americana* L., *Acer rubrum* L. et *Picea rubens* Sarg.), avec une influence de l'heure de prélèvement, la perte de conductivité étant généralement plus importante l'après-midi qu'à l'aube (Zwieniecki & Holbrook, 1998). Lors de notre expérimentation, les branches ont été coupées en fin de matinée, donc à une période où le PSX est susceptible d'être important. Une augmentation du PSX peut être la résultante d'un phénomène de cavitation causé par un déficit hydrique (Tyree & Sperry, 1989), au contraire une diminution peut s'expliquer par un re-remplissage des vaisseaux embolisés (Cochard *et al.*, 2001), qui est possible quand la pression du xylème devient positive ou faiblement négative (Holbrook & Zwieniecki, 1999; Cochard *et al.*, 2001; Holbrook *et al.*, 2001). Des différences très importantes ont été observées entre les différents arbres pour une même date et entre les différentes mesures sur un même individu. Ces mesures nécessitant la coupe de la branche, il n'a pas été possible de réaliser un suivi temporel sur une même branche et des différences importantes d'une branche à l'autre, sur un même arbre peuvent influencer les résultats. Ces variations importantes rendent difficile l'interprétation des données et empêchent de déterminer une valeur de conductivité hydraulique représentative de l'ensemble des arbres.

Les valeurs des paramètres de fluorescence chlorophyllienne des arbres témoins sont restées stables (Fig. 38), avec des valeurs (par ex.  $F_v/F_m > 0,83$ ) qui sont le signe d'absence de stress, à la fois l'hiver et l'été (Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008).

Malgré un climat plus sec et plus chaud que celui de la zone de répartition naturelle de *P. nigra* subsp. *laricio* (Quézel & Médail, 2003; Rameau *et al.*, 2008), les mesures de flux de sève et de fluorescence chlorophyllienne ont permis de montrer que les pins ont présenté les signes d'une bonne vitalité tout au long du suivi.

Le brûlage dirigé a été réalisé au début de l'été et avec une charge de combustible susceptible d'impacter négativement la physiologie des pins (Ferrat *et al.*, 2010). L'intensité de la ligne de feu ( $135 \text{ kW.m}^{-1}$ ) est très proche de celle observée par Ferrat *et al.* (2010) qui était de  $112 \text{ kW.m}^{-2}$  avec la même charge de combustible. La combustion du tapis d'aiguilles a été quasiment totale ( $\approx 95\%$ ) alors que pendant le brûlage dirigé dans la forêt de Cervello, seulement 40% de la litière a brûlé. Cette différence peut s'expliquer par la structure du combustible, qui était aéré à la pépinière alors qu'il était tassé et en cours de décomposition dans la forêt.

Le délai entre les pics de température de l'extérieur vers le cambium a été particuliè-

rement court (40 s), cela peut s'expliquer par la faible épaisseur de l'écorce (< 2 mm). La température maximale au niveau du cambium est comprise entre 67 et 91°C, avec un temps de résidence à une température supérieure à 60°C compris entre 48 et 450 s (Tableau XII et Fig. 33). Le feu et les transferts de chaleur sont relativement homogènes sur toute la zone brûlée, en raison d'un vent faible et constant. Malgré les températures atteintes, tous les arbres ont survécu pendant au moins quatre mois après le brûlage dirigé. Pendant les six mois suivants, 8 arbres (sur les 35) sont morts. Se pose alors la question du temps nécessaire pour que la mort de l'arbre soit effective. [Ducrey et al. \(1996\)](#) fait état de mortalité un à cinq mois après le traitement, [Stephens & Finney \(2002\)](#), sur des brûlages dirigés, et [Catry et al. \(2010\)](#), sur des feux de végétation, ont observé la mort d'arbres pendant trois à quatre ans après le traitement.

Le pourcentage d'aiguilles roussies a été particulièrement important (Tableau XIII), il est resté stable pendant plusieurs mois à cause de l'absence ou de la faible quantité de nouvelles pousses. La formation des aiguilles se déroule entre l'été et le début de l'automne ([Riou-Nivert, 1996](#) et observations personnelles), mais une partie importante des aiguilles en développement sont mortes suite au brûlage dirigé. La diminution du pourcentage d'aiguilles roussies en avril 2016 n'est pas dû à la pousse de nouvelles aiguilles, mais à la chute d'une partie des aiguilles mortes.

La mort des aiguilles peut être imputée à différents facteurs, une température importante avec un taux de résidence suffisant au niveau des aiguilles est susceptible de causer un stress thermique létal pour les cellules végétales ([Rosenberg et al., 1971](#); [Dickinson & Johnson, 2004](#)). Une température importante, au niveau du tronc, des branches ou des aiguilles peut également causer un phénomène de cavitation dans les vaisseaux conducteurs de sève et ainsi rompre le continuum hydrique ([Michaletz et al., 2012](#)). Des dommages thermiques au niveau des racines sont peu probables, à cause de la faible pénétration de la chaleur dans le sol (67°C à 1 cm de profondeur contre 715°C au niveau du sol; [Ferrat et al., 2010](#)). Un stress thermique direct est probablement responsable d'une partie importante du taux de roussissement puisque les branches basses ont été les plus touchées.

Le pourcentage de roussissement des aiguilles est fortement corrélé avec la probabilité qu'ont les individus de mourir ([Botelho et al., 1998a,b](#); [Stephens & Finney, 2002](#); [Catry et al., 2010](#)). Toutefois, cette relation peut fortement varier d'une espèce à l'autre, par exemple, avec 50% d'aiguilles roussies, *Pinus pinea* L. n'aura que très peu de chances de mourir, alors que *P. halepensis* et *P. pinaster* auront une probabilité de mourir > 50% ([Rigolot, 2004](#); [Catry et al., 2010](#)). Sur *P. nigra*, [Ordóñez et al. \(2005\)](#) ont observé un taux de survie > 50% pour des pins dont plus de 75% du houppier a roussi suite à un feu, ces résultats ainsi que les nôtres semblent montrer une bonne résistance de *P. nigra* à un taux de roussissement élevé. Les arbres qui ont un DHP faible et une écorce fine (les deux étant for-

tement corrélés) présentent également une probabilité plus importante de mourir (Botelho *et al.*, 1998b; Catry *et al.*, 2010). Pour nos résultats, nous n'avons pas observé d'influence du diamètre ou du pourcentage d'aiguilles roussies sur la mortalité des arbres ( $P > 0,05$ ); on note toutefois la mort de quatre arbres voisins (1214, 1216, 1224 et 1208; Fig. 34), cela pourrait s'expliquer par une combustion importante du houppier de ces arbres, ou d'un voisin, lors du brûlage. Cependant, quatre autres arbres qui ont subi une combustion importante du houppier ont survécu. Les dommages directs au niveau du feuillage ne semblent pas être le seul facteur causant la mort des individus. La surveillance au niveau du tronc paraît donc nécessaire afin de mieux appréhender les effets d'un brûlage dirigé.

Le mois précédant le brûlage dirigé, les arbres des deux traitements présentent des variations journalières du flux de sève similaires. Deux semaines après le brûlage dirigé, les arbres brûlés présentent un flux normalisé inférieur à celui du témoin (Fig. 37), cela peut avoir été causé par des dommages au niveau du xylème qui peut avoir subi un phénomène de cavitation en raison de la température atteinte dans le tronc ou dans les branches (Ducrey *et al.*, 1996; Balfour & Midgley, 2006). La diminution importante de la surface foliaire peut également engendrer une diminution du flux de sève (Renninger *et al.*, 2013). Nos résultats montrent à la fois une température élevée au niveau du tronc et un pourcentage d'aiguilles roussies important. A partir du mois d'août 2015, le  $\Delta T$  enregistré est devenu non représentatif de la vitesse du flux et inexploitable (Fig. 36). Ce problème est probablement dû à une rétractation du bois causée par la déshydratation des arbres, les capteurs n'étaient donc plus complètement en contact avec le duramen et la présence d'air et d'humidité entre les capteurs et le bois aurait pu fausser les mesures enregistrées (Communication personnelle, M. van Bavel, PDG de Dynamax Inc., Houston, TX, USA). Après quelques mois (mars-avril 2016), le  $\Delta T$  d'un des arbres brûlés (1210) retrouve un comportement normal (Fig. 36), probablement en raison d'une réhydratation du tronc et d'une reprise du flux de sève.

Quelques jours après le brûlage dirigé, les arbres brûlés présentent un PSX significativement plus important que les témoins, cela peut s'expliquer par la cavitation de vaisseaux du xylème suite à un stress thermique (Balfour & Midgley, 2006; Michaletz *et al.*, 2012). Comme pour les arbres témoins, des différences importantes ont été observées entre les arbres et les dates de mesures, les amplitudes sont plus marquées pour les arbres brûlés que pour les témoins. Il n'est pas possible d'établir un lien avec le PSX et la mortalité, sur les 10 arbres suivis, un seul est mort (1214).

La physiologie des feuilles peut être impactée lors d'un brûlage dirigé de manière directe, par un stress thermique (Méthy *et al.*, 1997; Dreyer *et al.*, 2001) ou de manière indirecte en raison de dommages causés au niveau des tissus conducteurs (Ducrey *et al.*, 1996). Une étude précédente (Ferrat *et al.*, 2010) sur de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* a mis en

évidence des dommages des centres réactionnels du PSII (diminution du  $F_v/F_m$ ) après un brûlage dirigé pour des charges  $\geq 500 \text{ g.m}^{-2}$ . Lors de notre expérimentation, une diminution temporaire des performances du PSII a été observée immédiatement après le brûlage dirigé. Ces dommages ont probablement été causés par un stress thermique direct au niveau du feuillage, les mesures ont été réalisées sur des branches situées à environ 1,70 m et donc probablement soumises à une température importante bien que non létale (max.  $88^\circ\text{C}$  à 1,5 m et  $67^\circ\text{C}$  à 2 m dans Ferrat *et al.*, 2010). En effet, une température comprise entre  $45$  et  $50^\circ\text{C}$  est susceptible d'avoir un impact négatif sur l'activité du PSII (Méthy *et al.*, 1997; Dreyer *et al.*, 2001).

La diminution des performances de PSII que nous avons observé est en accord avec de précédentes expérimentations de brûlages dirigés en forêt sur *P. nigra* subsp. *laricio*, où la concentration en pigments (chlorophylle a et b) a diminué au niveau d'aiguilles prélevées à 2 m de hauteur (Cannac *et al.*, 2007a).

La diminution de l'activité de PSII a probablement été causée par une inhibition de la réparation des photodommages du PSII, via l'augmentation de la production d' $\text{H}_2\text{O}_2$  (qui inhibe la synthèse des protéines et les réparation de PSII) ou par une diminution de l'activité de la Rubisco activase (Murata *et al.*, 2007). Le retour à des valeurs similaires à celles des témoins peut s'expliquer par des réparations du PSII, probablement par l'action de composés phénoliques et par l'arrêt de l'inhibition de la Rubisco activase (Evans, 1989; Murata *et al.*, 2007) mais aussi par l'intermédiaire d'autres mécanismes, tel que la phosphorylation mitochondriale, la synthèse de protéines de réparation ou l'utilisation de la glycine bêtaïne (Allakhverdiev *et al.*, 2008; Farooq *et al.*, 2011).

En octobre 2015, l'efficacité du PSII a fortement diminué pour trois arbres (Fig. 39), ces arbres sont morts dans les six mois suivants, soit entre 4 et 10 mois après le brûlage dirigé. Une étude précédente sur de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* a également montré une forte diminution du  $F_v/F_m$  sept semaines avant la mort des individus, pour des charges de combustible (aiguilles) de 500 à 1 000  $\text{g.m}^{-2}$  (données non publiées, communications personnelles avec L. Ferrat). Cinq autres arbres (qui ne sont pas suivis pour les mesures de fluorescence chlorophyllienne) sont morts pendant la même période. Cette diminution peut être expliquée par des dommages au niveau du PSII causés par une déshydratation des feuilles (Eastman & Camm, 1995; Bigras, 2005; Helenius *et al.*, 2005). Les autres arbres ont conservé des valeurs de  $\Phi_{\text{PSII}}$  et de  $F_v/F_m$  élevées à cette date, mais à partir d'avril 2016, trois arbres (1233, 1225 et 1230) présentent une diminution de la valeur de ces paramètres (avec  $\Phi_{\text{PSII}} < 0,5$  et  $F_v/F_m < 0,8$ ).

Le taux de croissance en diamètre et hauteur est devenu beaucoup plus faible pour les arbres brûlés que pour les témoins l'année suivant le brûlage dirigé (Tableaux XV et XVI), cela peut être expliqué par des dommages au niveau du cambium et du liber lors du brû-

lage dirigé et par l'important taux de roussissement des aiguilles. En effet, une diminution des performances photosynthétiques ou de la surface foliaire engendre une diminution de l'assimilation de carbone et donc de la croissance. Une réduction de la croissance dans un peuplement forestier est susceptible d'engendrer une perte financière directe mais aussi d'affaiblir les arbres, ce qui pourrait augmenter leur sensibilité aux ravageurs (Wallin *et al.*, 2003). Ces effets sur la croissance risquent de se produire à plus long terme en raison de la durée de vie des aiguilles (2-3 ans) et des dommages observés au niveau de certains bourgeons terminaux (des branches basses), plusieurs années seront probablement nécessaires pour retrouver une croissance stable (Girard *et al.*, 2012).

## 5.5. Conclusion

En dépit du faible échantillonnage, cette étude préliminaire a permis d'apporter des réponses aux questions posées. Malgré d'importants transferts de chaleurs dans le tronc et un pourcentage de roussissement des aiguilles élevé, le taux de mortalité a été faible (8 arbres sur 35 au bout de 10 mois). Les mesures de PSX ont montré d'importantes variations à la fois inter- et intra-individuelle. A cause de cette importante variabilité, ces premières mesures n'ont pas été concluantes et cette méthodologie ne pourra pas être appliquée lors d'une étude de terrain. Ces résultats ont montré une sensibilité importante de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio* à un brûlage dirigé, le flux de sève a diminué rapidement après le brûlage dirigé. Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne ont été impactés à très court terme, probablement en raison d'un stress thermique direct. A plus long terme, une diminution des performances du PSII n'a été observé que pour des mesures qui précédaient la sénescence des aiguilles et la mort de l'arbre. Ces mesures, et tout particulièrement  $\Phi$ PSII pourraient servir d'indicateur de stress et de sénescence pour des expérimentations futures.

Une étude plus poussée, avec un nombre de réplicats plus important, notamment pour les mesures de flux de sève, permettrait de mieux appréhender les effets du brûlage dirigé sur de jeunes individus, à court et long terme. L'utilisation de capteurs TDP-10 (Dynamax Inc., Houston, TX, USA) et les mesures de PSX ne semblent pas adaptées pour de futures expérimentations sur de jeunes *P. nigra* subsp. *laricio*, contrairement aux mesures de fluorescence chlorophyllienne qui représentent un outil pertinent.

Les jeunes pins se sont montrés plus sensibles que les individus matures, probablement en raison d'un feuillage plus bas ainsi que d'une écorce plus fine. Ces effets se sont répercutés sur la croissance des individus, montrant une altération du fonctionnement global des pins.



## Synthèse et perspectives

Ce travail sur *P. nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana* a permis de : a) suivre le cycle saisonnier des indicateurs de vitalité (utilisation de l'eau, de la lumière et du CO<sub>2</sub>) en fonction des conditions météorologiques, b) étudier les transferts de chaleur dans le tronc, c) mettre en évidence les effets des brûlages dirigés sur la physiologie de ce taxon et d) suivre la dynamique de recolonisation de la végétation post-brûlage dans une pinède méditerranéenne. Les informations obtenues ont permis d'approfondir les connaissances fondamentales sur l'espèce ainsi que de fournir des recommandations pour les gestionnaires forestiers.

Deux expérimentations de brûlages dirigés ont été réalisées sur deux sites, la première dans une forêt issue d'une régénération naturelle a permis de mettre en évidence les effets d'un brûlage dirigé sur la vitalité d'arbres matures ; la seconde, dans une pépinière en condition semi-contrôlées, a servi à tester la pertinence des outils et a apporté des informations sur la tolérance de jeunes individus.

*Pinus nigra* subsp. *laricio* var. *corsicana* ayant été peu étudié dans son aire de répartition naturelle, nous nous sommes tout d'abord attachés à identifier les réponses physiologiques des pins aux variations météorologiques sur une période de deux ans dans la forêt de Cervo. Cette étude a permis de fournir une analyse saisonnière inédite de l'utilisation de la lumière, de l'assimilation du carbone et du statut hydrique pour cette espèce.

Tous les paramètres suivis n'ont pas montré la même sensibilité aux variations des paramètres météorologiques. Le flux de sève a montré de fortes variations saisonnières, il est fortement influencé par le **déficit en pression de vapeur (VPD)**, mais la force de cette relation dépend de la stratégie des espèces (espèces conservatrices/dépendantes en eau ou tolérantes à la sécheresse) et de la morphologie du houppier (Anfodillo *et al.*, 1998; Baquedano & Castillo, 2006; Delzon, 2015). Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne sont restés relativement stables et leurs valeurs sont restées très proches des valeurs considérées comme optimales (Maxwell & Johnson, 2000). Les paramètres d'échanges gazeux ont montré peu de variations, à l'exception d'une diminution des échanges de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O à la fin de l'été. La réduction du flux de sève et des échanges gazeux peuvent s'expliquer par une fermeture des stomates en réponse à la sécheresse estivale ; ce comportement, as-



---

socié à la stabilité de l'efficacité photochimique, est caractéristique des espèces ayant une stratégie de conservation de l'eau (Anfodillo *et al.*, 1998; Baquedano & Castillo, 2006; Delzon, 2015). Ces résultats ont également permis de démontrer que *P. nigra* subsp. *laricio* conserve de bonnes performances en hiver (photochimie, assimilation continue du carbone et conductances stomatique et mésophyllienne), en raison de températures douces et malgré un faible flux de sève.

Les renseignements obtenus, concernant les cycles saisonniers des différents indicateurs choisis, ont servi à analyser l'impact d'un brûlage dirigé dans la forêt de Cervello. Le brûlage a été réalisé dans des conditions limites, avec une charge de combustible importante, une forte pente et tardivement au printemps, en pleine période d'activité physiologique (Lapa *et al.*, 2017). En complément, une étude préliminaire a été réalisée à la pépinière de Castelluccio, dans le but, d'une part de tester la méthodologie qui pourra être mise en place en conditions réelles, et d'autre part d'obtenir des premiers résultats sur la sensibilité de jeunes individus. Malheureusement, les mesures ont été réalisées sur un nombre restreint d'individus et la variabilité inter-individuelle parfois importante rend l'interprétation de certains résultats difficile. Malgré cela, cette expérimentation nous permet de tirer des conclusions intéressantes qui serviront de base à de futures expérimentations.

Grâce à la caractérisation précise des deux brûlages dirigés, il nous est possible d'en comparer les effets ; les deux brûlages dirigés ont été réalisés au mois de juin, avec des conditions météorologiques proches, l'intensité de la ligne de feu a été faible et dans la même gamme de valeurs dans les deux expérimentations.

Un stress thermique est susceptible de causer des dommages plus ou moins importants sur les arbres, en fonction de l'intensité des dommages et de leur localisation (Michaletz & Johnson, 2007). Lors d'un brûlage dirigé, les dommages sont principalement localisés à la base du tronc, qui est contact direct avec les flammes, les transferts de chaleur se font par rayonnement et conduction ; le houppier peut également être touché, les transferts de chaleur se produisent alors par convection (Michaletz & Johnson, 2007).

Un stress thermique dans le tronc peut causer la mort de cellules du liber et du cambium, entravant la croissance secondaire et le transport de la sève élaborée, il peut aussi engendrer un phénomène de cavitation du xylème, perturbant le transport de la sève brute.

Les recherches bibliographiques ont permis de soulever des interrogations concernant la validité des seuils de température utilisés ; de nombreuses études se sont intéressées aux nécroses dans le tronc, cependant les seuils utilisés ne sont pas toujours appropriés, 60°C a longtemps été considérée comme seuil létal (Kayll, 1963; Ducrey *et al.*, 1996) alors que des études plus récentes ont montré qu'une température bien plus faible (45°C) peut être létale pour les cellules végétales si le temps de résidence est suffisant (Dickinson &

Johnson, 2004). Nos expérimentations ont quant à elles montré la survie de certains arbres malgré des températures dans le tronc supérieures à 80°C.

La température mesurée au niveau du cambium des individus matures (forêt) a été relativement faible (max. 56,6°C); contrairement aux valeurs de température (max. 91,2°C) et au temps de résidence observés sous l'écorce des jeunes individus (pépinière), qui sont bien supérieurs aux seuils considérés comme létaux (Kayll, 1963; Ducrey *et al.*, 1996; Dickinson & Johnson, 2004). On peut donc supposer que les cellules du cambium et du liber ont subi des nécroses. Malgré cela, le taux de mortalité a été plus faible que celui attendu, sur les 35 arbres du traitement, 8 sont morts entre 4 et 10 mois après le brûlage (contre une mortalité nulle en forêt). Toutes les cellules d'un tissu ne meurent pas simultanément (Dickinson & Johnson, 2004), il est donc probable que le brûlage dirigé n'ait entraîné la mort que d'une partie des cellules et les cellules toujours vivantes pourraient permettre aux tissus de rester fonctionnels (Michaletz & Johnson, 2007). Ce phénomène est susceptible d'expliquer la résistance des arbres à des températures importantes, qui a été observé dans la littérature (Ducrey *et al.*, 1996) et lors de notre seconde expérimentation. Se pose également la question du temps nécessaire pour que l'arbre meure, d'après la littérature, cela peut prendre plusieurs mois/années (Ducrey *et al.*, 1996; Stephens & Finney, 2002).

Il faut aussi prendre en compte le fait que lors des expérimentations, la température, qui a été mesurée en un point, n'est pas forcément représentative de la température de l'ensemble du cambium (Michaletz & Johnson, 2007). Le diamètre du tronc influence également la chauffe, sur les arbres matures, elle s'est probablement concentrée en un point en raison du flux de recirculation des flammes (Michaletz & Johnson, 2007), alors que sur les jeunes, du fait de leur faible diamètre, la chauffe s'est vraisemblablement produite sur toute la circonférence des arbres. A cela il faut ajouter l'inertie thermique qui augmente avec le diamètre du tronc, ces paramètres compliquent les comparaisons entre les différentes classes d'âges.

Au niveau du houppier, une montée en température peut provoquer un stress thermique susceptible de causer des dommages létaux directs, via la dénaturation de protéines (Rosenberg *et al.*, 1971) ou de perturber le métabolisme cellulaire, notamment par la production d'espèces réactives de l'oxygène (Suzuki *et al.*, 2012); par exemple, une température comprise entre 45 et 50 °C sera critique pour l'activité du photosystème II (PSII; Méthy *et al.*, 1997; Dreyer *et al.*, 2001).

Des niveaux de stress différents ont été observés entre les classes d'âges, sur les arbres matures, nous n'avons pas observé d'effets sur la physiologie laissant présumer un stress thermique significatif suite au brûlage dirigé, il n'y a pas eu non plus d'effets sur la tolérance au stress hydrique à la fin de l'été. Au contraire, les observations sur la physiologie des jeunes individus laissent penser qu'il ont subi un stress thermique relativement impor-

---

tant au niveau du tronc et du houppier, où nous avons observé une diminution significative de l'activité de PSII à court terme (retour aux valeurs pré-brûlage après quelques jours) ainsi qu'un pourcentage important d'aiguilles roussies. Une gradation des dommages a été observée, avec un taux de roussissement plus important sur les branches basses, ce qui laisse supposer différentes intensités de stress en raison d'un gradient thermique. Les dommages au niveau du tronc et du houppier étant interdépendants, les causes des effets observés sur la physiologie sont parfois difficiles à distinguer : une cavitation du xylème (ou la mort du liber) va perturber le continuum hydrique racines-tige-feuilles, engendrer une diminution du flux de sève brute et causer *in fine* un roussissement du houppier ; la mort d'aiguilles va quant à elle faire diminuer la surface foliaire, l'évapotranspiration et donc le flux de sève brute. Les premiers signes de dommages ont été observés immédiatement après le brûlage, laissant penser à un effet direct au niveau du houppier.

Les jeunes pins se sont montrés plus sensibles que les individus matures, probablement en raison d'un feuillage plus bas (Cannac *et al.*, 2009a) et d'une écorce plus fine (Kayll, 1963). Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne ont montré une réponse rapide et significative suite au stress thermique direct et à la sénescence, ils représentent donc un bon indicateur de stress et pourront être utilisés lors de prochaines expérimentations. Les effets sur la physiologie des arbres se sont répercutés sur leur croissance, en hauteur et en diamètre, l'année suivant le brûlage dirigé. En raison de la durée de vie des aiguilles et de la mort de certains bourgeons terminaux, la réduction de la croissance risque de s'étaler sur plusieurs années (Girard *et al.*, 2012).

En forêt le brûlage dirigé a eu un effet direct et important sur la végétation de sous-bois, lors du passage du feu, la richesse spécifique et le taux de recouvrement des strates herbacée et arbustive ont fortement diminué. La recolonisation du milieu a commencé dès l'année suivante, notamment par des rejets de souches. A la fin du suivi (trois ans après le brûlage dirigé), la composition et l'abondance des espèces du sous-bois ne sont pas retournées à l'état initial, bien qu'elles s'en rapprochent. Concernant les placettes témoins, la composition spécifique et le taux de recouvrement ont peu varié pendant le suivi.

Des recommandations précédentes, faisant suite à la thèse de Cannac (2008), basées sur le métabolisme secondaire, conseillaient d'éviter les brûlages dirigés de printemps et de préférer ceux d'automne, afin de limiter le stress des arbres.

Les indicateurs physiologiques montrent une absence de dommages significatifs suite à un brûlage dirigé tardif de printemps sur la vitalité des arbres, au niveau de l'utilisation de l'eau, de la lumière et du CO<sub>2</sub>. Ces différences dans les résultats peuvent s'expliquer par la localisation des mesures (la hauteur des branches échantillonnées) et par les indica-

teurs utilisés. [Cannac et al. \(2007a,b\)](#) ont observé des effets significatifs sur les indicateurs de stress uniquement sur les branches basses, et non sur l'ensemble du houppier. Les indicateurs physiologiques utilisés nous renseignent directement sur le fonctionnement de l'arbre, contrairement aux indicateurs de stress qui sont pertinents mais ne permettent pas d'évaluer l'intensité des effets sur le fonctionnement de l'individu.

Ces nouvelles connaissances ne montrent pas de contre-indication à la réalisation de brûlages dirigés à cette saison sur des arbres matures, ayant un houppier suffisamment haut, à condition de suivre les bonnes pratiques actuelles (à la recule, en limitant l'intensité du feu...) afin de limiter les dommages au niveau du houppier et du tronc.

## Perspectives

Malgré les réponses apportées par ces expérimentations, des études complémentaires restent nécessaires afin d'approfondir les connaissances sur les effets des brûlages dirigés et ainsi éclaircir et compléter certains points.

L'association de mesures d'indicateurs de vitalité à des mesures d'indicateurs de stress permettrait de mieux comprendre ce qu'il se passe au niveau du métabolisme et d'identifier les liens entre le métabolisme primaire, secondaire et la vitalité des arbres. Notamment concernant les mécanismes qui induisent l'inhibition de l'activité du **photosystème II (PSII)** et ceux qui entrent en jeu dans la récupération post-stress ([Dat et al., 2000](#); [Murata et al., 2007](#)). Dans cet objectif, des mesures d'indicateurs de stress oxydant (malondialdéhyde, peroxyde d'hydrogène, superoxydes dismutases, ascorbate peroxydase et glutathion peroxydase) dans les aiguilles de pins sont en cours afin d'estimer le stress oxydant (en collaboration avec l'équipe Ressources Naturelles, Université de Corse).

Les terpènes sont connus pour être synthétisés en réponse à différents stress biotiques ou abiotiques ([Tholl, 2006](#)), pour jouer un rôle de défense contre les herbivores ([Unsicker et al., 2009](#)) et pour faciliter l'inflammation des végétaux ([Pausas et al., 2016](#)). Une étude précédente sur *P. nigra* subsp. *laricio* a mis en évidence une augmentation de la concentration en diterpènes dans la résine ([Cannac et al., 2009a](#)). Afin de compléter ces résultats, au début de ce travail, nous nous étions intéressés aux émissions de monoterpènes dans l'atmosphère. Lors de l'expérimentation dans la forêt de Cervello, des essais ont été réalisés à l'aide de capteurs de composés organiques volatiles (COV) passifs (Gabie, Tecora, Fontenay-sous-Bois, France), ce dispositif est capable d'adsorber des COV (dont les monoterpènes) présents dans l'atmosphère ([Smolander et al., 2006](#)). Malheureusement, ces essais n'ont pas été concluants, probablement en raison d'une trop faible concentration ambiante en COV, l'utilisation de piègeages actifs ([Ormeno et al., 2007](#)) sera donc à privilégier pour de futures expérimentations. De tels résultats seraient à mettre en relation avec la composition spécifique et fonctionnelle des populations d'insectes. En effet, les insectes

---

jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes (Weisser & Siemann, 2008) mais ils peuvent avoir des effets négatifs sur les peuplements végétaux (ravageurs). Une étude s'intéressant aux effets des brûlages dirigés sur l'entomofaune, en collaboration avec l'Office de l'Environnement de la Corse, est actuellement en cours. Des piégeages passifs de rampants et de volants (à l'aide de pièges Malaise, Barber et à émergence) dans la forêt de Cervello ont permis de récolter un nombre importants d'échantillons, qui sont en cours d'identification par des stagiaires accueillis dans l'équipe Feux et des chercheurs du Muséum national d'histoire naturelle. Les données obtenues seront à mettre en relation avec la reconstitution de la litière et les propriétés du sol.

La croissance étant la résultante du fonctionnement global de l'arbre, elle représente un bon indicateur des perturbations passées. Une étude dendrochronologique permettrait de mettre en évidence les effets des brûlages dirigés sur la croissance à long terme (Peterson *et al.*, 1994; Battipaglia *et al.*, 2014) tout en prenant en compte de nombreux paramètres, tels que les conditions stationnaires, l'âge des individus, la saison, la fréquence...

La température et le temps de résidence mesurés dans le tronc des arbres ont probablement été suffisants pour causer la mort de cellules (Dickinson & Johnson, 2004), notamment lors de l'expérimentation à la pépinière. Ces suppositions mériteraient d'être confirmées par de futures expérimentations, pour cela une coloration des tissus (cambium, phloème) au chlorure de triphényltétrazolium permettrait de différencier les cellules mortes des vivantes, via un changement de couleur en présence de respiration cellulaire (Bova & Dickinson, 2005). Afin de prédire la température dans le tronc, en fonction de ses caractéristiques morphologiques et des conditions de brûlage dirigé, les données obtenues serviront à la réalisation d'un modèle de transferts de chaleur (collaboration au sein de l'équipe Feux, Université de Corse).

Les résultats obtenus ont montré une sensibilité accrue des jeunes individus, des études complémentaires en conditions réelles permettraient de mieux appréhender ces effets. Une collaboration avec les gestionnaires forestiers est essentielle afin de déterminer des conditions de brûlage dirigé qui engendrent un taux de mortalité acceptable en fonction de la classe d'âge, de l'épaisseur de l'écorce et de la hauteur du houppier.

Avant cela, il sera nécessaire de valider les outils à utiliser, les capteurs TDP-10 (Dynamax Inc., Houston, TX, USA) ne semblent pas adaptés aux jeunes arbres en état de déshydratation, l'utilisation d'autres capteurs de flux de sève se révèle nécessaire (par ex. Dynagage ou EXO-Skin, Dynamax Inc., Houston, TX, USA qui sont des capteurs externes). Afin de mieux comprendre les effets des brûlages dirigés sur le fonctionnement des écosystèmes, il est nécessaire de s'intéresser aux autres éléments qui le composent, tels que les propriétés du sol, qui est susceptible d'être perturbé par un brûlage dirigé (Pietikäinen & Fritze, 1995). De nouvelles études botaniques, se basant sur la diversité fonctionnelle

présente permettrait de mieux appréhender la dynamique de recolonisation, une collaboration avec le Conservatoire Botanique National de Corse est à envisager.

Toutes ces expérimentations futures, ne pourront se concevoir qu'avec la poursuite et le renforcement des collaborations avec les gestionnaires forestiers.





# Bibliographie

- Abrahamson, W. G. et Hartnett, D. C. 1990. Pine flatwoods and dry prairies. *Pages 103–149 of : Ecosystems of Florida*, university of central florida press, orlando, florida, usa edn. RL Myers and JJ Ewel.
- Allakhverdiev, S. I., Kreslavski, V. D., Klimov, V. V., Los, D. A., Carpentier, R., et Mohanty, P. 2008. Heat stress : an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis research*, **98**(1-3), 541.
- Alonso, M., Rozados, M. J., Vega, J. A., Pérez-Gorostiaga, P., Cuiñas, P., Fontúrbel, M. T., et Fernández, C. 2002. Biochemical Responses of *Pinus pinaster* Trees to Fire-Induced Trunk Girdling and Crown Scorch : Secondary Metabolites and Pigments as Needle Chemical Indicators. *Journal of Chemical Ecology*, **28**(4), 687–700.
- Amiro, B. D., Ian MacPherson, J., Desjardins, R. L., Chen, J. M., et Liu, J. 2003. Post-fire carbon dioxide fluxes in the western Canadian boreal forest : evidence from towers, aircraft and remote sensing. *Agricultural and Forest Meteorology*, **115**(1), 91–107.
- Anfodillo, T., Rento, S., Carraro, V., Furlanetto, L., Urbinati, C., et Carrer, M. 1998. Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline : seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. *Annales des Sciences Forestières*, **55**(1-2), 159–172.
- Avola, G., Cavallaro, V., Patanè, C., et Riggi, E. 2008. Gas exchange and photosynthetic water use efficiency in response to light, CO<sub>2</sub> concentration and temperature in *Vicia faba*. *Journal of Plant Physiology*, **165**(8), 796–804.
- Bailey, J. K. et Whitham, T. G. 2002. Interactions Among Fire, Aspen, and Elk Affect Insect Diversity : Reversal of a Community Response. *Ecology*, **83**(6), 1701–1712.
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll Fluorescence : A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, **59**(1), 89–113.
- Balfour, D. A. et Midgley, J. J. 2006. Fire induced stem death in an African acacia is not caused by canopy scorching. *Austral Ecology*, **31**(7), 892–896.

- Baquedano, F. J. et Castillo, F. J. 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees*, **20**(6), 689–700.
- Battipaglia, G., Strumia, S., Esposito, A., Giuditta, E., Sirignano, C., Altieri, S., et Rutigliano, F. A. 2014. The effects of prescribed burning on *Pinus halepensis* Mill. as revealed by dendrochronological and isotopic analyses. *Forest Ecology and Management*, **334**(1), 201–208.
- Beckage, B. et Stout, I. J. 2000. Effects of repeated burning on species richness in a Florida pine savanna : a test of the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, **11**(1), 113–122.
- Beghin, R., Cherubini, P., Battipaglia, G., Siegwolf, R., Saurer, M., et Bovio, G. 2011. Tree-ring growth and stable isotopes ( $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$ ) detect effects of wildfires on tree physiological processes in *Pinus sylvestris* L. *Trees*, **25**(4), 627–636.
- Bell, D. T. et Koch, J. M. 1980. Post-fire succession in the northern jarrah forest of Western Australia. *Australian Journal of Ecology*, **5**(1), 9–14.
- Bergner, A., Avcı, M., Eryiğit, H., Jansson, N., Niklasson, M., Westerberg, L., et Milberg, P. 2015. Influences of forest type and habitat structure on bird assemblages of oak (*Quercus* spp.) and pine (*Pinus* spp.) stands in southwestern Turkey. *Forest Ecology and Management*, **336**, 137–147.
- Bigras, F. J. 2005. Photosynthetic response of white spruce families to drought stress. *New Forests*, **29**(2), 135–148.
- Bond-Lamberty, B., Peckham, S. D., Gower, S. T., et Ewers, B. E. 2009. Effects of fire on regional evapotranspiration in the central Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, **15**(5), 1242–1254.
- Botelho, H., Fernandes, P., et Ruas, L. 1998a. Modeling *Pinus pinaster* trees damage induced by up-slope wind-driven prescribed fires in Northern Portugal. *Pages 473–476 of: Proc. 13th conf. on fire and forest meteorology*. IAWF.
- Botelho, H., Rego, F., et Ryan, K. C. 1998b. Tree mortality models for *Pinus pinaster* of northern Portugal. Lorne, Australia : IAWF.
- Bova, A. S. et Dickinson, M. B. 2005. Linking surface-fire behavior, stem heating, and tissue necrosis. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**(4), 814–822.

- Bova, A. S. et Dickinson, M. B. 2009. An inverse method to estimate stem surface heat flux in wildland fires. *International Journal of Wildland Fire*, **18**(6), 711–721.
- Bowman, D., Murphy, B., Boer, M., Bradstock, R., Cary, G., Cochrane, M., Fensham, R., Krawchuk, M., Price, O., et Williams, R. 2013. Forest fire management, climate change, and the risk of catastrophic carbon losses. *Faculty of Science, Medicine and Health - Papers*, Jan., 66–68.
- Braun-Blanquet, J. 1932. *Plant sociology : the study of plant communities*. New York, USA : McGraw-Hill.
- Brockway, D. G. et Lewis, C. E. 1997. Long-term effects of dormant-season prescribed fire on plant community diversity, structure and productivity in a longleaf pine wiregrass ecosystem. *Forest Ecology and Management*, **96**(1), 167–183.
- Brockway, D. G., Gatewood, R. G., et Paris, R. B. 2002. Restoring fire as an ecological process in shortgrass prairie ecosystems : initial effects of prescribed burning during the dormant and growing seasons. *Journal of Environmental Management*, **65**(2), 135–152.
- Busse, D., Simon, A., et Riegel, M. 2000. Tree-Growth and Understory Responses to Low-Severity Prescribed Burning in Thinned *Pinus ponderosa* Forests of Central Oregon. *Forest Science*, **46**(2), 258–268.
- Butler, B. W., Webb, B. W., Jimenez, D., Reardon, J. A., et Jones, J. L. 2005. Thermally induced bark swelling in four North American tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**(2), 452–460.
- Byram, G. M. 1959. Combustion of forest fuels. *Pages 61–89 of : Forest fire : control and use*, kp davis edn. New York : McGraw-Hill.
- Cannac, M., Ferrat, L., Morandini, F., Chiaramonti, N., Santoni, P. A., et Pasqualini, V. 2007a. Bioindicators for the short-term response of *Pinus laricio* needles to thermal pruning. *In : 4th International Wildland Fire Conference*.
- Cannac, M., Pasqualini, V., Greff, S., Fernandez, C., et Ferrat, L. 2007b. Characterization of Phenolic Compounds in *Pinus laricio* Needles and Their Responses to Prescribed Burnings. *Molecules*, **12**(8), 1614–1622.
- Cannac, M., Barboni, T., Ferrat, L., Bighelli, A., Castola, V., Costa, J., Trecul, D., Morandini, F., et Pasqualini, V. 2009a. Oleoresin flow and chemical composition of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in response to prescribed burnings. *Forest Ecology and Management*, **257**(4), 1247–1254.

- Cannac, M., Pasqualini, V., Barboni, T., Morandini, F., et Ferrat, L. 2009b. Phenolic compounds of *Pinus laricio* needles : A bioindicator of the effects of prescribed burning in function of season. *Science of The Total Environment*, **407**(15), 4542–4548.
- Cannac, M., Ferrat, L., Barboni, T., Chiamonti, N., Morandini, F., et Pasqualini, V. 2011. Identification of flavonoids in *Pinus Laricio* needles and changes occurring after prescribed burning. *Chemoecology*, **21**(1), 9–17.
- Cannac, M. 2008. *Quelles sont les réactions de Pinus laricio soumis aux brûlages dirigés ? Contribution à la gestion des forêts*. Ph.D. thesis, Université de Corse Pascal Paoli, Corte.
- Capitaino, R. et Carcaillet, C. 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity : a discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, **255**(3), 431–439.
- Carter, M. C. et Darwin Foster, C. 2004. Prescribed burning and productivity in southern pine forests : a review. *Forest Ecology and Management*, **191**(1), 93–109.
- Casals, P., Valor, T., Besalú, A., et Molina-Terrén, D. 2016. Understory fuel load and structure eight to nine years after prescribed burning in Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management*, **362**(1), 156–168.
- Catling, P. C., Coops, N., et Burt, R. J. 2002. The distribution and abundance of ground-dwelling mammals in relation to time since wildfire and vegetation structure in south-eastern Australia. *Wildlife Research*, **28**(6), 555–565.
- Catry, F. X., Rego, F., Moreira, F., Fernandes, P. M., et Pausas, J. G. 2010. Post-fire tree mortality in mixed forests of central Portugal. *Forest Ecology and Management*, **260**(1), 1184–1192.
- Cerdà, A. et Doerr, S. H. 2008. The effect of ash and needle cover on surface runoff and erosion in the immediate post-fire period. *CATENA*, **74**(3), 256–263.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils : a review. *Oecologia*, **143**(1), 1–10.
- Chafer, C. J. 2008. A comparison of fire severity measures : An Australian example and implications for predicting major areas of soil erosion. *CATENA*, **74**(3), 235–245.
- Clement, B. et Touffet, J. 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of Vegetation Science*, **1**(2), 195–202.

- Climent, J., Chambel, M., Gil, L., et Pardos, J. 2003. Vertical heartwood variation patterns and prediction of heartwood volume in *Pinus canariensis* Sm. *Forest Ecology and Management*, **174**(1), 203–211.
- Cochard, H., Lemoine, D., Améglio, T., et Granier, A. 2001. Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology*, **21**(1), 27–34.
- Cochard, H., Barigah, T., Herbert, E., et Caupin, F. 2007. Cavitation in plants at low temperature : is sap transport limited by the tensile strength of water as expected from Briggs' Z-tube experiment? *New Phytologist*, **173**(3), 571–575.
- Cochrane, M. A. et Schulze, M. D. 1999. Fire as a Recurrent Event in Tropical Forests of the Eastern Amazon : Effects on Forest Structure, Biomass, and Species Composition1. *Biotropica*, **31**(1), 2–16.
- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, **5**(5), 187–188.
- Costa, J. J., Oliveira, L. A., Viegas, D. X., et Neto, L. P. 1991. On the temperature distribution inside a tree under fire conditions. *International Journal of Wildland Fire*, **1**(2), 87–96.
- Crawley, M. 2007. *The R Book*. Chichester, England ; Hoboken, N.J : Wiley-Blackwell.
- Dat, J., Vandenamele, S., Vranová, E., Van Montagu, M., Inzé, D., et Van Breusegem, F. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, **57**(5), 779–795.
- De Luis, M., Raventós, J., et González-Hidalgo, J. C. 2006. Post-fire vegetation succession in Mediterranean gorse shrublands. *Acta Oecologica*, **30**(1), 54–61.
- Delzon, S. et Loustau, D. 2005. Age-related decline in stand water use : sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agricultural and Forest Meteorology*, **129**(3–4), 105–119.
- Delzon, S. 2015. New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, **29**, 1247–1249.
- Diaz, J. M. 2012. *Economic Impacts of Wildfire*. Tech. rept. Southern Fire Exchange.
- Dickinson, M. B. et Johnson, E. A. 2004. Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**(3), 546–559.

- Dreyer, E., Le Roux, X., Montpied, P., Daudet, F. A., et Masson, F. 2001. Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology*, **21**(4), 223–232.
- Ducrey, M., Duhoux, F., Huc, R., et Rigolot, E. 1996. The ecophysiological and growth responses of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) to controlled heating applied to the base of the trunk. *Canadian journal of forest research*, **26**(8), 1366–1374.
- Duff, T. J., Bell, T. L., et York, A. 2013. Managing multiple species or communities? Considering variation in plant species abundances in response to fire interval, frequency and time since fire in a heathy Eucalyptus woodland. *Forest Ecology and Management*, **289**(Feb.), 393–403.
- Dynamax. 1997. *A thermal dissipation sap velocity probe for measurement of sap flow in plants*. Tech. rept.
- Eastman, P. A. K. et Camm, E. L. 1995. Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress : changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tree Physiology*, **15**(4), 229–235.
- Elliott, K., Vose, J., et Clinton, B. 2002. Growth of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) Related to Forest Floor Consumption by Prescribed Fire in the Southern Appalachians. *Southern Journal of Applied Forestry*, **26**(1), 18–25.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of C3 Plants. *Oecologia*, **78**(1), 9–19.
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J. A., et Siddique, K. H. 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **30**(6), 491–507.
- Farquhar, G. D., Caemmerer, S., et Berry, J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, **149**(1), 78–90.
- Feeney, S. R., Kolb, T. E., Covington, W. W., et Wagner, M. R. 1998. Influence of thinning and burning restoration treatments on presettlement ponderosa pines at the Gus Pearson Natural Area. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**(9), 1295–1306.
- Fernandes, P. et Botelho, H. 2004. Analysis of the prescribed burning practice in the pine forest of northwestern Portugal. *Journal of Environmental Management*, **70**(1), 15–26.
- Fernandes, P. M., Vega, J. A., Jiménez, E., et Rigolot, E. 2008. Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*, **256**(3), 246–255.

- Fernandes, P. M., Davies, G. M., Ascoli, D., Fernández, C., Moreira, F., Rigolot, E., Stoof, C. R., Vega, J. A., et Molina, D. 2013. Prescribed burning in southern Europe : developing fire management in a dynamic landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**(1).
- Fernandez, C., Lelong, B., Vila, B., Mévy, J.-P., Robles, C., Greff, S., Dupouyet, S., et Bousquet-Mélou, A. 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession : an experimental approach. *Chemoecology*, **16**(2), 97–105.
- Fernández, C., Vega, J. A., et Fonturbel, T. 2013. Does fire severity influence shrub re-sprouting after spring prescribed burning? *Acta Oecologica*, **48**(Apr.), 30–36.
- Ferrat, L., Morandini, F., Baconnais, I., Silvani, X., Berti, L., et Pasqualini, V. 2010. Impact of thermal stress on *Pinus laricio* : determining tolerance levels to prescribed burning through field experimentation. *Pages 127–134 of : Proceedings of the 24th Tall Timbers Fire Ecology Conference : The Future of Prescribed Fire : Public Awareness, Health, and Safety*. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida, USA : K.M. Robertson, K.E.M. Galley, and R.E. Masters.
- Flannigan, M. D. et Wagner, C. E. V. 1991. Climate change and wildfire in Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **21**(1), 66–72.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B., et Medrano, H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions : an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, **29**(4), 461–471.
- Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., Díaz-Espejo, A., Douthe, C., Dreyer, E., Ferrio, J. P., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Kodama, N., Medrano, H., Niinemets, U., Peguero-Pina, J. J., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Tomás, M., Tosens, T., et Warren, C. R. 2012. Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub> : An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, **193–194**(1), 70–84.
- Fried, J. S., Torn, M. S., et Mills, E. 2004. The Impact of Climate Change on Wildfire Severity : A Regional Forecast for Northern California. *Climatic Change*, **64**(1-2), 169–191.
- Gamisans, J. 1999. *La végétation de la Corse*. Aix-en-Provence : Edisud.
- Ge, Z. M., Zhou, X., Kellomäki, S., Peltola, H., Martikainen, P. J., et Wang, K. Y. 2012. Acclimation of photosynthesis in a boreal grass (*Phalaris arundinacea* L.) under different temperature, CO<sub>2</sub>, and soil water regimes. *Photosynthetica*, **50**(1), 141–151.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., et Bran, D. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **15**(1), 67–76.



- Gignoux, J., Clobert, J., et Menaut, J.-C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, **110**(4), 576–583.
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., et Herrero, A. 2012. *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, **131**(4), 919–931.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières*, **42**(2), 193–200.
- Granier, A. et Gross, P. 1987. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Annales des Sciences Forestières*, **44**(1), 1–14.
- Gu, L., Pallardy, S. G., Tu, K., Law, B. E., et Wullschlegel, S. D. 2010. Reliable estimation of biochemical parameters from C3 leaf photosynthesis–intercellular carbon dioxide response curves. *Plant, Cell & Environment*, **33**(11), 1852–1874.
- Gulías, J., Flexas, J., Abadía, A., et Madrano, H. 2002. Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species : possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree Physiology*, **22**(10), 687–697.
- Gutsell, S. L. et Johnson, E. A. 1996. How fire scars are formed : coupling a disturbance process to its ecological effect. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**(2), 166–174.
- Haase, S. M. et Sackett, S. S. 1998. Effects of prescribed fire in giant sequoia-mixed conifer stands in Sequoia and Kings Canyon National Parks. *Pages 236–243 of : Proceedings Tall Timbers Fire Ecology Conference*, vol. 20.
- Haines, T. K., Busby, R. L., et Cleaves, D. A. 2001. Prescribed burning in the South : trends, purpose, and barriers. *Southern Journal of Applied Forestry*, **25**(4), 149–153.
- Harden, J. W., Trumbore, S. E., Stocks, B. J., Hirsch, A., Gower, S. T., O’neill, K. P., et Kasischke, E. S. 2000. The role of fire in the boreal carbon budget. *Global Change Biology*, **6**(S1), 174–184.
- Hegyi, F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. *Pages 74–90 of : Growth models for tree and stand simulation*, fries j edn. Stockholm, Sweden : Royal College of Forestry.
- Helenius, P., Luoranen, J., et Rikala, R. 2005. Physiological and morphological responses of dormant and growing Norway spruce container seedlings to drought after planting. *Annals of forest science*, **62**(3), 201–207.

- Herguido, E., Granda, E., Benavides, R., García-Cervigón, A. I., Camarero, J. J., et Valladares, F. 2016. Contrasting growth and mortality responses to climate warming of two pine species in a continental Mediterranean ecosystem. *Forest Ecology and Management*, **363**, 149–158.
- Herrando, S., Brotons, L., Del Amo, R., et Llacuna, S. 2002. Bird community succession after fire in a dry Mediterranean shrubland. *Ardea*, **90**(2), 303–310.
- Hietz, P., Rosner, S., Sorz, J., et Mayr, S. 2008. Comparison of methods to quantify loss of hydraulic conductivity in Norway spruce. *Annals of Forest Science*, **65**(5), 1.
- Holbrook, N. M. et Zwieniecki, M. A. 1999. Embolism Repair and Xylem Tension : Do We Need a Miracle? *Plant Physiology*, **120**(1), 7–10.
- Holbrook, N. M., Ahrens, E. T., Burns, M. J., et Zwieniecki, M. A. 2001. In Vivo Observation of Cavitation and Embolism Repair Using Magnetic Resonance Imaging. *Plant Physiology*, **126**(1), 27–31.
- Jeanmonod, D. et Gamisans, J. 2013. *Flora Corsica*. Société botanique du centre-ouest edn.
- Jones, J. L., Webb, B. W., Jimenez, D., Reardon, J., et Butler, B. 2004. Development of an advanced one-dimensional stem heating model for application in surface fires. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**(1), 20–30.
- Jones, J. L., Webb, B. W., Butler, B. W., Dickinson, M. B., Jimenez, D., Reardon, J., et Bova, A. S. 2006. Prediction and measurement of thermally induced cambial tissue necrosis in tree stems. *International Journal of Wildland Fire*, **15**(1), 3–17.
- Jordan, P., Turner, K., Nicol, D., et Boyer, D. 2006. Developing a Risk Analysis Procedure for Post-Wildfire Mass Movement and Flooding in British Columbia. *Page 10 of : 1st Specialty Conference on Disaster Mitigation, Calgary, Alberta, Canada, May 23-26, 2006*.
- Kato-Noguchi, H., Fushimi, Y., et Shigemori, H. 2009. An allelopathic substance in red pine needles (*Pinus densiflora*). *Journal of Plant Physiology*, **166**(4), 442–446.
- Kayll, A. J. 1963. *A technique for studying the fire tolerance of living tree trunks*. Tech. rept. Can. Dep. For. Publ. 1012.
- Kiss, L. et Magnin, F. 2003. The impact of fire on some Mediterranean land snail communities and patterns of post-fire recolonization. *Journal of Molluscan Studies*, **69**(1), 43–53.

- Klein, T., Hoch, G., Yakir, D., et Körner, C. 2014a. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology*, **34**(9), 981–992.
- Klein, T., Rotenberg, E., Cohen-Hilaleh, E., Raz-Yaseef, N., Tatarinov, F., Preisler, Y., Ogée, J., Cohen, S., et Yakir, D. 2014b. Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. *Ecohydrology*, **7**(2), 409–419.
- Koleff, P., Gaston, K. J., et Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**(3), 367–382.
- Kositsup, B., Montpied, P., Kasemsap, P., Thaler, P., Améglio, T., et Dreyer, E. 2009. Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. *Trees-Structure and Function*, **23**(2), 357–365.
- Kozlowski, T. T. et Ahlgren, C. 1974. *Fire and Ecosystems*. Academic press edn.
- Lapa, G., Morandini, F., et Ferrat, L. 2017. Sap flow and photosynthetic response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest. *Trees*, **31**(5), 1711–1721.
- Lavoir, A. V., Ormeño, E., Pasqualini, V., Ferrat, L., Greff, S., Lecareux, C., Vila, B., Mévy, J. P., et Fernandez, C. 2013. Does Prescribed Burning Affect Leaf Secondary Metabolites in Pine Stands? *Journal of Chemical Ecology*, **39**(3), 398–412.
- Lawes, M. J., Richards, A., Dathe, J., et Midgley, J. J. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*, **212**(12), 2057–2069.
- Lawlor, D. W. et Tezara, W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells : a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, **103**(4), 561–579.
- Lebourgeois, F. et Becker, M. 1996. Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Annales des Sciences Forestières*, **53**(5), 931–946.
- Lebourgeois, F. 2000. Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Annals of Forest Science*, **57**(2), 155–164.
- Lebourgeois, F., Lévy, G., Aussenac, G., Clerc, B., et Willm, F. 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Annales des Sciences Forestières*, **55**(3), 287–299.

- Leone, V. et Lovreglio, R. 2004. Conservation of Mediterranean pine woodlands : scenarios and legislative tools. *Plant Ecology*, **171**(1-2), 221–235.
- Lindfors, L., Hölttä, T., Lintunen, A., Porcar-Castell, A., Nikinmaa, E., et Juurola, E. 2015. Dynamics of leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter changes during freezing and thawing of Scots pine seedlings. *Tree physiology*, **35**(12), 1314–1324.
- Long, S. P. et Bernacchi, C. J. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, **54**(392), 2393–2401.
- Lu, P., Biron, P., Bréda, N., et Granier, A. 1995. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains : water potential, stomatal conductance and transpiration. *Annales des Sciences Forestières*, **52**(2), 117–129.
- Lu, P., Urban, L., et Zhao, P. 2004. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees : theory and practice. *Acta Botanica Sinica-English Edition*, **46**(6), 631–646.
- Lundmark, T., Bergh, J., Strand, M., et Koppel, A. 1998. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. *Trees*, **13**(2), 63–67.
- Martín-Benito, D., Cherubini, P., Río, M. d., et Cañellas, I. 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees*, **22**(3), 363–373.
- Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Valladares, F., Chico, J. M., et Manrique, E. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology*, **20**(2), 131–138.
- Maseyk, K. S., Lin, T., Rotenberg, E., Grünzweig, J. M., Schwartz, A., et Yakir, D. 2008. Physiology–phenology interactions in a productive semi-arid pine forest. *New Phytologist*, **178**(3), 603–616.
- Maxwell, K. et Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**(345), 659–668.
- Mayor, A. G., Bautista, S., Llovet, J., et Bellot, J. 2007. Post-fire hydrological and erosional responses of a Mediterranean landscape : Seven years of catchment-scale dynamics. *CATENA*, **71**(1), 68–75.
- Meinzer, F. C., James, S. A., et Goldstein, G. 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology*, **24**(8), 901–909.

- Melis, A. 1999. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts : what modulates the rate of photodamage in vivo? *Trends in Plant Science*, **4**(4), 130–135.
- Michaletz, S. T., Johnson, E. A., et Tyree, M. T. 2012. Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality : cavitation and deformation of xylem in forest fires. *New Phytologist*, **194**(1), 254–263.
- Michaletz, S. T. et Johnson, E. A. 2007. How forest fires kill trees : a review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **22**(6), 500–515.
- Ministère de l'agriculture et de la pêche. 2007. *Prévention des incendies de forêt, Dossier de presse*. Tech. rept.
- Mkhabela, M. S., Amiro, B. D., Barr, A. G., Black, T. A., Hawthorne, I., Kidston, J., McCaughey, J. H., Orchansky, A. L., Nesic, Z., Sass, A., Shashkov, A., et Zha, T. 2009. Comparison of carbon dynamics and water use efficiency following fire and harvesting in Canadian boreal forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**(5), 783–794.
- Moore, W. H., Swindel, B. F., et Terry, W. S. 1982. Vegetative response to prescribed fire in a north Florida flatwoods forest. *Journal of Range Management*, 386–389.
- Moreno, J. M., Arianoutsou, M., González-Cabán, A., Mouillot, F., Oechel, W. C., Spano, D., Thonicke, K., Vallejo, V. R., et Vélez, R. 2014. *Forest fires under climate, social and economic changes in Europe, the Mediterranean and other fire-affected areas of the world : FUME : lessons learned and outlook*.
- Morrison, D. A., CARY, G. J., Pengelly, S. M., Ross, D. G., Mullins, B. J., Thomas, C. R., et Anderson, T. S. 1995. Effects of fire frequency on plant species composition of sandstone communities in the Sydney region : Inter-fire interval and time-since-fire. *Austral Ecology*, **20**(2), 239–247.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., et Allakhverdiev, S. I. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1767**(6), 414–421.
- Muscolo, A., Sidari, M., Panuccio, M. R., Santis, C. D., et Finocchiaro, A. 2005. Early effects of phenolic compounds, extracted from two forest litters, on ammonium uptake and assimilation in *Pinus laricio* and *Pinus pinaster* seedlings. *Plant and Soil*, **269**(1-2), 309–320.
- Méthy, M., Gillon, D., et Houssard, C. 1997. Temperature-induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**(1), 31–38.

- Müller, P., Li, X.-P., et Niyogi, K. K. 2001. Non-Photochemical Quenching. A Response to Excess Light Energy. *Plant Physiology*, **125**(4), 1558–1566.
- Nektarios, P. A., Economou, G., et Avgoulas, C. 2005. Allelopathic Effects of *Pinus halepensis* Needles on Turfgrasses and Biosensor Plants. *HortScience*, **40**(1), 246–250.
- Office National de Forêts. 2006a. *Contribution à la conduite des peuplements de pin Laricio et habitats associés. Tome 1, patrimoine et richesses*. Ajaccio, France : ONF, PNRC, CTC, OEC.
- Office National de Forêts. 2006b. *Contribution à la conduite des peuplements de pin Laricio et habitats associés. Tome 2, enjeux et gestion*. Ajaccio, France : ONF, PNRC, CTC, OEC.
- Office National de Forêts. 2011. *Schéma Régional d'Aménagement des forêts corses*. Tech. rept. ONF, Ajaccio, France.
- Ogaya, R., Penuelas, J., Asensio, D., et Llusia, J. 2011. Chlorophyll fluorescence responses to temperature and water availability in two co-dominant Mediterranean shrub and tree species in a long-term field experiment simulating climate change. *Environmental and Experimental Botany*, **73**(1), 89–93.
- Oliver, P. T., Lucas-Borja, M. E., et Perez, D. C. 2011. Changes in the structure and composition of two *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* forests over a century of different silvicultural treatments. *Forest Systems*, **20**(3), 525–535.
- Ordóñez, J. L., Retana, J., et Espelta, J. M. 2005. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post-fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. *Forest Ecology and Management*, **206**(1), 109–117.
- Ormeno, E., Fernandez, C., et Mévy, J.-P. 2007. Plant coexistence alters terpene emission and content of Mediterranean species. *Phytochemistry*, **68**(6), 840–852.
- Osuna, J. L., Baldocchi, D. D., Kobayashi, H., et Dawson, T. E. 2015. Seasonal trends in photosynthesis and electron transport during the Mediterranean summer drought in leaves of deciduous oaks. *Tree Physiology*, **35**(5), 485–500.
- Ottander, C., Campbell, D., et Öquist, G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta*, **197**(1), 176–183.
- O'Brien, J. J., Hiers, J. K., Mitchell, R. J., JM III, V., et Mordecai, K. 2010. Acute physiological stress and mortality following fire in a long-unburned longleaf pine ecosystem. *Fire Ecology*, **6**(2), 1–12.

- Parrett, C., Cannon, S. H., et Pierce, K. L. 2004. *Wildfire-related floods and debris flows in Montana in 2000 and 2001*. Tech. rept. US Department of the Interior, US Geological Survey.
- Pausas, J. G., Alessio, G. A., Moreira, B., et Segarra-Moragues, J. G. 2016. Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia*, **180**(1), 103–110.
- Pausas, J. G. et Vallejo, V. R. 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. *Pages 3–16 of : Remote sensing of large wildfires*. Berlin : Springer.
- Penman, T. D., Binns, D. L., Shiels, R. J., Allen, R. M., et Kavanagh, R. P. 2008. Changes in understorey plant species richness following logging and prescribed burning in shrubby dry sclerophyll forests of south-eastern Australia. *Austral Ecology*, **33**(2), 197–210.
- Peterson, D. L. et Ryan, K. C. 1986. Modeling postfire conifer mortality for long-range planning. *Environmental Management*, **10**(6), 797–808.
- Peterson, D. L., Sackett, S. S., Robinson, L. J., et Haase, S. M. 1994. The effects of repeated prescribed burning on *Pinus ponderosa* growth. *International Journal of Wildland Fire*, **4**(4), 239–247.
- Peuke, A. D., Rokitta, M., Zimmermann, U., Schreiber, L., et Haase, A. 2001. Simultaneous measurement of water flow velocity and solute transport in xylem and phloem of adult plants of *Ricinus communis* over a daily time course by nuclear magnetic resonance spectrometry. *Plant, Cell & Environment*, **24**(5), 491–503.
- Pietikäinen, J. et Fritze, H. 1995. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest : Comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**(1), 101–109.
- Pinard, M. A. et Huffman, J. 1997. Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, **13**(05), 727–740.
- Piñol, J., Terradas, J., et Lloret, F. 1998. Climate Warming, Wildfire Hazard, and Wildfire Occurrence in Coastal Eastern Spain. *Climatic Change*, **38**(3), 345–357.
- Pons, P. et Prodon, R. 1996. Short term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica*, **17**(1), 29–41.
- PPFENI. 2013a. *PPFENI, Cahier I Document d'orientation et Fiches-actions 2013 / 2022*. Tech. rept.

- PPFENI. 2013b. *PPFENI, Cahier II Documents techniques et graphiques 2013 / 2022*. Tech. rept.
- Prodon, R. 1995. Impact des incendies sur l'avifaune. Gestion du paysage et conservation de la biodiversité animale. *Forêt Méditerranéenne*, **16**(3), 255–263.
- Prévosto, B. 2005. Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue forestière française*, **5**, 413–430.
- Prévosto, B., Bousquet-Mélou, A., Ripert, C., et Fernandez, C. 2011. Effects of different site preparation treatments on species diversity, composition, and plant traits in *Pinus halepensis* woodlands. *Plant Ecology*, **212**(4), 627–638.
- Quézel, P. et Médail, F. 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Editions scientifiques et médicales elsevier sas edn.
- R Core Team. 2016. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rameau, J., Mansion, D., Durné, G., Timbal, J., Lecointre, A., Dupont, P., et Keller, R. 1989. *Flore forestière française : Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier edn.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., et Gauberville, G. 2008. *Flore forestière française : Région Méditerranéenne*. Paris : Forêt privée française.
- Reich, P. B., Abrams, M. D., Ellsworth, D. S., Kruger, E. L., et Taboner, T. J. 1990. Fire affects ecophysiology and community dynamics of central Wisconsin oak forest regeneration. *Ecology*, **71**(6), 2179–2190.
- Reid, A. M., Robertson, K. M., et Hmielowski, T. L. 2012. Predicting litter and live herb fuel consumption during prescribed fires in native and old-field upland pine communities of the southeastern United States. *Canadian Journal of Forest Research*, **42**(8), 1611–1622.
- Renninger, H. J., Clark, K. L., Skowronski, N., et Schäfer, K. V. R. 2013. Effects of a prescribed fire on water use and photosynthetic capacity of pitch pines. *Trees*, **27**(4), 1115–1127.
- Repo, T., Leinonen, I., Ryyppö, A., et Finér, L. 2004. The effect of soil temperature on the bud phenology, chlorophyll fluorescence, carbohydrate content and cold hardiness of Norway spruce seedlings. *Physiologia Plantarum*, **121**(1), 93–100.
- Richardson, D. M. 2000. Pines of the Mediterranean Basin. *Pages 153–170 of: Ecology and Biogeography of Pinus*, richardson d m edn. Cambridge : Cambridge University Press.



- Richardson, L. A., Champ, P. A., et Loomis, J. B. 2012. The hidden cost of wildfires : Economic valuation of health effects of wildfire smoke exposure in Southern California. *Journal of Forest Economics*, **18**(1), 14–35.
- Rigolot, E. 2003. Le feu " domestiqué " : outil de gestion des espaces méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne*, **24**(1), 37–44.
- Rigolot, E. 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecology*, **171**(1-2), 139–151.
- Riou-Nivert, P. 1996. *Les résineux. Tome I, Connaissance et reconnaissance*. Paris, France : Institut pour le développement forestier, 2001.
- Rosenberg, B., Kemeny, G., Switzer, R. C., et Hamilton, T. C. 1971. Quantitative Evidence for Protein Denaturation as the Cause of Thermal Death. *Nature*, **232**, 471–473.
- Rousselet, C., Bilger, I., Héois, B., et Ginisty, C. 2003. *Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées*. Tech. rept. Ministère de l'agriculture de l'alimentation de la pêche et des affaires rurales - DGFAR, Paris.
- Rundel, P. W. 1973. The Relationship Between Basal Fire Scars and Crown Damage in Giant Sequoia. *Ecology*, **54**(1), 210–213.
- Ryan, K. C. et Frandsen, W. H. 1991. Basal Injury From Smoldering Fires in Mature *Pinus ponderosa* Laws. *International Journal of Wildland Fire*, **1**(2), 107–118.
- Ryan, K. C. et Reinhardt, E. D. 1988. Predicting postfire mortality of seven western conifers. *Canadian Journal of Forest Research*, **18**(10), 1291–1297.
- Schabaver, H. 2001. *Le pin laricio de Corse dans son aire naturelle Pinus nigra subsp. laricio var. corsicana*. Centre National de Formation Forestière Section des Techniciens Supérieurs Forestiers. Paris : Office National des Forêts.
- Schoonenberg, T., Pinard, M., et Woodward, S. 2003. Responses to mechanical wounding and fire in tree species characteristic of seasonally dry tropical forest of Bolivia. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**(2), 330–338.
- Shaposhnikov, D., Revich, B., Bellander, T., Bedada, G. B., Bottai, M., Kharkova, T., Kvasha, E., Lezina, E., Lind, T., Semutnikova, E., et Pershagen, G. 2014. Mortality Related to Air Pollution with the Moscow Heat Wave and Wildfire of 2010. *Epidemiology (Cambridge, Mass.)*, **25**(3), 359–364.

- Smith, J. E., McKay, D., Niwa, C. G., Thies, W. G., Brenner, G., et Spatafora, J. W. 2004. Short-term effects of seasonal prescribed burning on the ectomycorrhizal fungal community and fine root biomass in ponderosa pine stands in the Blue Mountains of Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**(12), 2477–2491.
- Smolander, A., Ketola, R., Kotiaho, T., Kanerva, S., Suominen, K., et Kitunen, V. 2006. Volatile monoterpenes in soil atmosphere under birch and conifers : Effects on soil N transformations. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**(12), 3436–3442.
- Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagôa, A., et Silveira, J. A. G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and experimental botany*, **51**(1), 45–56.
- Sparks, J. C., Masters, R. E., Engle, D. M., Palmer, M. W., et Bukenhofer, G. A. 1998. Effects of late growing-season and late dormant-season prescribed fire on herbaceous vegetation in restored pine-grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, **9**(1), 133–142.
- Sperlich, D., Chang, C. T., Peñuelas, J., Gracia, C., et Sabate, S. 2015. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest. *Tree physiology*, **35**(5), 501–520.
- Spracklen, D. V., Mickley, L. J., Logan, J. A., Hudman, R. C., Yevich, R., Flannigan, M. D., et Westerling, A. L. 2009. Impacts of climate change from 2000 to 2050 on wildfire activity and carbonaceous aerosol concentrations in the western United States. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, **114**(D20), D20301.
- Stephens, S. L. et Finney, M. A. 2002. Prescribed fire mortality of Sierra Nevada mixed conifer tree species : effects of crown damage and forest floor combustion. *Forest Ecology and Management*, **162**(2–3), 261–271.
- Stevens, M. H. 2009. *A Primer of Ecology with R*. New York : Springer Science & Business Media.
- Sun, Y., Gu, L., Dickinson, R. E., Pallardy, S. G., Baker, J., Cao, Y., Damatta, F. M., Dong, X., Ellsworth, D., Van Goethem, D., Jensen, A. M., Law, B. E., Loos, R., Martins, S. C. V., Norby, R. J., Warren, J., Weston, D., et Winter, K. 2014. Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements. *Plant, Cell & Environment*, **37**(4), 978–994.

- Suzuki, N., Koussevitzky, S., Mittler, R., et Miller, G. 2012. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*, **35**(2), 259–270.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.*, **5**, 1–34.
- Tester, J. R. 1989. Effects of fire frequency on oak savanna in east-central Minnesota. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **116**(2), 134–144.
- Tholl, D. 2006. Terpene synthases and the regulation, diversity and biological roles of terpene metabolism. *Current opinion in plant biology*, **9**(3), 297–304.
- Tihay-Felicelli, V., Santoni, P.-A., Barboni, T., et Leonelli, L. 2016. Autoignition of Dead Shrub Twigs : Influence of Diameter on Ignition. *Fire Technology*, **52**(3), 897–929.
- Turner, M. G., Romme, W. H., Gardner, R. H., et Hargrove, W. W. 1997. Effects of Fire Size and Pattern on Early Succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, **67**(4), 411–433.
- Tyree, M. T. et Sperry, J. S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual review of plant biology*, **40**(1), 19–36.
- Uhl, C. et Kauffman, J. B. 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, **71**(2), 437–449.
- Unsicker, S. B., Kunert, G., et Gershenzon, J. 2009. Protective perfumes : the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Current opinion in plant biology*, **12**(4), 479–485.
- Valor, T., González-Olabarria, J. R., et Piqué, M. 2015. Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *Forest Ecology and Management*, **343**(May), 101–109.
- van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., Collatz, G. J., Kasibhatla, P. S., et Arellano Jr, A. F. 2006. Interannual variability in global biomass burning emissions from 1997 to 2004. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **6**(11), 3423–3441.
- Van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., Collatz, G. J., Mu, M., Kasibhatla, P. S., Morton, D. C., DeFries, R. S., Jin, Y. v., et van Leeuwen, T. T. 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmospheric Chemistry and Physics*, **10**(23), 11707–11735.

- Van Mantgem, P. et Schwartz, M. 2003. Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests : testing some model assumptions. *Forest Ecology and Management*, **178**(3), 341–352.
- von Caemmerer, S. 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. Collingwood, Australia : Csiro Publishing.
- Wallin, K. F., Kolb, T. E., Skov, K. R., et Wagner, M. R. 2003. Effects of Crown Scorch on Ponderosa Pine Resistance to Bark Beetles in Northern Arizona. *Environmental Entomology*, **32**(3), 652–661.
- Wang, G. G. et Wangen, S. R. 2011. Does frequent burning affect longleaf pine (*Pinus palustris*) bark thickness? *Canadian Journal of Forest Research*, **41**(7), 1562–1565.
- Warren, C. R. et Dreyer, E. 2006. Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO<sub>2</sub> : results from two independent approaches. *Journal of Experimental Botany*, **57**(12), 3057–3067.
- Warren, C. R., Ethier, G. J., Livingston, N. J., Grant, N. J., Turpin, D. H., Harrison, D. L., et Black, T. A. 2003a. Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)Franco) canopies. *Plant, Cell & Environment*, **26**(8), 1215–1227.
- Warren, C. R., Livingston, N. J., et Turpin, D. H. 2004. Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology*, **24**(9), 971–979.
- Warren, C. R. 2006. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees*, **20**(2), 157–164.
- Warren, C. R., Dreyer, E., et Adams, M. A. 2003b. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees*, **17**(4), 359–366.
- Way, D. A. et Sage, R. F. 2008. Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. *Global Change Biology*, **14**(3), 624–636.
- Weisser, W. W. et Siemann, E. 2008. The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning. *Pages 3–24 of: Insects and Ecosystem Function*. Ecological Studies. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Westerling, A. L. et Bryant, B. P. 2008. Climate change and wildfire in California. *Climatic Change*, **87**(1), 231–249.

- Xu, L. et Baldocchi, D. D. 2003. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology*, **23**(13), 865–877.
- Zwieniecki, M. A. et Holbrook, N. M. 1998. Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Plant, Cell & Environment*, **21**(11), 1173–1180.

# Glossaire

- $\Phi_{\text{PSII}}$  rendement quantique du PSII. 14, 24, 32, 37, 38, 42, 43, 56, 57, 68, 71, 86–88, 94, 95
- A photosynthèse. 14, 15, 26, 34, 38–44, 56, 58, 68, 72, 73, 76, 140–143, 146
- $F_v/F_m$  rendement quantique maximum du PSII. 14, 24, 32, 37, 38, 42, 56, 57, 71, 86–88, 91, 94
- $g_m$  conductance mésophyllienne. 14, 26, 34, 38–44, 56, 58, 73, 142–146
- $g_s$  conductance stomatique. 14, 15, 26, 34, 38–45, 56, 58, 73, 140, 141, 144–146
- $J_{\text{max}}$  taux maximum de transport d'électrons. 14, 15, 26, 39, 40, 42, 44, 45, 56, 58
- NPQ quenching non photochimique. 14, 24, 32, 37, 38, 42, 43, 56, 57, 71, 86–88
- PAR rayonnement photosynthétiquement actif. 26, 42
- PSII photosystème II. 13–15, 42–44, 48, 71, 72, 78, 94, 95, 99–101
- PSX pourcentage de perte de conductivité par coloration du xylème. 31, 77, 78, 89, 91, 93, 95
- qP quenching photochimique. 14, 24, 32, 37, 38, 42, 43, 57, 86–88
- TDP sondes à dissipation thermique. 21, 22, 30
- TPU taux d'export du triose-phosphate depuis les chloroplastes. 14, 26, 39, 40, 42, 44, 45, 56, 58
- $V_{\text{cmax}}$  taux maximum de carboxylation de la Rubisco. 14, 15, 26, 39, 40, 42, 44, 45, 56, 58, 72
- VPD déficit en pression de vapeur. 22, 26, 34–37, 42, 43, 71, 79, 97



# Annexe



# Sap flow and photosynthetic response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest

Gauthier Lapa<sup>1</sup>  · Frédéric Morandini<sup>1</sup> · Lila Ferrat<sup>1</sup>

Received: 14 February 2017 / Accepted: 3 July 2017 / Published online: 13 July 2017  
© Springer-Verlag GmbH Germany 2017

## Abstract

**Key message** Drought caused a decrease of water flux and photosynthesis due to stomata closure, typical of drought-avoiding strategy. No photoinhibitory stress was observed.

**Abstract** Drought represents an important source of disturbance in Mediterranean ecosystems. For long-term forest management, knowledge of tree responses to climate is essential. To investigate the seasonal functioning of *Pinus laricio* and its tolerance to summer drought in a Mediterranean climate, we carried out a field study in a natural mountainous pine forest over a 2-year period. For the first time for this species, sap flow, chlorophyll fluorescence, and gas exchange were used as indicators of tree vitality. Mild winter did not alter photosynthetic performance while sap flow declined. In spring, increase of sap flow was observed, revealing the end of tree dormancy and the beginning of the growth season. In response to summer drought, stomatal closure caused a reduction of gas exchange and sap flow. At the same time, pines increased their water use efficiency and reduced the limitation of mesophyll conductance. The reduction in CO<sub>2</sub> assimilation was associated with photochemical stability, which might cause an imbalance between light energy input and energy

used in photochemistry. The stability of chlorophyll fluorescence parameters indicated the absence of photoinhibitory stress, probably because of the use of photorespiration. The reduction of sap flow and stomatal conductance during drought confirmed the water-saver status of *P. laricio* species.

**Keywords** Chlorophyll fluorescence · Gas exchange · *Pinus laricio* · Drought · Stress · Mediterranean · Sap flow

## Introduction

*Pinus nigra* Arnold and its different subspecies represent a substantial proportion of the forest area ( $3.5 \times 10^6$  ha) in the Mediterranean mountains, from Morocco to Turkey (Richardson 2000). This study focused on *P. nigra* Arnold subsp. *laricio* (Poir.) Maire var. *corsicana* (Loudon) or *P. laricio*, whose forests characterize Corsican mountains in the supramediterranean and montane zones (900–1800 m). It is a tree growing up to 50 m tall with a straight trunk and grey to dark brown bark, whose long needles (12–15 cm) are persistent during 3 years. It is very closely related to the variety *calabrica* present in Calabria and Sicily (Rameau et al. 2008). *Pinus laricio* is endemic to Corsica, but due to its widespread use in reforestation, it is now principally present in continental forests (Schabaver 2001; Inventaire Forestier National 2006). Given its high patrimonial and ecological value, *P. laricio* natural habitat is ranked a priority in the “Habitats” Directive (Leone and Lovreglio 2004).

Many cases of forest dieback and tree mortality attributed to drought or heat-induced stress have been reported worldwide over the last few decades (Allen et al. 2010); indeed, the long lifespan of trees prevents them from

Communicated by U. Luetzge.

**Electronic supplementary material** The online version of this article (doi:10.1007/s00468-017-1580-0) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Gauthier Lapa  
lapa@univ-corse.fr

<sup>1</sup> University of Corsica, UMR CNRS 6134 Equipe Feux, B.P. 52, 20250 Corte, France

adapting rapidly to environmental changes (Lindner et al. 2010). In the Mediterranean Basin, annual precipitation is expected to decrease by more than 25–30% by the end of the 21st century, probably accompanied by a 4–5 °C rise in average annual temperatures (Christensen et al. 2007; Giorgi and Lionello 2008) and even more so in mountainous areas (Meehl et al. 2007).

Seasonal adjustments in leaf function enable evergreen Mediterranean species to survive annual summer drought (synthesis in Osuna et al. 2015); however, climatic and dendrochronological studies have demonstrated severe impacts of summer drought on *P. nigra* (Herguido et al. 2016; Lebourgeois 2000; Martín-Benito et al. 2008). Nevertheless, we lack basic data on the hydric and photosynthetic functioning of *P. laricio*. These data are essential for the assessment of short-term responses of *P. laricio* to summer drought, and could help us understand how future climatic conditions could affect this species.

Sap flow measurement is used to study water movement in tree trunks (Lu et al. 2004) and transpiration (Delzon and Loustau 2005). It provides accurate responses to seasonal variations in climate and drought. Many studies carried out in mountainous ecosystems show that sap flows are slow in winter (Delzon and Loustau 2005) and show an ability of trees to decrease sap flow during drought period (Anfodillo et al. 1998; Klein et al. 2014a, b; Lu et al. 2004).

Some tree species have highly plastic photosynthetic processes in terms of gas exchange or photochemistry. The responses depend on species, provenance, and stage of development (Repo et al. 2016), and undergo seasonal variations (Lundmark et al. 1998; Ottander et al. 1995; Ogaya et al. 2011). This response is attributed to variations in temperature and water availability. The effects of drought on net photosynthetic rate ( $A$ ), rate of RuBP carboxylation by Rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ), rate of electron transport driving regeneration of RuBP ( $J_{\text{max}}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) were observed on many species (Avola et al. 2008; Warren and Dreyer 2006; Way and Sage 2008; Xu and Baldocchi 2003). Simultaneous gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements showed variations in photosystem II (PSII) and carbon assimilation in a crop plant (*Vigna unguiculata* L.) during a drought period (Souza et al. 2004) and in *Quercus douglasii* Hook. & Arn. during a 3-year survey (Osuna et al. 2015). Simultaneous decreases in sap flow and stomatal conductance were observed in water-stressed *Picea abies* in summertime during a 5-month survey (Lu et al. 1995).

In this study, we investigated the relationships between photosynthetic processes and sap flow in a natural mountainous *P. laricio* forest over a 2-year period. We sought to answer the following questions:

1. What is the seasonal physiological cycle of *P. laricio* in a Mediterranean climate?
2. How does *P. laricio* withstand summer drought?

We hypothesized that *P. laricio*, at the montane level, would show all the signs of dormancy in winter, with a considerable reduction in all physiological parameters. Furthermore, we hypothesized that *P. laricio*, under conditions of summer drought, would reduce sap flow and gas exchange, to the detriment of carbon assimilation. This behaviour would be characteristic of a drought-avoiding/water-saving strategy (Anfodillo et al. 1998; Baquedano and Castillo 2006).

The results will provide the first data on seasonal physiological trends in *P. laricio* and indicate its potential capacity to resist climate change in Mediterranean.

## Materials and methods

### Site description

Measurements were made in a natural pure 300 m<sup>2</sup> stand of *P. laricio* located in Corsica, France (42°11'48.5"N 9°05'39.6"E) at 1200 m above sea level, at the edge of supramediterranean and montane levels. The slope is about 70–80%, the basal area is 36.5 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, and trees have a northeast exposition. Competition index for all pines was measured using Hegyi's (1974) method (Prévosto 2005). The soil is a low-depth brown with many rocky outcrops on granitic bedrock. This plot has not been exploited for 30 years.

### Meteorological measurements

General meteorological measurements were provided by a weather station located in a clearing a few meters from the plot. Temperature, relative humidity (CS215, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK), and PAR (photosynthetically active radiation) (PAR Quantum Sensor SKP 215, Skye Instruments Ltd., Llandrindod Wells, UK) were measured every 30-s and averaged over 30 min. Rainfall measurements (Rain Gauge 52203, R. M. Young Corporation, Traverse City, MI, USA) were collected every 30 min. Data were recorded using a battery-powered CR1000 data logger (Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) recharged daily by a photovoltaic power source.

### Physiological measurements

**Sampling** Twelve co-dominant pine trees were randomly selected for continuous sap flow measurements between July 2013 and October 2015. Among them, nine trees were

monitored for chlorophyll fluorescence and gas exchange between December 2013 and July 2015. Characteristics of sampled trees are presented in Table 1. 5–6 m high sun-exposed branches were sampled on the same crown position and orientation (northeast); they were immediately recut under water and stored in this way to avoid cavitation. Preliminary experiments on Corsican pines demonstrated that cutting had no effect on gas exchange or chlorophyll fluorescence for up to 12 h after the cut was made (data not shown). Similar results were observed with other conifers, including *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus pinaster* (Warren et al. 2003; Warren 2006). As measurement was time intensive, three branches per day were sampled and analysed, on three consecutive days each month (sampling dates are presented in Table 1 of the Electronic Supplementary Material). To ensure implementation of reliable measures and to avoid senescent needles, measurements were always carried out on current-year needles (Warren 2006; Sperlich et al. 2015), at the end of the branch.

**Sap flow** Sap flow was measured with thermal dissipation probes (TDP) according to the Granier method (Granier 1985). Either TDP-30 or TDP-50 (Dynamax Inc., Houston, TX, USA) was used, depending on trunk diameter (Table 1). Sensors were installed at breast height with the same exposition (northeast) and protected with reflective insulation. Sap flow was calculated according to Granier and Gross (1987) and expressed as  $\text{dm}^3 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ; it was monitored between 13 July 2013 and 26 October 2015. During winter, due to the low recharge of battery by solar panels, only 1 tree was monitored. Other TDP were turned off after reduction and stabilization of sap flow (due to winter) and turned on when sap flow increased again. Measurements were taken every 30 s and averaged every 30 min. Data were recorded in a battery-powered data logger (CR3000, Campbell Scientific Ltd., Loughborough, UK) recharged daily by solar panels.

**Chlorophyll fluorescence** Chlorophyll fluorescence was measured using a PAM 2100 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) fitted with DLC-8 leaf clips, which permitted dark acclimation. Three measurements per branch were made, on different needles, dark adapted for at least 30 min before measurements. Four parameters were monitored: (a) maximum yield of PSII ( $F_v/F_m$ ), (b) quantum yield of PSII ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), (c) photochemical quenching (qP), and (d) non-photochemical quenching (NPQ) calculated according to Maxwell and Johnson (2000).

**Gas exchange** Gas exchange was measured using an LI-6400XT Portable Photosynthesis System fitted with a 6400-01 CO<sub>2</sub> Injector and a 6400-22L Lighted Conifer Chamber (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). Net photosynthesis (*A*) and stomatal conductance (*g<sub>s</sub>*) were recorded during the first CO<sub>2</sub> step (350  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) because it is the closest to ambient CO<sub>2</sub> concentration. Measurements were made in the same order and the same hour every month. To estimate the maximum Rubisco carboxylation rate (*V<sub>cmax</sub>*), the maximum electron transport rate (*J<sub>max</sub>*), the rate of triose phosphate export from the chloroplast (TPU), and the mesophyll conductance (*g<sub>m</sub>*), *A*–*C<sub>i</sub>* curves were fitted with 13 steps of CO<sub>2</sub>: 350, 275, 200, 125, 50, 450, 550, 700, 900, 1100, 1300, 1600, and 2000  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ .

Other parameters were kept constant (PAR = 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  with red blue source (ratio: 0.94–0.06), temperature = 25 °C, air flux = 350  $\mu\text{mol s}^{-1}$ , and vapour pressure deficit (VPD) = 1.2 ± 0.05 kPa). Three readings were made with 30-s intervals between them for each CO<sub>2</sub> step.

*V<sub>cmax</sub>*, *J<sub>max</sub>* and TPU were estimated according to the Farquhar, von Caemmerer, and Berry model (Farquhar et al. 1980; von Caemmerer 2000), through the online service presented by Gu et al. (2010) and available from <http://leafweb.ornl.gov/>. Based on the works of Flexas et al. (2012) and Sun et al. (2014), we chose to estimate mesophyll conductance (*g<sub>m</sub>*) in order to avoid the under-

**Table 1** DBH, height, age (in spring 2013), TDP length and competition index of monitored trees

	1*	2*	3	4	5*	6*	7*	8*	9*	10*	11*	12
DBH (cm)	15.0	14.5	13.0	12.5	12.5	13.5	19.0	18.0	21	21.5	20	21.0
Height (m)	11.8	13.1	8.6	6.9	7.3	11.5	8.6	13.5	10.1	8.0	10.1	12.7
Age (years)	45	38	36	29	23	22	29	42	42	42	50	43
TDP length (mm)	30	30	30	30	30	30	50	50	50	50	50	50
Competition index (unitless)	17.8	6.5	9.2	12.0	12.0	12.4	8.2	9.9	6.7	6.3	5.8	16.3

Photosynthetic measurements were realized on trees indicated with an asterisk. For trees 3, 4 and 10, sap flow measurements underwent technical problems

estimation of  $V_{\text{cmax}}$  and  $J_{\text{max}}$ . Slope of  $A/g_s$ ,  $A/g_m$ , and  $g_m/g_s$  relationships was used to explore variations in  $\text{CO}_2$  fluxes and water loss by season (Sperlich et al. 2015).

### Statistical analyses

Statistical analyses were conducted using R 3.2.3 for Linux. Statistical differences between measurement dates for gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters were tested using one-way ANOVA and Tukey's range test when normality and homoscedasticity were verified (by Shapiro–Wilk and Levene's tests). Otherwise, Kruskal–Wallis and Wilcoxon signed-rank tests were performed. Significant differences were determined at  $P \leq 0.05$ . Linear regression was used to study  $A/g_s$ ,  $A/g_m$ , and  $g_m/g_s$  relations. Analyses of covariance (ANCOVA) were used to test statistical differences between slopes and intercepts of regression lines. Dependencies between sap flow and vapour pressure deficit (VPD) were tested using Spearman's rank correlation coefficient.

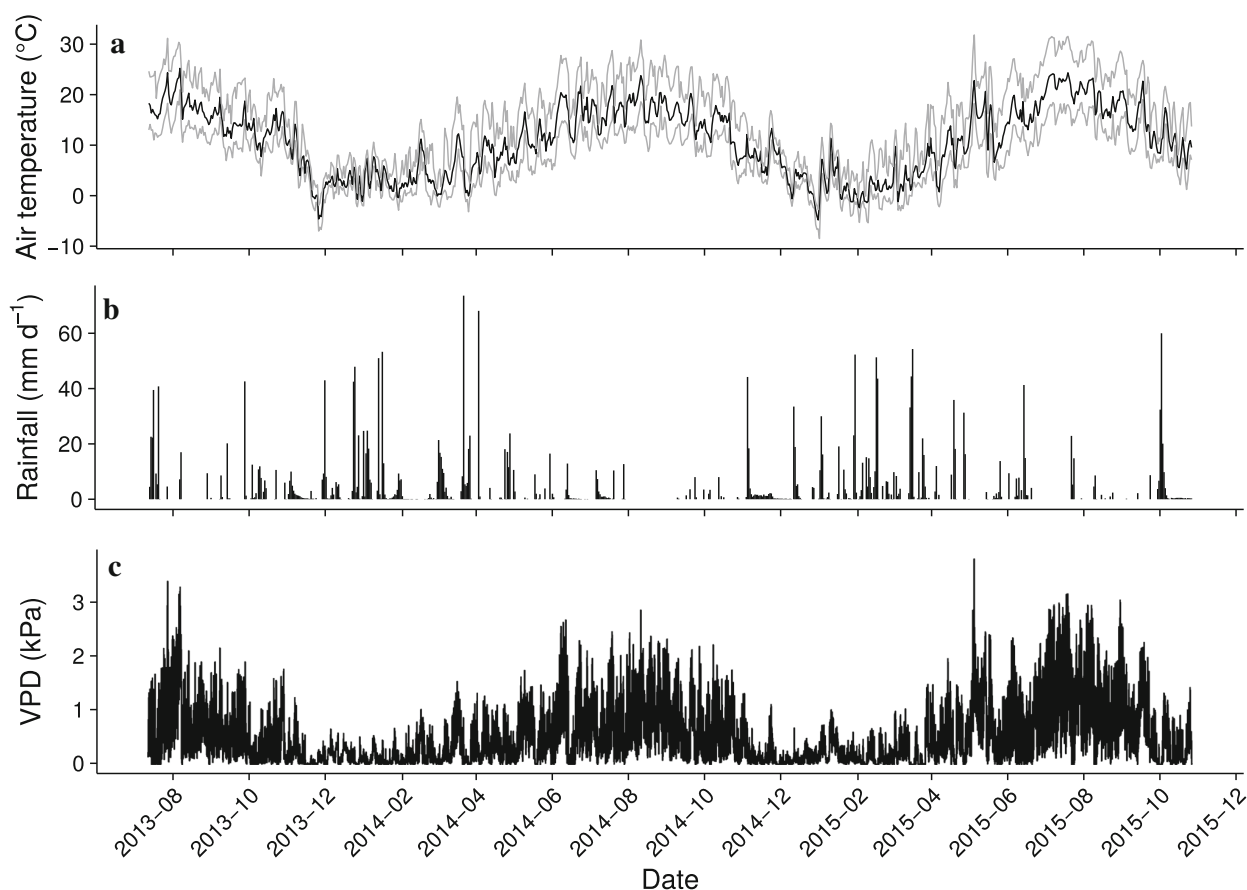
## Results

### Meteorological data

Meteorological trends were similar from year to year, with relatively hot, dry summers and mild winters. The year 2015 had the coldest winter (mean minimal temperature:  $-1.5^\circ\text{C}$  in February) and the hottest summer (mean maximal temperature:  $29.5^\circ\text{C}$  in July) (Fig. 1a). The end of the summer 2014 was particularly dry, with 41 rainless days (31 July–9 September) and only 14.5 mm of rainfall in September (Fig. 1b). Important daily and seasonal variations of VPD (Fig. 1c) were observed, with notably high values ( $>2$  kPa) during summer.

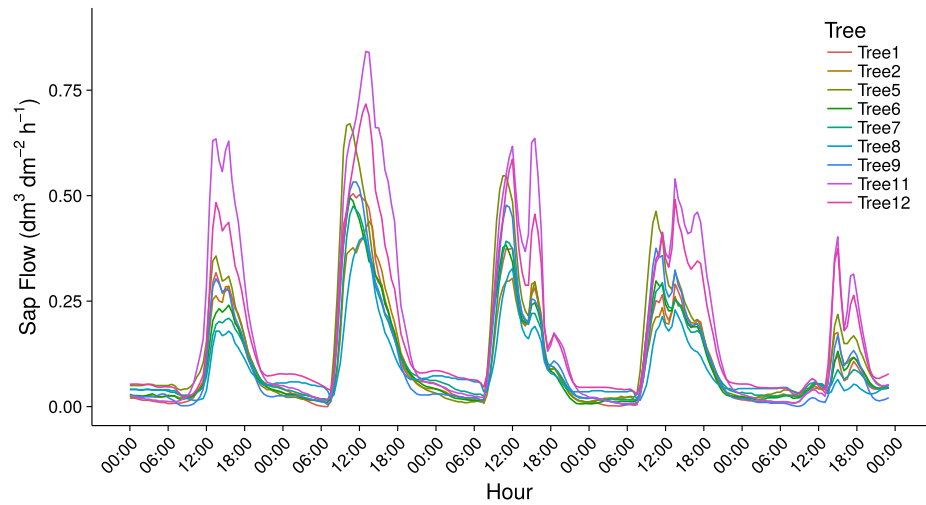
### Sap flow

The daily (Fig. 2) sap flow patterns were roughly similar between trees. Nevertheless, the magnitude of the mean sap flow differed for each one, independently of age, height,



**Fig. 1** Daily mean (black line), minimum and maximum (grey lines) air temperature ( $^\circ\text{C}$ ) (a), daily total rainfall ( $\text{mm d}^{-1}$ ) (b) and continuous VPD (kPa) (c), between 13 July 2013 and 26 October 2015

**Fig. 2** Daily variations of sap flow ( $\text{dm}^3 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) between the 10 and the 14 July 2014 for all trees. X-axis represents hour of the day



DBH, and position in the stand ( $P > 0.05$ ). Sap flow (Fig. 3) values were lowest during winter ( $< 0.15 \text{ dm}^3 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), and highest in early summer (up to  $0.84 \text{ dm}^3 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  in July 2013). A temporary sap flow slowdown occurred at the end of each summer ( $\leq 0.33 \text{ dm}^3 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  in September, each year). Spearman's rank correlation coefficient, run using diurnal values, showed strong positive correlations ( $> 0.7$ ) between sap flow and VPD during high sap flow periods (Electronic Supplementary Material, Table 2).

### Chlorophyll fluorescence

$\Phi_{\text{PSII}}$  (Fig. 4a) was relatively stable (maximum value ca. 0.6), and lower values were observed in March 2014 (0.48). Lower  $F_v/F_m$  (Fig. 4b) values (0.79) were observed in winter and early spring (January–April) of 2014 and 2015; it was stable during the other months (0.84). qP (Fig. 4c) showed maximal values in spring (max. 0.81 in April 2014), and lower values were observed in summer (0.73 in July 2014 and 0.74 in July 2015). NPQ (Fig. 4d) followed a different trend from the other parameters: higher values (1.38) were observed in winter 2014 (January) and lower values (0.47) in May 2014.

### Gas exchange

Maximum values of  $A$  (ca.  $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) were observed during winter-spring 2014 and spring 2015. A significant decrease in photosynthesis (from 3.45 to the lowest value,  $0.65 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) was observed between July and September 2014 (Fig. 5a). Significant reductions of  $g_s$  (Fig. 5b) and  $g_m$  (Fig. 5c) (82.5 and 76.0%, respectively) were observed during summer 2014 (between July and

September).  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , and TPU (Fig. 5d–f) showed few seasonal variations.

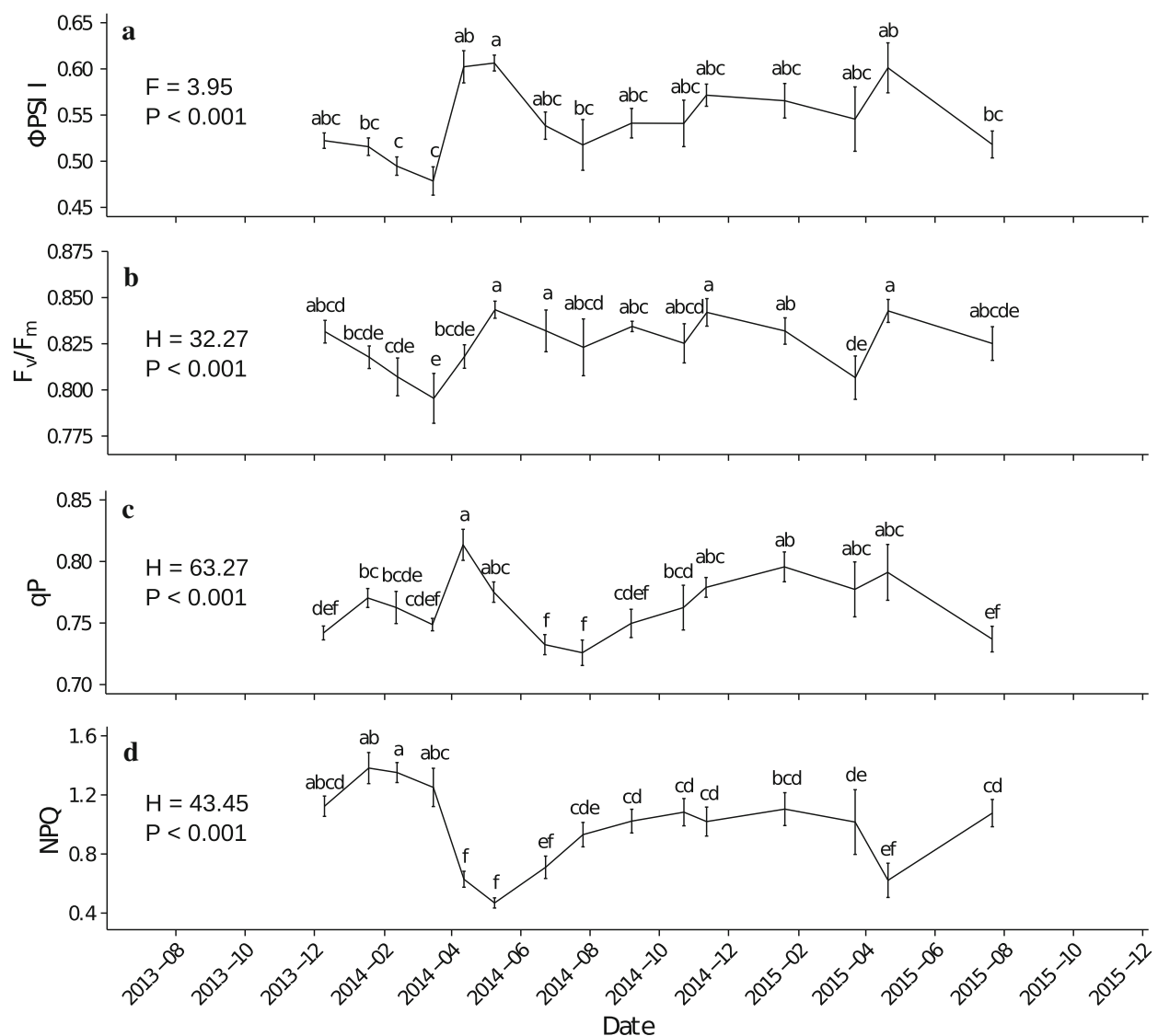
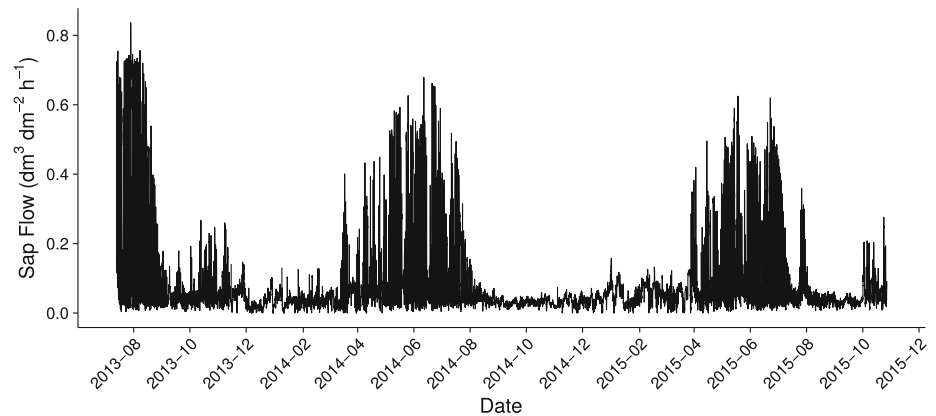
The slope of  $A/g_s$  (Fig. 6a) was significantly higher ( $P < 0.05$ ), and the intercept was lower in summer 2014 and 2015 and autumn 2014. In winter 2015, the intercept was lower than in other seasons except summer 2014 and 2015 and autumn 2014. The intercept of  $A/g_m$  (Fig. 6b) was also significantly lower in summer 2014 and 2015 and autumn 2014, while the slope was higher only in summer and autumn 2014. Regarding  $g_m/g_s$  (Fig. 6c), the slope was significantly higher in summer 2014 and 2015 and autumn 2014 (Equations,  $R^2$ , and  $P$  values of linear regressions are presented in Table 3 of the Electronic Supplementary Material, and results of ANCOVA are presented in the spreadsheet ESM\_ANCOVA).

### Discussion

This long-term study on a natural stand of *P. laricio* permitted, for the first time, a seasonal analysis of light use, carbon assimilation, and water status in this species.

In winter, photochemistry and carbon assimilation parameters were fairly stable compared to those of other species. The maximal photochemical efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) was very stable in winter due to temperatures (largely  $> 0 \text{ }^\circ\text{C}$ ) experienced in the stand. Indeed, low temperature can induce marked decline of PSII activity in both angiosperms and coniferous tree species (Baquedano and Castillo 2006; Lundmark et al. 1998; Ottander et al. 1995). Significant variations in all chlorophyll fluorescence parameters were observed, but slight decreases in  $F_v/F_m$  values (maximum 5%) and the relative stability of other photochemical parameters ( $\Phi_{\text{PSII}}$ , qP, and NPQ; Fig. 4)

**Fig. 3** Seasonal variations of sap flow ( $\text{dm}^3 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) from 13 July 2013 and 26 October 2015. Mean of values of all tree monitored



**Fig. 4** Mean  $\Phi_{\text{PSII}}$  (a),  $F_v/F_m$  (b),  $qP$  (c) and  $NPQ$  (d). All parameters are unitless. Error bars represent the standard errors of the mean. Differences between dates are indicated by dissimilar letters ( $P < 0.05$ )



indicate good photosynthetic performance and the absence of stress. Indeed, it is important to specify that these statistical differences of  $F_v/F_m$  values have no biological effect, as values stay very close to the optimal  $F_v/F_m$  value [around 0.83 (Maxwell and Johnson 2000; Müller et al. 2001; Sperlich et al. 2015)]. Stable A,  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , and TPU (Fig. 5) demonstrate continuous carbon assimilation and conductance during mild winters. Photosynthesis was 25% lower during winter 2015 than winter 2014, possibly due to the lower temperatures during winter 2015 (2.6 °C in 2014 and 1.5 °C in 2015, during measurement periods). This could explain the low intercept of the  $A/g_s$  regression line during this season (Fig. 6a), i.e. the absence of change of slope indicating stability of the  $A/g_s$  ratio.

The seasonal sap flow (Fig. 3) trend observed in *P. laricio* is consistent with previous reports. High level of coupling between canopy and the atmosphere was demonstrated in coniferous stands by Anfodillo et al. (1998). VPD is known to be a major factor determining sap flow, but the strength of this coupling depends on species strategy (drought-avoiding/drought-tolerance) and crown morphology (Anfodillo et al. 1998; Baquedano and Castillo 2006). During winter, sap flow and VPD (Fig. 1c) were both low but their variations were not correlated. Correlation coefficient between these parameters was low (<0.5). This weak correlation might be explained by wintertime tree dormancy (low photoperiod, PAR, and temperatures). High photosynthetic rate associated with low xylem sap flow may not cause imbalances in glucose production and transportation since phloem flow does not seem to be correlated to, or influenced by, xylem flow (Peuke et al. 2001).

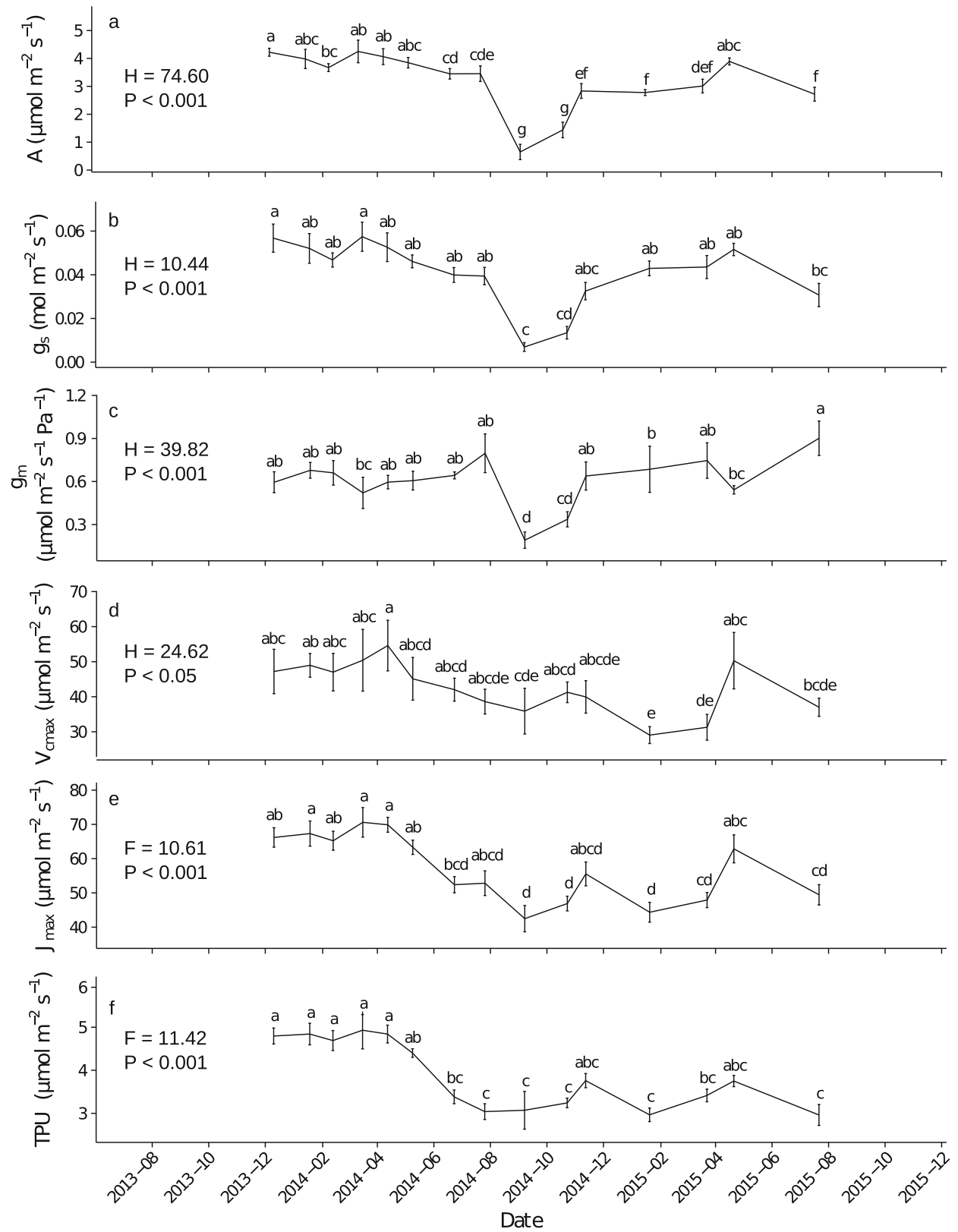
Between March and April 2014, the increase in PSII efficiency was due both to an increase in the proportion of open PSII centres ( $\Phi_{PSII}$  and qP) and to a reduction in non-chemical quenching (NPQ) (Maxwell and Johnson 2000). Similar values were observed for all chlorophyll fluorescence parameters in spring 2014 and 2015. Photosynthetic activity remained high during spring, then it declined slightly in early summer (ca. –15% between March and July for 2014 and 2015). At the same time, an increase of sap flow, probably due to the increase of VPD (Anfodillo et al. 1998), was observed.

Mediterranean climate is defined by a combination of thermal and hydric criteria, and it is characterized by hot dry summers (Quézel and Médail 2003). This affects plant physiology and is frequently responsible for drought stress (Gulías et al. 2002; Klein et al. 2014a, b; Maseyk et al. 2008). In Corsica, the end of summer 2014 was particularly dry, with 41 successive rainless days and only 14.5 mm of rainfall in September. Our results (Table 2 of the Electronic Supplementary Material) show that the correlation between VPD and sap flow was not constant. Sap flow and

VPD were highly correlated during late spring and early summer (correlation coefficient >0.7), but less correlated during summer (September 2013 and August 2014 and 2015), especially for the latter 2 years when the correlation was <0.2. The reduction in sap flow despite high VPD could be explained by severe drought and high temperatures in 2014 and 2015. Rainfall influences soil water content and water availability for a tree; in this way, it determines stress conditions (Anfodillo et al. 1998; Klein et al. 2014b). Similar effects of drought on sap flow were observed in other coniferous species (Anfodillo et al. 1998; Klein et al. 2014a; Lu et al. 1995). Sap flow reduction might result from the closure of stomata to reduce transpiration. Significant decreases in  $g_s$  (82.5%) and  $g_m$  (76%) were observed between July and September 2014. These phenomena are more significant in conifers than other trees (Sperlich et al. 2015; Warren et al. 2004), and are a characteristic of water-saver (drought sensitive) species (Anfodillo et al. 1998; Baquedano and Castillo 2006). Indeed, drought-acclimated species may have higher photosynthetic capacity for compensating lower  $C_i$  (due to stomata closure) to maintain photosynthetic performance (Flexas and Medrano 2002). Drought-tolerant species (e.g. *Quercus ilex*), as far as they are concerned, maintain high  $g_s$  during a drought period (Sperlich et al. 2015).

In response to a weak  $g_s$ , *P. laricio* increased its intrinsic water use efficiency (higher slope and lower intercept of  $A/g_s$  in summer 2014, 2015, and autumn 2014; Fig. 6a) and reduced its limitation of  $g_m$  (higher slope and lower intercept of  $A/g_m$ ; Fig. 6b; Sperlich et al. 2015). The non-significant variations of the slope of  $A/g_m$  during the summer of 2015 could be explained by the higher rainfall than in the previous summer. Nevertheless, the low intercept is consistent with a slight decrease of A. Despite the decline in water and CO<sub>2</sub> use efficiency (higher  $g_s$  and  $g_m$ ), A decreased in September 2014. The reduction of photosynthesis in response to water stress was probably caused by the reduction of  $g_s$  (i.e. stomatal closure) rather than the reduction of  $g_m$  (Cornic 2000; Warren et al. 2004; Lawlor and Tezara 2009). This is confirmed by the higher slope of  $g_m/g_s$  during summer 2014, 2015, and autumn 2015 (Fig. 6c). Non-significant reductions in  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , and TPU were observed during this period. Between July and September 2014, the fluorescence remained constant. PSII activity seemed to be less sensitive to drought than sap flow and gas exchange, and similar results were observed by Souza et al. (2004).

Photosynthetic responses to drought may differ according to plant strategy concerning water stress. The declines in photochemical efficiency are greater in drought-tolerant species (*Quercus coccifera* L., *Q. ilex*, and *Juniperus phoenicea* L.) than in drought-sensitive species (*Pinus halepensis* Mill.; Martínez-Ferri et al. 2000). PSII activity



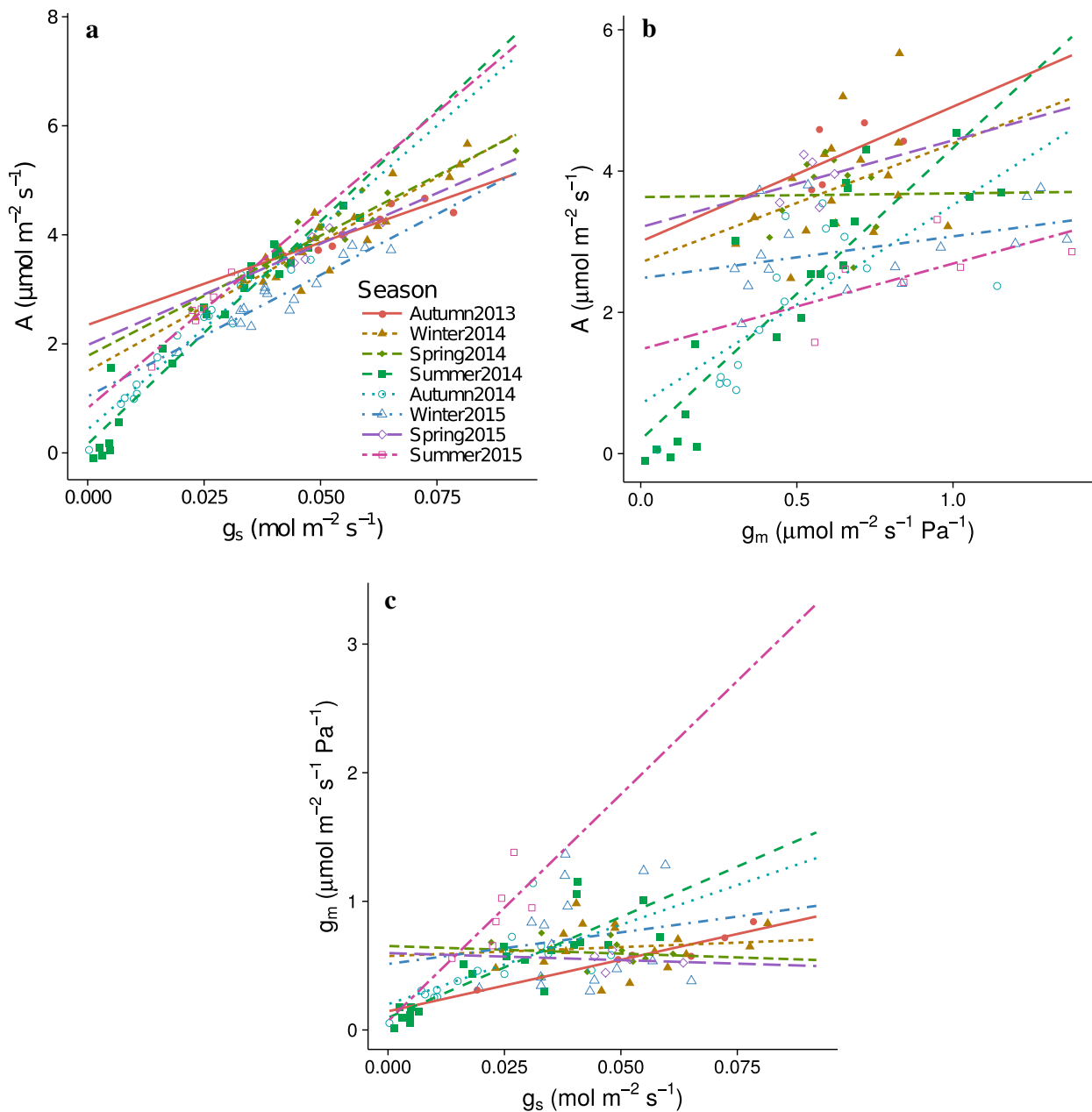


**Fig. 5** Mean  $A$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (a),  $g_s$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (b),  $g_m$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ ) (c),  $V_{\text{cmax}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (d),  $J_{\text{max}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (e) and TPU ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (f). Error bars represent the standard errors of the mean. Differences between dates are indicated by dissimilar letters ( $P < 0.05$ )

produces ATP and NADPH, which are used in carbon fixation (Calvin cycle). Reducing carbon assimilation may result in excesses of ATP and NADPH, and thus generation

of an oxidative stress (Murata et al. 2007; Damour et al. 2010). These two compounds may be consumed via photorespiration (Martínez-Ferri et al. 2000; Osuna et al. 2015). The stability of photochemical efficiency observed in our study confirms the status of *P. laricio* as water-saver species.

The stability of chlorophyll fluorescence parameters indicates the absence of photoinhibitory stress (Murata et al. 2007). After the drought period,  $g_s$ ,  $g_m$ , and



**Fig. 6** Change between  $A$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and  $g_s$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (a),  $A$  and  $g_m$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ ) (b) and  $g_m$  and  $g_s$  (c) by season

A returned to their previous values, suggesting that photosynthetic processes were either slightly damaged or not damaged at all.

## Conclusion

This long-term survey provided the first information regarding *P. laricio* physiology in a Mediterranean climate. Various parameters did not show the same sensitivity to seasonal changes. Sap flow was particularly sensitive to meteorological parameters during all seasons, as were  $A$ ,  $g_s$ , and  $g_m$ . Photochemical parameters,  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , and TPU showed some stability throughout the year. The association of these parameters demonstrated good performance (photochemistry, continuous carbon assimilation, and conductance) of *P. laricio* in winter, due to mild conditions, despite low sap flow. *P. laricio* withstands summer drought due to a reduction of sap flow and  $g_s$  associated with the stability of photochemical efficiency, which is characteristic of the water-saving strategy. These new findings show that *P. laricio* could undergo physiological adjustments to resist climate change. Moreover, these results serve as an important basis to further understand ecophysiological responses to environmental factors.

**Author contribution statement** FM and LF conceived and designed the experiments, GL, FM and LF performed the experiments, GL analysed the data and wrote the manuscript, FM and LF provided corrections.

**Acknowledgements** The authors would like to thank the forest firefighter and the townhall of Venaco for the access to the experimental stand. They would like to thank also Pierre Montpied (INRA, Nancy) for his advice and help about gas exchange measurements.

## Compliance with ethical standards

**Funding** This work was supported by Territorial Collectivity of Corsica and Office de l'Environnement de la Corse.

**Conflict of interest** The authors declare that they have no conflict of interest.

## References

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H et al (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manag* 259:660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Anfodillo T, Rento S, Carraro V et al (1998) Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline: seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. *Ann Sci For* 55:159–172. doi:10.1051/forest:19980110
- Avola G, Cavallaro V, Patanè C, Riggi E (2008) Gas exchange and photosynthetic water use efficiency in response to light, CO<sub>2</sub> concentration and temperature in *Vicia faba*. *J Plant Physiol* 165:796–804. doi:10.1016/j.jplph.2007.09.004
- Baquedano FJ, Castillo FJ (2006) Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees* 20:689–700. doi:10.1007/s00468-006-0084-0
- Christensen JH, Hewitson B, Busioci A et al (2007) Regional climate projections. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M and Miller HL (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, New York, NY, USA, pp 847–940
- Cornic G (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci* 5:187–188. doi:10.1016/S1360-1385(00)01625-3
- Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L (2010) An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant Cell Environ* 33:1419–1438
- Delzon S, Loustau D (2005) Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agric For Meteorol* 129:105–119. doi:10.1016/j.agrformet.2005.01.002
- Farquhar GD, Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149:78–90. doi:10.1007/BF00386231
- Flexas J, Medrano H (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C3 Plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann Bot* 89:183–189. doi:10.1093/aob/mcf027
- Flexas J, Barbour MM, Brendel O et al (2012) Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: an unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Sci* 193–194:70–84. doi:10.1016/j.plantsci.2012.05.009
- Giorgi F, Lionello P (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob Planet Change* 63:90–104. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005
- Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 42:193–200. doi:10.1051/forest:19850204
- Granier A, Gross P (1987) Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann Sci For* 44:1–14. doi:10.1051/forest:19870101
- Gu L, Pallardy SG, Tu K et al (2010) Reliable estimation of biochemical parameters from C3 leaf photosynthesis–intercellular carbon dioxide response curves. *Plant Cell Environ* 33:1852–1874. doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02192.x
- Gulías J, Flexas J, Abadía A, Madrano H (2002) Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree Physiol* 22:687–697. doi:10.1093/treephys/22.10.687
- Hegyfi F (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J (ed) *Growth models for tree and stand simulation*. Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden, pp 74–90
- Herguido E, Granda E, Benavides R et al (2016) Contrasting growth and mortality responses to climate warming of two pine species in a continental Mediterranean ecosystem. *For Ecol Manag* 363:149–158. doi:10.1016/j.foreco.2015.12.038
- Inventaire Forestier National (2006) *Inventaire forestier Départemental: Haute-Corse (2004) et Corse du Sud (2003) 3ème inventaire*. IFN, Nogent-sur-Vernisson, France
- Klein T, Hoch G, Yakir D, Körner C (2014a) Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiol* 34:981–992. doi:10.1093/treephys/tpu071

- Klein T, Rotenberg E, Cohen-Hilaleh E et al (2014b) Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. *Ecohydrology* 7:409–419. doi:[10.1002/eco.1360](https://doi.org/10.1002/eco.1360)
- Lawlor DW, Tezara W (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann Bot* 103:561–579. doi:[10.1093/aob/mcn244](https://doi.org/10.1093/aob/mcn244)
- Lebourgeois F (2000) Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Ann For Sci* 57:155–164. doi:[10.1051/forest:2000166](https://doi.org/10.1051/forest:2000166)
- Leone V, Lovreglio R (2004) Conservation of Mediterranean pine woodlands: scenarios and legislative tools. *Plant Ecol* 171:221–235. doi:[10.1023/B:VEGE.0000029377.59216.e5](https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029377.59216.e5)
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S et al (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For Ecol Manag* 259:698–709
- Lu P, Biron P, Bréda N, Granier A (1995) Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Ann Sci For* 52:117–129. doi:[10.1051/forest:19950203](https://doi.org/10.1051/forest:19950203)
- Lu P, Urban L, Zhao P (2004) Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice. *Acta Bot Sin Engl Ed* 46:631–646
- Lundmark T, Bergh J, Strand M, Koppel A (1998) Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. *Trees* 13:63–67. doi:[10.1007/s004680050187](https://doi.org/10.1007/s004680050187)
- Martín-Benito D, Cherubini P, del Río M, Cañellas I (2008) Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees* 22:363–373. doi:[10.1007/s00468-007-0191-6](https://doi.org/10.1007/s00468-007-0191-6)
- Martínez-Ferri E, Balaguer L, Valladares F et al (2000) Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiol* 20:131–138. doi:[10.1093/treephys/20.2.131](https://doi.org/10.1093/treephys/20.2.131)
- Maseyk KS, Lin T, Rotenberg E et al (2008) Physiology–phenology interactions in a productive semi-arid pine forest. *New Phytol* 178:603–616. doi:[10.1111/j.1469-8137.2008.02391.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02391.x)
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot* 51:659–668. doi:[10.1093/jexbot/51.345.659](https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659)
- Meehl GA, Stocker TF, Collins WD et al (2007) Global climate projections. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M and Miller HL (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, New York, NY, USA, pp 747–845
- Müller P, Li X-P, Niyogi KK (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol* 125:1558–1566. doi:[10.1104/pp.125.4.1558](https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558)
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev SI (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim Biophys Acta* 1767:414–421. doi:[10.1016/j.bbabi.2006.11.019](https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.11.019)
- Ogaya R, Penuelas J, Asensio D, Llusià J (2011) Chlorophyll fluorescence responses to temperature and water availability in two co-dominant Mediterranean shrub and tree species in a long-term field experiment simulating climate change. *Environ Exp Bot* 73:89–93
- Osuna JL, Baldocchi DD, Kobayashi H, Dawson TE (2015) Seasonal trends in photosynthesis and electron transport during the Mediterranean summer drought in leaves of deciduous oaks. *Tree Physiol* 35:485–500. doi:[10.1093/treephys/tpv023](https://doi.org/10.1093/treephys/tpv023)
- Ottander C, Campbell D, Öquist G (1995) Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta* 197:176–183. doi:[10.1007/BF00239954](https://doi.org/10.1007/BF00239954)
- Peuke AD, Rokitta M, Zimmermann U et al (2001) Simultaneous measurement of water flow velocity and solute transport in xylem and phloem of adult plants of *Ricinus communis* over a daily time course by nuclear magnetic resonance spectrometry. *Plant Cell Environ* 24:491–503. doi:[10.1046/j.1365-3040.2001.00704.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00704.x)
- Prévosto B (2005) Les indices de compétition en foresterie: exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Rev For Francaise* 5:413–430
- Quézel P, Médail F (2003) *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Editions scientifiques et médicales. Elsevier SAS, Paris
- Rameau J-C, Mansion D, Dumé G, Gauberville G (2008) *Flore forestière française: région Méditerranéenne*. Forêt privée française, Paris
- Repo T, Launiainen S, Lehto T et al (2016) The responses of Scots pine seedlings to waterlogging during the growing season. *Can J For Res* 46:1439–1450. doi:[10.1139/cjfr-2015-0447](https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0447)
- Richardson DM (ed) (2000) *Pines of the Mediterranean basin*. In: *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 153–170
- Schabaver H (2001) *Le pin laricio de Corse dans son aire naturelle Pinus nigra subsp. laricio. var. corsicana*. Office National des Forêts, Paris
- Souza RP, Machado EC, Silva JAB et al (2004) Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environ Exp Bot* 51:45–56
- Sperlich D, Chang CT, Peñuelas J et al (2015) Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest. *Tree Physiol* 35:501–520
- Sun Y, Gu L, Dickinson RE et al (2014) Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements. *Plant Cell Environ* 37:978–994. doi:[10.1111/pce.12213](https://doi.org/10.1111/pce.12213)
- von Caemmerer S (2000) *Biochemical models of leaf photosynthesis*. Csiro Publishing, Collingwood
- Warren CR (2006) Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees* 20:157–164. doi:[10.1007/s00468-005-0021-7](https://doi.org/10.1007/s00468-005-0021-7)
- Warren CR, Dreyer E (2006) Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO<sub>2</sub>: results from two independent approaches. *J Exp Bot* 57:3057–3067. doi:[10.1093/jxb/erl067](https://doi.org/10.1093/jxb/erl067)
- Warren CR, Ethier GJ, Livingston NJ et al (2003) Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) canopies. *Plant Cell Environ* 26:1215–1227. doi:[10.1046/j.1365-3040.2003.01044.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01044.x)
- Warren CR, Livingston NJ, Turpin DH (2004) Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiol* 24:971–979. doi:[10.1093/treephys/24.9.971](https://doi.org/10.1093/treephys/24.9.971)
- Way DA, Sage RF (2008) Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. *Glob Change Biol* 14:624–636. doi:[10.1111/j.1365-2486.2007.01513.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01513.x)
- Xu L, Baldocchi DD (2003) Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiol* 23:865–877

# Annexe

TABLEAU XVII. – Résultats des ANCOVA pour la relation **photosynthèse (A)/conductance stomatique ( $g_s$ )**. Le seuil de significativité est de  $P < 0,05$ .

		Automne 2013		Hiver 2014		Printemps 2014	
				F	P	F	P
Automne 2013	$g_s$			117,23	< 0,001	152,08	< 0,001
	saison			1,77	ns	5,83	< 0,05
	$g_s$ *saison			1,73	ns	2,13	ns
Hiver 2014	$g_s$					206,6	< 0,001
	saison					1,48	ns
	$g_s$ *saison					0,26	ns
Printemps 2014	$g_s$						
	saison						
	$g_s$ *saison						
Ete 2014	$g_s$						
	saison						
	$g_s$ *saison						
Automne 2014	$g_s$						
	saison						
	$g_s$ *saison						
Hiver 2015	$g_s$						
	saison						
	$g_s$ *saison						
Printemps 2015	$g_s$						
	saison						
	$g_s$ *saison						
Ete 2015							

Résultats des ANCOVA pour la relation  $A/g_s$  (suite).

Ete 2014		Automne 2014		Hiver 2015		Printemps 2015		Ete 2015	
F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
493,36	< 0,001	576,35	< 0,001	289,53	< 0,001	33,89	< 0,001	236,35	< 0,001
17,21	< 0,001	5,91	< 0,05	15,66	< 0,001	0,05	ns	0,51	ns
12,7	< 0,01	16,53	< 0,001	2,51	ns	0,22	ns	11,07	< 0,01
623,13	< 0,001	587,67	< 0,001	256,6	< 0,001	112,03	< 0,001	204,18	< 0,001
0,51	ns	1,51	ns	32,45	< 0,001	0,09	ns	0,03	ns
26,45	< 0,001	13,74	< 0,001	0,14	ns	0,21	ns	2,47	ns
707,34	< 0,001	804,86	< 0,001	338,198	< 0,001	149,06	< 0,001	319,59	< 0,001
0,11	< 0,05	7,12	ns	80,74	< 0,001	2,14	< 0,05	1,27	ns
32,48	< 0,001	23,75	ns	0,01	ns	0,21	ns	5,97	< 0,05
		289,53	< 0,001	478,19	< 0,001	450,25	< 0,001	397,15	< 0,001
		0,67	ns	22,73	< 0,001	5,28	< 0,05	7	< 0,05
		0,1	ns	21,62	< 0,001	3,39	ns	0,28	ns
				413,73	< 0,001	469,33	< 0,001	305,4	< 0,001
				13,4	< 0,001	2,57	ns	8,58	< 0,01
				19,07	< 0,001	4,62	< 0,05	0,02	ns
						185,9	< 0,001	125,42	< 0,001
						28,78	< 0,001	26,28	< 0,001
						0,28	ns	6,56	< 0,05
								170,34	< 0,001
								2,47	ns
								4,8	ns

TABLEAU XVIII. – Résultats des ANCOVA pour la relation A/conductance mésophyllienne ( $g_m$ ). Le seuil de significativité est de  $P < 0,05$ .

		Automne 2013	Hiver 2014		Printemps 2014	
			F	P	F	P
Automne 2013	$g_m$		3,35	ns	0,92	ns
	saison		1,46	ns	3,23	ns
	$g_m$ *saison		0,01	ns	0,48	ns
Hiver 2014	$g_m$				2,58	ns
	saison				0,06	ns
	$g_m$ *saison				0,51	ns
Printemps 2014	$g_m$					
	saison					
	$g_m$ *saison					
Ete 2014	$g_m$					
	saison					
	$g_m$ *saison					
Automne 2014	$g_m$					
	saison					
	$g_m$ *saison					
Hiver 2015	$g_m$					
	saison					
	$g_m$ *saison					
Printemps 2015	$g_m$					
	saison					
	$g_m$ *saison					
Ete 2015						

Résultats des ANCOVA pour la relation  $A/g_m$  (suite).

Ete 2014		Automne 2014		Hiver 2015		Printemps 2015		Ete 2015	
F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
96,35	< 0,001	30,65	< 0,001	1,79	ns	3,25	ns	1,66	ns
14,41	< 0,001	18,42	< 0,001	25,16	< 0,001	0,36	ns	35,87	< 0,001
0,6	ns	0,09	ns	0,37	ns	0,04	ns	0,12	ns
92,27	< 0,001	36,14	< 0,001	2,13	ns	2,51	ns	< 0,00	ns
15,47	< 0,001	21,15	< 0,001	15,96	< 0,001	0,45	ns	16,79	< 0,001
4,46	< 0,05	0,72	ns	1,1	ns	0,01	ns	0,1	ns
91,54	< 0,001	26,7	< 0,001	0,75	ns	< 0,00	ns	1,83	ns
13,74	< 0,001	18,68	< 0,001	12,62	< 0,01	0,53	ns	14,37	< 0,01
3,81	ns	1,55	ns	0,1	ns	0,07	ns	0,4	ns
		79,34	< 0,001	66,92	< 0,001	84,17	< 0,001	64,98	< 0,001
		0,23	ns	0,32	ns	16,78	< 0,001	9,84	< 0,01
		2,02	ns	31,5	< 0,001	0,29	ns	6,16	< 0,05
				19,76	< 0,001	19,71	< 0,001	15,312	< 0,01
				4,83	< 0,05	18,89	< 0,001	1,06	ns
				7,14	< 0,05	0,08	ns	1,41	ns
						0,71	ns	2,97	ns
						14,86	< 0,01	3,03	ns
						0,03	ns	0,47	ns
								3,25	ns
								22,33	< 0,01
								< 0,00	ns



TABLEAU XIX. – Résultats des ANCOVA pour la relation  $g_m/g_s$ . Le seuil de significativité est de  $P < 0,05$ .

		Automne 2013	Hiver 2014		Printemps 2014	
			F	P	F	P
Automne 2013	$g_s$		2,83	ns	6,19	< 0,05
	saison		0,84	ns	1,04	ns
	$g_s$ *saison		2,3	ns	6,45	< 0,05
Hiver 2014	$g_s$				0,2	ns
	saison				0,37	ns
	$g_s$ *saison				0,24	ns
Printemps 2014	$g_s$					
	saison					
	$g_s$ *saison					
Ete 2014	$g_s$					
	saison					
	$g_s$ *saison					
Automne 2014	$g_s$					
	saison					
	$g_s$ *saison					
Hiver 2015	$g_s$					
	saison					
	$g_s$ *saison					
Printemps 2015	$g_s$					
	saison					
	$g_s$ *saison					
Ete 2015						

Résultats des ANCOVA pour la relation  $g_m/g_s$  (suite).

Ete 2014		Automne 2014		Hiver 2015		Printemps 2015		Ete 2015	
F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
54,26	< 0,001	17,39	< 0,001	0,72	ns	31,05	< 0,001	0,21	ns
12,1	< 0,01	4	ns	1,42	ns	0,14	ns	17,12	< 0,01
3,7	ns	0,81	ns	0,09	ns	3,88	ns	3,81	ns
4,73	< 0,001	14,17	< 0,001	0,22	ns	0,19	ns	1,26	ns
2,1	ns	< 0,01	ns	0,77	ns	1,41	ns	7,16	< 0,05
15,64	< 0,001	5,68	< 0,05	0,19	ns	0,05	ns	4,7	< 0,05
50,77	< 0,001	13	< 0,01	0,15	ns	0,045	ns	4,33	ns
4,06	ns	0,39	0	0,95	ns	0,66	ns	8,13	< 0,05
11,55	< 0,01	5,67	< 0,05	0,3	ns	< 0,00	ns	6,83	< 0,05
		61,96	< 0,001	24,14	< 0,001	46,2	< 0,001	47,73	< 0,001
		0,22	ns	0,01	ns	11,86	< 0,01	24,62	< 0,001
		0,66	ns	2,34	ns	2,16	ns	1,71	ns
				9,52	< 0,01	9,52	< 0,01	15,99	< 0,001
				0,22	ns	3,97	ns	17,44	< 0,001
				0,74	ns	1,2	ns	1,98	ns
						0,07	ns	0,01	ns
						1,25	ns	1,98	ns
						0,06	ns	1,07	ns
								5,38	ns
								7,12	< 0,05
								3,63	ns

TABLEAU XX. – Résultats (Equation, R<sup>2</sup> et P) des régressions linéaires A/g<sub>s</sub>, A/g<sub>m</sub> et g<sub>m</sub>/g<sub>s</sub>. Le seuil de significativité est de P < 0,05.

Saison	A/g <sub>s</sub>			A/g <sub>m</sub>			g <sub>m</sub> /g <sub>s</sub>		
	Equation	R <sup>2</sup>	p	Equation	R <sup>2</sup>	p	Equation	R <sup>2</sup>	p
Automne 2013	$y = 30,160x + 2,348$	0,74	< 0,05	$y = 1,910x + 3,002$	0,29	ns	$y = 8,016x + 0,145$	0,91	< 0,01
Hiver 2014	$y = 47,355x + 1,498$	0,83	< 0,001	$y = 1,685x + 2,706$	0,14	ns	$y = 1,390x + 0,575$	0,02	ns
Printemps 2014	$y = 44,106x + 1,779$	0,89	< 0,001	$y = 0,052x + 3,632$	$1,2 \cdot 10^{-5}$	ns	$y = -1,182x + 0,653$	0,02	ns
Eté 2014	$y = 81,746x + 0,160$	0,94	< 0,001	$y = 4,132x + 0,197$	0,79	< 0,001	$y = 15,662x + 0,095$	0,74	< 0,001
Automne 2014	$y = 74,269x + 0,430$	0,94	< 0,001	$y = 2,817x + 0,702$	0,47	< 0,01	$y = 12,35x + 0,200$	0,46	ns
Hiver 2015	$y = 44,567x + 1,036$	0,88	< 0,001	$y = 0,59x + 2,48$	0,15	ns	$y = 4,912x + 0,513$	0,02	ns
Printemps 2015	$y = 37,137x + 1,979$	0,7	< 0,05	$y = 1,230x + 3,206$	0,06	ns	$y = -1,094x + 0,597$	0,02	ns
Eté 2015	$y = 72,365x + 0,822$	0,91	< 0,001	$y = 1,216x + 1,475$	0,38	ns	$y = 35,261x + 0,069$	0,48	ns





## Abstract

---

The effects of prescribed burning in heterogeneous field conditions on *Pinus nigra* subsp. *laricio* are still quite unknown. In this perspective, a multidisciplinary approach combining physical fire measurements, physiological and ecological measurements was implemented. Two experiments of prescribed burning were carried out in different locations. First, in a forest of mature *P. nigra* subsp. *laricio* in true conditions ; then, in nursery, as a preliminary study to test indicators and obtain information on young individuals.

For each experiment, the intensity of prescribed burning was characterized by temperature measurements in and out of the trunk. Physiological monitoring was carried out with the use of several complementary approaches : gas exchange, chlorophyll fluorescence, sap flux and loss of conductance. A survey was also performed on the plot scale (litter mass, botanical) during three years.

Since *P. nigra* subsp. *laricio* is not studied much, we first tried to evaluate seasonal variations of physiological indicators. Pines showed a significant response to weather, with a decrease in gas exchange with the atmosphere, this behaviour is typical of a water saver strategy. These results have been used as a basis to explain ecophysiological responses of pines to environmental disturbances.

Following the prescribed burning, significant differences were observed between the experiment in the nursery and the experiment in the forest. Indicators of vitality used showed no significant effects on mature pines. Young individuals were much more sensitive, suffering severe damages to the trunk and crown, causing the death of some pines.

The specific richness and composition of undergrowth vegetation were strongly influenced by short-term prescribed burning and did not return to baseline after three years.

The information acquire allowed us to extend knowledge about the physiology and tolerance to hydric and thermal stresses for *P. nigra* subsp. *laricio* as well as to provide recommendations to forest managers.

**Keywords :** *Pinus nigra* subsp. *laricio*, prescribed burning, sap flow, gas exchanges, chlorophyll fluorescence

## Résumé

---

Les effets des brûlages dans des conditions hétérogènes de terrain sur les pinèdes à *Pinus nigra* subsp. *laricio* sont encore mal connus. Dans cette optique, une approche multidisciplinaire associant des mesures physiques du feu, à un suivi de mesures physiologiques et écologiques a été mise en œuvre. Deux expérimentations de brûlages dirigés ont été réalisées, la première dans une forêt de *P. nigra* subsp. *laricio* en conditions réelles sur des individus matures ; la seconde en pépinière a consisté en une étude préliminaire pour tester des indicateurs et obtenir des renseignements sur de jeunes individus.

Pour chaque expérimentation, l'intensité du brûlage dirigé a été caractérisée par des mesures de température dans et hors du tronc. Un suivi physiologique a été effectué en se basant sur plusieurs approches complémentaires : échanges gazeux, fluorescence chlorophyllienne, flux de sève et perte de conductance. Un suivi a également été réalisé à l'échelle de la parcelle (masse de litière, botanique) pendant trois ans.

*Pinus nigra* subsp. *laricio* ayant été peu étudié, nous nous sommes d'abord attachés à évaluer les variations saisonnières des indicateurs physiologiques. Les pins ont montré une réponse significative aux conditions météorologiques, avec une diminution des échanges gazeux avec l'atmosphère, ce qui est caractéristique d'une stratégie de conservation de l'eau lors d'une sécheresse. Les résultats obtenus ont servi de base pour expliquer les réponses écophysiological aux perturbations environnementales.

Suite aux brûlages dirigés, d'importantes différences ont été observées entre les expérimentations. Les transferts de chaleur ont été plus importants pour les pins de la pépinière que pour ceux en forêt. Les indicateurs de vitalité utilisés ont montré l'absence d'effets significatifs sur des pins matures. Les jeunes individus se sont montrés beaucoup plus sensible, ils ont subi des dommages importants au niveau du tronc et du houppier, provoquant la mort de certains pins.

La richesse spécifique et la composition de la végétation de sous-bois ont été fortement influencées par le brûlage dirigé à court terme, et ne sont pas retournées à l'état initial après trois ans.

Les informations obtenues ont permis d'approfondir les connaissances sur la physiologie et la tolérance aux stress hydrique et thermique de *P. nigra* subsp. *laricio*. Ces travaux ont également permis de fournir des recommandations pour les gestionnaires forestiers.

**Mots clés :** *Pinus nigra* subsp. *laricio*, brûlage dirigé, flux de sève, échanges gazeux, fluorescence chlorophyllienne