

Titre: Contribution à l'étude de la plasticité des traits liés au feu chez des espèces à germination obligatoire dans les zones soumises à différents régimes de feu.

Title: Plasticity of fire-related traits of some obligate seeder species in different fire-prone areas.

Résumé:

Depuis très longtemps dans les écosystèmes méditerranéens, les espèces se sont adaptées au feu, et plus exactement à un régime de feu, en développant des stratégies qui leur ont permis de résister au feu (pour des régimes de feux de surface de faible à moyenne intensité) ou de brûler aisément (pour des régimes de feux de cime de forte intensité) et d'ainsi déclencher leur reproduction. En fonction de ces stratégies, les espèces ont développé différents traits liés au feu (traits fonctionnels, structuraux ou chimiques) pour être soit résistantes au feu (fire-resister species) en supportant le passage du feu ou au contraire être résilientes (fire-evader species) en augmentant leur inflammabilité et en transmettant ainsi leur patrimoine génétique aux générations post-feu. La plupart des travaux réalisés sur le sujet se concentraient sur les différences d'inflammabilité entre espèces présentant différentes stratégies de régénération (par rejet ou par germination obligatoire) dans les écosystèmes soumis aux incendies, ou testaient la variabilité intra-spécifique des traits liés au feu en fonction de la récurrence des feux. Cependant, ces derniers ne prenaient cependant pas en compte différentes localités biogéographiques ni différentes stratégies adaptatives au feu.

Dans le cadre de ce travail, les principaux objectifs seront d'identifier s'il existe une variation intra-spécifique des traits liés au feu et de l'inflammabilité (et jusque dans quelle mesure) chez des populations d'espèces à germination obligatoire, en fonction du régime de feu et dans différentes aires biogéographiques. Des données de génétique moléculaire décrivant la diversité génétique entre les populations et au sein des populations seront utilisées et corrélées aux données obtenues sur les traits pour mettre en évidence une éventuelle microévolution des populations en fonction du régime de feu. Des espèces présentant différentes stratégies adaptatives au feu seront testées de façon à savoir si cette tendance est la même pour les deux types de stratégies. Ce travail contribuera à prédire les réponses des écosystèmes au changement global amorcé, notamment dans les zones actuellement peu soumise au risque incendie.

Since a very long time in Mediterranean ecosystems, species have adapted to fire, especially to a fire regime, by developing strategies that have allowed them to resist the fire (for low to medium intensity surface fires) or to readily burn (for high intensity crown fires); thus triggering their reproduction. According to these strategies, the species have developed different fire-related traits to become fire-resistant (fire-resister species) and tolerate the fire or on the contrary fire-resilient (fire-evader species) by enhancing their flammability and passing on their genetic inheritance to the post-fire generation. Most previous works focused on the differences in flammability between different species of different regeneration

strategies (reproducers vs obligate seeders) in fire-prone ecosystems, or tested intraspecific variability of fire-related traits according to different fire regimes but without taking into account different biogeographic locations and different adaptive strategies to fire.

The main objectives of this work will be to identify if there is an intra-specific variation of the fire related traits and of the flammability (and to what extent), according to the fire regime and in different biogeographical areas, within populations of obligate seeder species. Data on molecular genetics describing relationships within and among populations will be collected and correlated to data obtained on traits in order to provide evidence of microevolution related to fire. Species that present different adaptive strategies to fire will be tested in order to find out if the trend is the same for both types of strategy. This work will contribute to predict ecosystem responses to the on-going global change, especially in areas currently not under high fire risk.

Contexte et enjeux :

Depuis plusieurs décennies, l'augmentation des températures a entraîné une augmentation de l'activité des feux dans de nombreux pays (Westerling et al. 2006; Pausas 2004; Oliveira et al. 2012). A l'échelle globale, cette tendance sera probablement renforcée (Moritz et al. 2012) et divers scénarios de changement climatique montrent une augmentation significative des températures moyennes durant les cent prochaines années, menant à une accentuation du risque incendie. De plus, des changements dans les limites des aires bioclimatiques sont attendus en particulier dans la partie nord de la région méditerranéenne et à plus haute altitude, ce qui devrait donc mener à une augmentation du risque incendie vers le nord de la région. Certaines espèces végétales pourraient être impactées par ce changement du risque incendie, comme par exemple, les espèces européennes d'arbres montagnards qui sont inégalement exposés à une augmentation de ce risque en fonction de l'inflammabilité de leur niche (Fréjaville 2015), mais également les espèces présentes dans plusieurs zones bioclimatiques et qui sont donc adaptées à différentes conditions (notamment de régimes de feu).

Dans le cadre du changement global, de façon à pouvoir prédire les réponses des espèces aux changements environnementaux (comme le changement de régime de feux), il est nécessaire de comprendre comment ces espèces vont s'ajuster à ces changements, par le biais de l'adaptation (une conséquence de la sélection naturelle qui favorise, avec un pas de temps important, les génotypes les mieux adaptés aux nouvelles conditions) ou de l'acclimatation (qui permet une réponse rapide mais temporaire grâce à la plasticité phénotypique exprimée par un génotype). La variabilité phénotypique mesurée chez les espèces peut être engendrée par ces deux mécanismes mais avec différentes conséquences écologiques et évolutives.

L'inflammabilité des plantes est un important driver qui joue un rôle fondamental dans les écosystèmes terrestres (Bond & Keeley 2005). Les traits liés au feu permettant un accroissement de l'inflammabilité diffèrent entre les espèces (Papió & Trabaud 1991; Behm et al. 2004) et affectent différentes composantes de l'inflammabilité (Santana et al. 2011; Schwilk & Caprio 2011); certaines communautés végétales vont donc plus sûrement brûler que d'autres (Bond & Van Wilgen 1996). Des travaux antérieurs sur l'inflammabilité des plantes dans les écosystèmes

soumis aux incendies de forêt se sont principalement concentrés sur les différences entre espèces, spécialement entre espèces possédant différentes stratégies de régénération (Cowan & Ackerly, 2010; Saura-Mas et al. 2010). Cependant, très peu de travaux, comme ceux de Pausas et al. (2012), ont étudié la variabilité intra-spécifique et sa relation avec les régimes de feu, mais sans toutefois prendre en compte la variation de l'inflammabilité des litières (combustible mort de surface dont le rôle est important dans la propagation du feu) ni l'impact du changement climatique sur ces espèces. Identifier (i) s'il existe une variation intra-spécifique des traits liés au feu et de l'inflammabilité (et dans quelle mesure) au sein de populations d'espèces présentant différentes stratégies adaptatives au feu en fonction du régime de feu (et si oui, est-elle le fruit d'une microévolution ?) et (ii) si cette variation se produit également dans différentes aires biogéographiques, contribuera à prédire les réponses des écosystèmes au changement global en cours.

Par ailleurs, lier le pattern de variation intra-spécifique des traits à l'historique des feux est une contribution novatrice et les données combinées de génétique et des traits pourraient apporter des preuves de microévolution liée au feu chez les espèces étudiées.

Conformité par rapport au RPO du TR : Ce sujet de recherche s'insère dans l'axe Axe R3 - Risques, Réponses et Restauration- et dans la thématique « Evaluation, modélisation et options de prévention des risques » du TR SEDYVIN (RPO 2014-2018). Ces recherches permettront de développer des éléments de connaissances pour les politiques de prévention du risque d'incendie, et d'assurer la durabilité des systèmes et des territoires dans un contexte de changement climatique et de changement d'usage des sols.

Argumentaire sur contribution aux défis du plan stratégique (approche intégrative, interdisciplinaire, ...) :

Cette thèse contribue au Défi 3 « Gestion des risques : Elargir l'approche des risques par l'étude de la vulnérabilité et de la viabilité des systèmes environnementaux » dont l'objectif consiste « à étudier les risques dans toutes leurs dimensions par un mode de recherche qui intègre les questions de viabilité, de résilience, de capacités d'adaptation des systèmes environnementaux anthropisés, afin d'en réduire la vulnérabilité. En particulier, l'évaluation de la résilience et de la vulnérabilité des systèmes écologiques doit être considérée, et la question des valeurs, notamment de leur maintien doit être abordée. ». En s'intéressant aux conséquences à long terme du changement climatique (augmentation des températures donc du risque d'incendie) sur la conservation de la biodiversité des écosystèmes forestiers, nous étendons la notion de risque à l'étude "des conséquences des changements globaux" sur les régimes d'incendie dans le SE de la France, en nous focalisant sur le devenir des espèces liées au feu lorsque le régime d'incendie pour lequel elles sont adaptées change. Cette thèse contribue à l'élaboration de "nouvelles méthodes et indicateurs d'évaluation des vulnérabilités et de la résilience des écosystèmes concernés".

Inflexions :

Ce travail de thèse est en lien essentiellement avec l'inflexion 5 « adaptation au changement global » dans le cadre de l'étude des capacités d'adaptation des espèces développant différentes stratégies d'adaptation au feu en fonction du changement de régime de feux dans le SE de la France.

Descriptif des travaux :

1- Etat de l'art

Au niveau de l'espèce, les espèces caractérisant les environnements soumis aux incendies brûlent très facilement car la sélection naturelle a favorisé les mécanismes hérités pour acquérir les caractéristiques nécessaires à une meilleure inflammabilité ; d'après Mutch (1970) les procédés de sélection ont favorisé les espèces les plus inflammables. Au niveau individuel, la théorie de l'« inclusive fitness » de Bond & Midgley (1995) suggère que les traits améliorant l'inflammabilité augmenteraient la mortalité des individus voisins, ce qui en retour, créerait plus d'espace pour le recrutement des espèces les plus inflammables. Les traits fonctionnels comme la sérotonine ou la capacité à rejeter sont adaptatives dans les environnements soumis aux incendies et sont une stratégie de résilience au feu développée par certaines espèces se développant dans ces milieux. D'autres traits (structuraux ou chimiques) liés au feu (comme le manque d'auto-élagage, la proportion en combustible mort, etc.) peuvent influencer localement le comportement du feu, améliorant l'inflammabilité en particulier chez les espèces à germination obligatoire comme les pins (Schwilk 2003; Schwilk & Caprio 2011). Chez ces espèces, les canopées sont très inflammables (Saura-Mas et al. 2010) et la régénération post-feu ne dépend que des graines, ces espèces présentant des cônes sérotonineux qui permettent le stockage d'une banque de graines dans la canopée (Bond & Van Wilgen 1996; Pausas et al. 2004). Plusieurs de ces traits sont combinés chez des espèces résilientes, comme *Pinus halepensis*, qui sont appelées « fire-evader species » (Fonda 2001 et Fonda et al. 1998) ou « fire-embracing species » (Schwilk & Ackerly 2001). D'autres espèces soumises aux incendies, comme *P. sylvestris*, ont développé une stratégie différente basée sur leur résistance aux feux de surface ; ces espèces résistantes sont appelées « fire-resister species » (Fonda 2001 et Fonda et al. 1998) ou « fire surviving species » (Schwilk & Ackerly 2001) et présentent d'autres traits leur permettant de supporter le passage du feu (auto-élagage, écorce épaisse, taille importante, etc.).

Des études antérieures ont suggéré que différents mécanismes génétiques expliquaient l'évolution de l'inflammabilité (Kerr et al. 1999; Schwilk & Kerr 2002) ; cependant, les traits fonctionnels comme la sérotonine ou la capacité à rejeter, sont adaptatives dans les environnements soumis aux incendies, même si les plantes sont plus adaptées à un régime de feu particulier plutôt qu'au feu lui-même (Keeley et al. 2011), et leurs traits pourraient varier avec le changement de régime de feu. Par opposition, certains auteurs ont déclaré qu'une inflammabilité accrue chez des espèces qui nécessitent le passage du feu pour se régénérer était peut-être encore plus élevée dans un environnement où la fréquence de feu antécédente était faible (Bowman et al. 2014). Selon divers travaux (Taylor et al. 2014; Bowman et al. 2014; Clarke et al. 2014; Lindenmeyer et al. 2011), évaluer si le feu sélectionne une plus forte inflammabilité n'est pas facile à aborder et les traits qui influencent la combustion de la plante

ne sont pas exclusivement associés à l'inflammabilité mais selon Pausas et al. (2012), la sélection naturelle agit sur les traits liés à l'inflammabilité de façon telle, que les feux récurrents accroissent l'inflammabilité des plantes même au niveau de la population. Contrairement aux espèces qui ne présentent pas d'adaptations au feu du fait de leur évolution à l'écart de ce type de perturbation, et donc qui seraient parmi les espèces les plus menacées si le risque incendie venait à s'élever, les espèces végétales présentes dans les écosystèmes soumis aux incendies ont évolué sous l'influence d'un régime de feu particulier, et ont donc tous les attributs biologiques nécessaires qui leur permettent d'être par exemple résilientes au feu (Arianoutsou and Ne'eman 2000) . Ces espèces ayant des traits adaptés à un régime de feu particulier peuvent être menacées si le régime de feu change, particulièrement lors d'une augmentation de la fréquence ou de l'intensité des feux dans le cadre du changement global (Diaz-Delgado et al. 2002; Eugenio & Lloret 2004) ou encore dans le cadre de la mise en place de brûlages dirigés plus fréquents pour contrôler efficacement la biomasse combustible. Mais il y a toutefois une limite à l'adaptation. Actuellement, lors de feux de forte intensité, les graines dans les cônes sérotineux et non-sérotineux, peuvent être brûlées mais le feu tue rarement ces types de graines (Knight et al. 2014) mais ceci pourrait s'aggraver si l'intensité des feux venait encore à augmenter, ou si la récurrence devenait si forte que l'on atteindrait une limite empêchant toute résilience possible. De même, si le régime de feux de surface se transformait en régime de feu de cime de forte intensité en ce qui concerne les espèces résistante.

Travaillant sur la variabilité intra-spécifique des traits liés au feu et leur relation avec le régime d'incendie, Pausas et al. (2012) ont montré que des individus d'*Ulex parviflorus* poussant au sein de populations fréquemment brûlées (succession post-incendie) étaient plus inflammables que ceux qui poussaient au sein de populations n'ayant pas subi le feu (succession post-culturale). Climent et al. (2004) ont travaillé sur les adaptations au feu de *Pinus canariensis* et ont mis en évidence que les traits liés au feu étaient les plus marqués dans les zones qui avaient subi les feux les plus intenses et les plus fréquents, mais sans toutefois démontrer le rôle du régime de feu sur l'inflammabilité de cette espèce.

2-Objectifs de la thèse et questionnement scientifique (Fig. 1)

Le feu est une perturbation importante qui contraint les communautés végétales ; néanmoins, notre capacité à lier l'inflammabilité des végétaux à leurs traits de vie est encore très basique et les patrons évolutifs de la variation des traits liés au feu parmi ces communautés a été relativement négligé. Puisque le feu est une perturbation en partie contrôlée par les caractéristiques des plantes (comme combustible), cela demande d'étudier les effets rétroactifs écologiques et évolutifs de l'inflammabilité. En effet, étudier comment les traits liés au feu (favorisant la résistance ou la résilience) peuvent influencer (positivement ou négativement) l'inflammabilité d'une espèce donnée (en prenant en compte aussi bien le combustible mort de surface que le combustible vivant) et varier en fonction du régime de feu, peut améliorer notre connaissance du fonctionnement des espèces associées aux écosystèmes soumis aux incendies, notamment dans le cadre du changement global.

Comme le déclarent Keeley et al. (2011), les espèces ayant des traits adaptés à un régime de feu donné peuvent être menacées quand ce régime change, si ces traits ne varient pas à la même cadence. Que se passera-t-il si l'espèce subit des feux plus intenses et plus rapprochés que ceux auxquels elle est adaptée ? Ce scénario s'applique dans le SE de la France, particulièrement avec l'augmentation de la récurrence et de l'intensité des feux dans le nord de la zone méditerranéenne française dans le cadre du changement global mais également avec la mise en place de la politique de brûlages dirigés pour le contrôle de la biomasse combustible dans ces zones.

Dans le cadre de ce travail, les traits liés au feu seront étudiés en fonction des différents régimes de feu pour mettre en évidence un possible ajustement de ces traits, ce qui conférerait aux espèces résilientes une meilleure inflammabilité quand la récurrence des feux augmente, ou une meilleure résistance aux espèces supportant le passage du feu par exemple.

Les espèces à germination obligatoire seront ciblées dans ce travail car l'adaptation à l'inflammabilité par exemple, est plus facile à suivre au niveau de la population qu'avec les espèces rejetant après feu.

En tenant compte des différents travaux réalisés sur les traits liés au feu des espèces résilientes ou résistantes, ce travail s'efforcera de :

- Etudier la variation intra-spécifique des traits et de l'inflammabilité de populations de ces espèces soumises à différents régimes de feu. Cette variation sera étudiée dans deux localisations biogéographiques différentes (gradient nord-sud), dans la limite de l'extension biogéographique de ces espèces,
- Caractériser les liens entre traits liés au feu et composantes de l'inflammabilité (selon Anderson 1970 et Martin et al. 1993) chez des espèces qui développent des stratégies adaptatives au feu,
- Mettre en évidence des réponses à l'échelle micro-évolutive aux différents régimes de feu, en recherchant l'héritabilité de ces traits au travers de la parenté génétique entre les populations
- Mettre en évidence quel traits seront le plus probablement modifiés avec le changement de régime de feu attendu dans le cadre du changement global, et jusque dans quelles limites.

L'étude des régimes de feu actuels et passés dans les différentes zones ciblées dans le cadre de ce travail sera nécessaire pour mieux comprendre la vulnérabilité ou l'adaptation des espèces au feu.

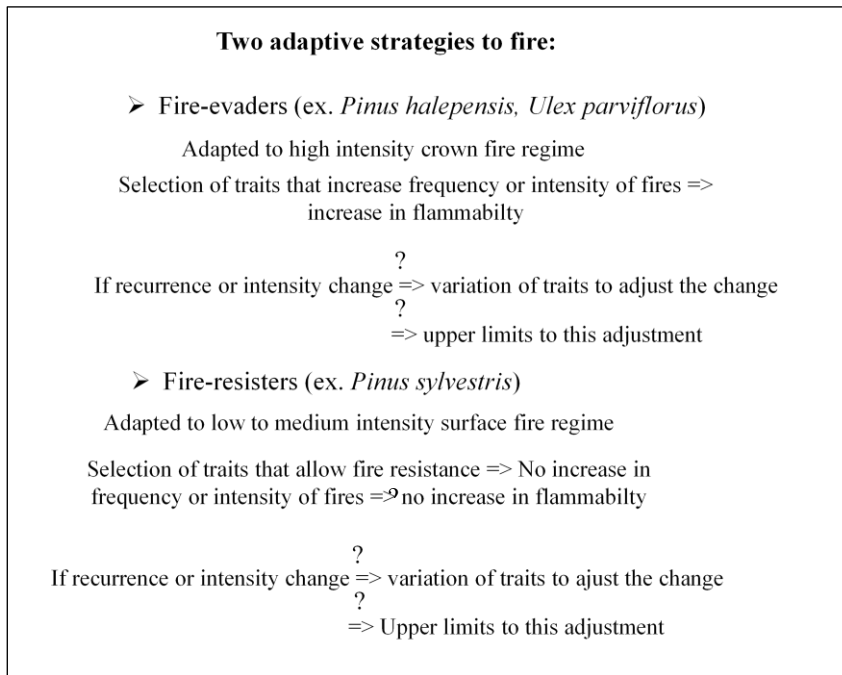


Figure 1: Principales interrogations à lever dans le cadre de ce travail

3- Hypothèses

La base de ce travail est que l'adaptation des traits liés au feu confère aux espèces résilientes une meilleure inflammabilité et une meilleure capacité à endurer le feu aux espèces résistantes quand le régime de feu s'intensifie. Par exemple, on peut émettre l'hypothèse dans le premier cas qu'une augmentation de la récurrence des feux entraînera une augmentation de la proportion de cônes sérotineux et une meilleure inflammabilité des litières ou du combustible vivant (branche par exemple) de l'espèce résiliente *P. halepensis*, ce qui démontrerait la capacité de cette espèce à s'ajuster à ces nouvelles conditions.

Les principales hypothèses qui sous-tendent ce travail sont (Fig. 2):

- (i) Les espèces des régions soumises aux incendies ont des traits adaptés à un régime de feu donné et ces traits vont varier en fonction du type de régime de feu (récurrence faible ou élevée) pour permettre un meilleur ajustement aux nouvelles conditions de milieu (les espèces résilientes se développant dans des milieux fortement soumis aux incendies seront plus inflammables, ou les espèces résistantes auront des caractéristiques leur permettant de résister au feu plus prononcées)
- (ii) La variabilité des traits est faible au sein d'un même régime de feu pour les espèces des deux stratégies d'adaptation au feu
- (iii) Chez les espèces résistantes, la variation du régime de feu entraîne une variation des traits liés au feu mais pas de l'inflammabilité contrairement aux espèces résilientes
- (iv) La variabilité des traits liés au feu se fait en fonction du régime de feu quelle que soit la localisation biogéographique et est le résultat d'une microévolution.

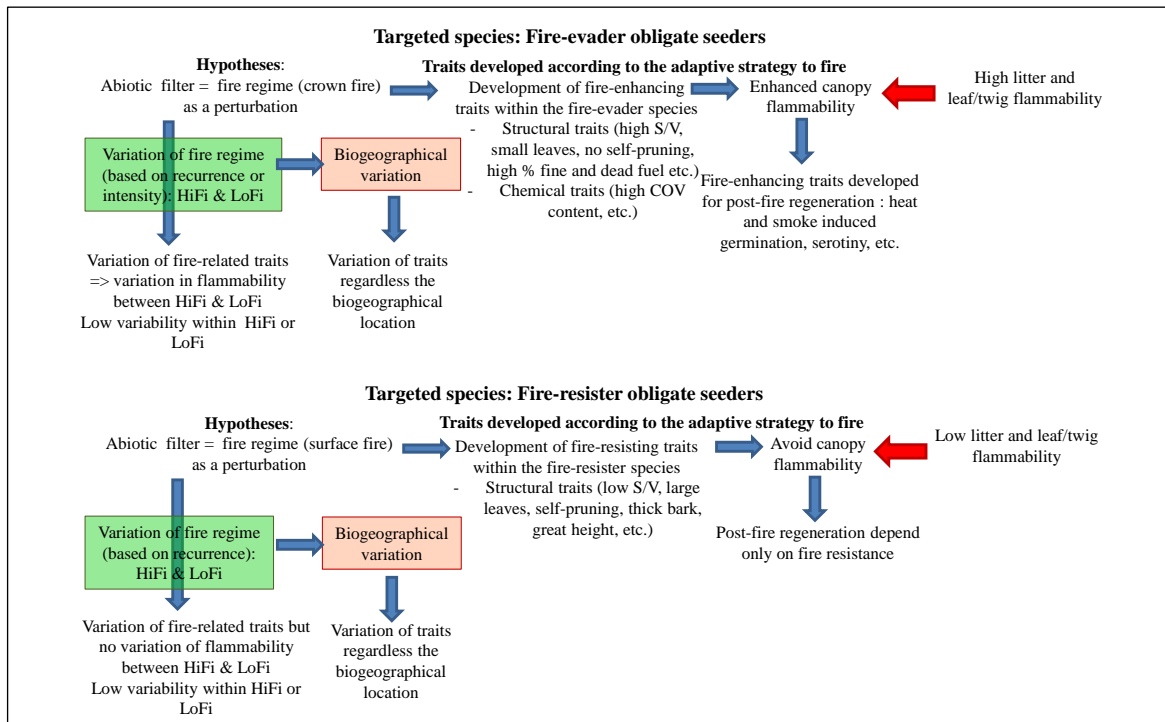


Figure 2: Hypothèses mises en place pour expliquer la variation des traits en fonction du régime de feu pour différentes stratégies adaptatives au feu

Tester ces hypothèses va demander les études suivantes : i) échantillonnage des traits morphologiques des populations en fonction du régime de feu et dans deux localisations biogéographiques différentes du SE de la France, ii) analyses génétiques de la diversité entre les populations et au sein des populations et iii) évaluation de l'inflammabilité du combustible vivant et des litières.

4- Zone d'étude

L'aire d'étude sera localisée en Provence (SE France), qui est une des régions les plus impactées par les incendies de forêt (Base de données régionale des feux de forêt Prométhée), avec un historique remontant à 1973. De ce fait, cette région présente une large gamme d'écosystèmes soumis aux incendies et un gradient étendu de conditions bioclimatiques du thermo-méditerranéen à l'oro-méditerranéen jouant sur les feux. Un gradient géographique du risque incendie en Provence (Fig. 3) a été mis en évidence dans les travaux de Ganteaume et al. (2016 soumis) délimitant la région la plus impactée au sud-est et la moins impactée au nord. Les sites d'échantillonnage choisis à partir de la cartographie des feux passés devront inclure deux régimes de feu différents (nombre de feu et intervalle depuis le dernier feu).

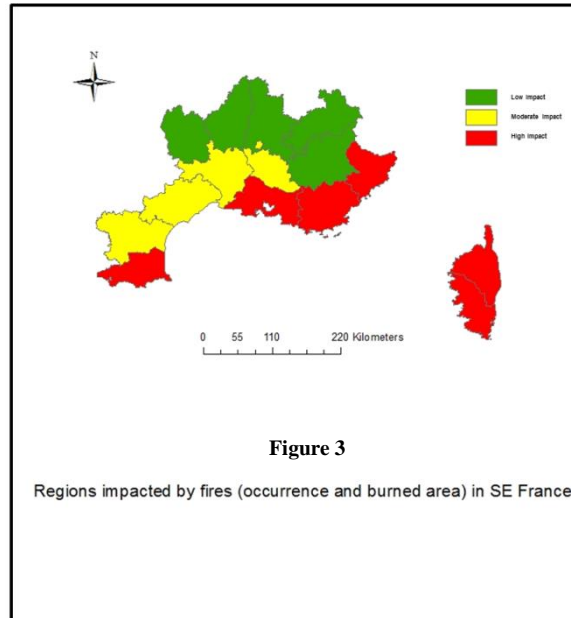


Figure 3

Regions impacted by fires (occurrence and burned area) in SE France

5- Données et Méthode

5.1. Espèces et traits liés au feu étudiés

Les espèces à germination obligatoire sont des espèces qui n'ont pas la capacité de rejeter et pour qui la régénération post-feu dépend seulement de la germination à partir de banque de graines (Bond & Van Wilgen 1996; Pausas et al. 2004). Ces espèces ont des générations plus courtes et sans chevauchement ainsi qu'un turnover des populations plus important que les espèces qui rejettent (Verdú et al. 2007) ; elles devraient donc être plus sensibles au changement de régime de feu selon l'hypothèse de Bond & Midgley (1995) disant que la sélection naturelle améliore les traits liés à l'inflammabilité dans les écosystèmes soumis aux incendies au travers d'une augmentation des opportunités pour le recrutement post-feu. Dans ce travail, on se concentrera donc sur des espèces à germination obligatoire, présentant différentes stratégies adaptatives au feu (résilientes ou résistantes) et qui sont parmi les espèces dominante de la zone d'étude.

Pour évaluer la capacité d'adaptation au feu, différents traits liés au feu qui comprennent les traits de résistance et les traits de résilience (comme la sérotonine chez *P. halepensis* ou l'épaisseur de l'écorce chez *P. sylvestris*), dont ceux améliorant l'inflammabilité, seront étudiés. L'inflammabilité du combustible mort de surface et des branches sera également évaluée de façon à confirmer cette adaptation au feu.

- *Pinus halepensis* (fire-evader = espèce résiliente)

P. halepensis est typiquement une espèce résiliente adaptée au régime de feu de cime de forte intensité ; c'est une des espèces forestières dominantes de la zone d'étude, surtout dans sa partie sud et à faible altitude. La stratégie post-feu de cette espèce est basée sur la production de graines qui sont stockées dans des cônes pouvant rester fermés jusqu'à être exposés aux températures élevées dégagées lors d'un incendie (Tapias et al. 2001). La régénération post-feu de cette espèce dépend totalement de cette banque de graines stockée dans la canopée (Ne'eman et al. 2004), mécanisme appelé la sérotonine. Les niveaux de sérotonine varient entre et

au sein de populations de pins ; l'âge et le régime de feu ayant été identifiés comme des drivers possibles de cette variation (Tapias et al. 2004). Sérotinie et floraison précoce chez *P. halepensis* reflètent sa stratégie d'espèce résiliente au feu, ces caractéristiques étant un avantage pour l'espèce à survivre de fréquents feux de cime et à effectuer avec succès le recrutement post-feu (Tapias et al. 2004).

Les traits suivants seront mesurés dans différentes populations de *P. halepensis* ou en laboratoire :

- Pourcentage de cônes sérotineux
- Densité apparente des aiguilles
- Caractéristiques physiques des aiguilles : longueur, surface, épaisseur, volume, ratio surface/volume
- Epaisseur de l'écorce
- Hauteur totale
- Hauteur de la première branche morte (proxy pour l'auto-élagage)
- Diamètres de la couronne
- Contenu en terpènes des aiguilles

L'évaluation de l'inflammabilité des branches et des litières prendra en compte la mesure des quatre composantes de l'inflammabilité (ignition, durée inflammation, combustibilité, biomasse consommée).

- *Pinus sylvestris* (fire-resister = espèce résistante)

Contrairement à l'espèce précédente, *Pinus sylvestris* est plus adapté à un régime de feux de surface de faible à moyenne intensité. C'est une espèce dominante dans la zone d'étude vers le nord et en altitude. Les pins non sérotineux, comme *Pinus sylvestris*, une fois brûlés par un feu de forte intensité, ne peuvent dépendre pour leur régénération que de la dispersion des graines venant de secteurs non brûlés. Par contre, si l'intensité du feu est faible ou moyenne, les arbres sont protégés par leur écorce épaisse et l'auto-élagage des branches mortes ainsi que la taille importante des arbres permettent aussi à la canopée de ne pas être affectée par ces feux (Agee 1998; Keeley 2012), la germination des graines ayant lieu après le feu (Retana et al. 2002). La floraison tardive et l'absence de cônes sérotineux chez cette espèce indiquent qu'elle n'a pas évolué sous un régime de fréquents feux de cime (Tapias et al 2004). Les études phylogénétiques chez cette espèce indiquent une forte corrélation entre hauteur, auto-élagage et épaisseur de l'écorce (Schwilk and Ackerly 2001).

Les traits suivants seront mesurés dans différentes populations de *P. sylvestris* ou en laboratoire :

- Densité apparente des aiguilles
- Caractéristiques physiques des aiguilles : longueur, surface, épaisseur, volume, ratio surface/volume
- Epaisseur de l'écorce
- Hauteur totale
- Hauteur de la première branche morte (proxy pour l'auto-élagage)

- Diamètres de la couronne
- Contenu en terpènes des aiguilles

L'évaluation de l'inflammabilité des branches et des litières prendra en compte la mesure des quatre composantes de l'inflammabilité (ignition, durée inflammation, combustibilité, biomasse consommée).

- *Ulex parviflorus* (fire-evader = espèce résiliente)

Ulex parviflorus (ajonc, Fabaceae) est une espèce arbustive épineuse et pérenne qui est fréquente notamment dans les garrigues de la zone d'étude. Elle ne possède pas la capacité de rejeter et sa germination peut être provoquée par le feu (Paula et al. 2009). Aux stades matures, cette espèce retient une grande proportion de biomasse morte dans sa canopée ce qui lui confère une inflammabilité élevée (Baeza et al. 2011). La régénération post-feu se fait exclusivement par recrutement de plantules (germination obligatoire). Les graines ont une dormance physique et forme une banque de graines persistante dans le sol. La chaleur produite par un feu interrompt la dormance de la graine et stimule la germination dans des conditions post-incendie, présentant moins de compétition pour les plantules (Baeza & Vallejo 2006; Paula et al. 2009; Moreira et al. 2010). *U. parviflorus* peut aussi recruter en l'absence de feux, dans des zones dégagées comme de vieux champs abandonnés (Baeza et al. 2011), faisant aussi de cette espèce un modèle idéal pour tester les conséquences de développement dans différents environnements sélectifs (Pausas et al. 2014).

Les traits suivants seront mesurés dans différentes populations d'*U. parviflorus* ou en laboratoire :

- Densité apparente des brindilles
- Caractéristiques physiques des brindilles : longueur, surface, épaisseur, volume, ratio surface/volume
- Hauteur totale
- Proportions des particules mortes/vivantes et fines/grossières de la canopée selon la méthode décrite par Ganteaume et al. (2013)

L'évaluation de l'inflammabilité des brindilles fraîches et des litières de cette espèce prendra en compte la mesure des quatre composantes de l'inflammabilité (ignition, durée inflammation, combustibilité, biomasse consommée).

5.2. Méthodologie (Fig. 4)

- L'analyse spatiale de la récurrence des feux dans la zone d'étude (base de données géoréférencée des contours de feu de l'ONF) depuis 1960 permettra l'identification des différents régimes de feu : récurrence élevée vs récurrence faible dans le nord et le sud de la Provence (zones biogéographiques différentes).
- L'échantillonnage des populations des différentes espèces étudiées sera réalisé, dans le nord et dans le sud de la zone d'étude, en fonction des différents régimes de feu identifiés (la récurrence des feux prenant en compte le nombre de feux mais également

l'intervalle depuis le dernier feu), tout autre condition physiographique étant les mêmes. Dans chaque zone biogéographique, cinq populations de chaque espèce soumises à une récurrence des feux élevée (HiFi), définie comme ayant au moins deux feux récurrents depuis 1960 (succession post-incendie), ainsi que cinq populations soumises à une faible récurrence (LoFi), définie comme n'ayant aucun feu depuis 1960 (succession post-culturale), seront échantillonnées. Dans chacune des zones biogéographiques, les conditions climatiques des populations HiFi doivent être dans la même gamme que celles des populations LoFi (pas de ségrégation géographique des populations HiFi et LoFi). En effet, l'échantillonnage des différentes populations doit pouvoir être effectué de façon à ce que les différences de phénotypes observées entre les populations ne soient pas liées aux conditions environnementales, ni à des patterns de plasticité ou de biogéographie mais soient bien le résultat des différents régimes de feux.

Les mesures des traits liés au feu seront effectuées sur 30 individus dans chaque population et 30 échantillons de litière et de branches seront récoltés en été (conditions les plus drastiques en terme de FMC) pour ces derniers, dans chaque population pour les expériences de brûlages. Egalement des feuilles fraîches seront échantillonnées sur 30 individus par population et conservés dans la glace puis stockés à -20°C dans les 24h pour les analyses génétiques. En ce qui concerne l'évaluation de l'inflammabilité du combustible mort de surface, les échantillons de litière seront récoltés de façon non-perturbée, selon le protocole décrit dans Ganteaume et al. (2011), afin de garder intacte la structure de la litière (et sa composition).

- Brûlages en laboratoire : Les composantes de l'inflammabilité (ignition, durée inflammation, combustibilité, biomasse consommée selon Anderson 1970 and Martin et al. 1993) seront enregistrées lors des brûlages de litière et de combustibles frais afin de pouvoir évaluer si l'inflammabilité varie au sein d'une même espèce en fonction du type de régime de feu. Les échantillons de combustible frais seront brûlés sur un épipradiateur et on utilisera un banc de brûlage pour la combustion des échantillons de litière selon les protocoles expérimentaux décrits par Ganteaume et al. (2011, 2013). Ces expériences visent à comparer l'inflammabilité des échantillons récoltés dans les populations HiFi à celle des échantillons récoltés dans les populations LoFi. L'étude des caractéristiques physiques du combustible frais et de la litière (structure et composition) sera aussi prise en compte dans l'évaluation de l'inflammabilité des espèces étudiées.

- Analyses génétiques : La structure et la diversité génétique des populations sera évaluée en utilisant des marqueurs génétiques de types microsatellites nucléaires et chloroplastiques qui, du fait de leur taux de mutation élevé, sont extrêmement utiles pour mesurer les différences entre populations. Le génotype des individus sera analysé en utilisant une dizaine de locus microsatellites. Pour chaque locus, les descripteurs de diversité génétique (nombre d'allèles et hétérozygoté observée et attendue, Rousset 2008) et le contenu d'information polymorphique (Gutiérrez et al. 2005) seront déterminés à chaque locus microsatellite au niveau de la population pour avoir une mesure générale de l'informativité des locus microsatellites. La parenté entre les

individus sera alors estimée à partir des données des microsatellites en calculant la distance génétique (Nei et al. 1993) et le coefficient de parenté (Ritland 1996).

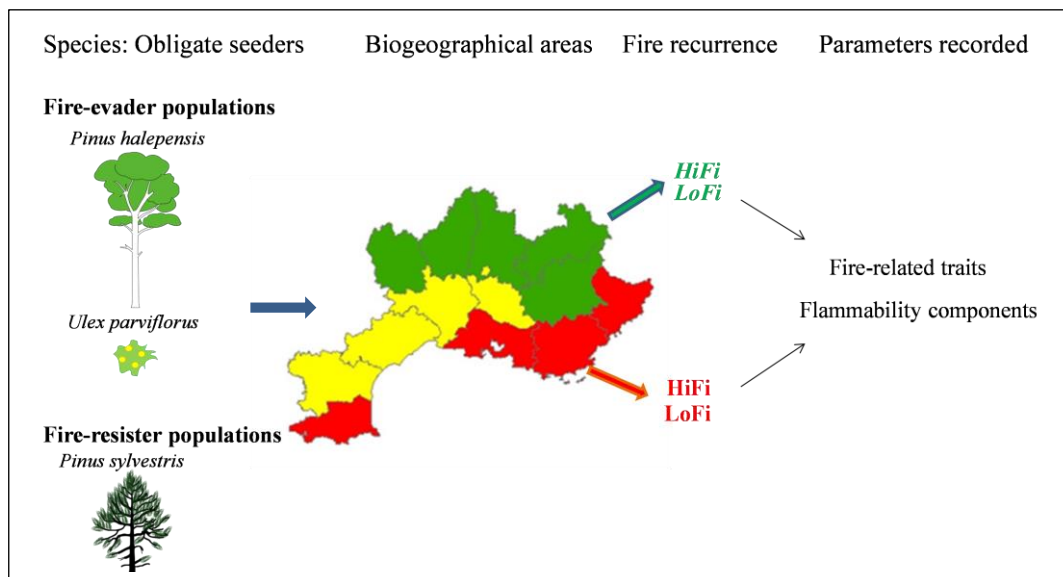


Figure 4: Résumé de la méthodologie (HiFi: récurrence des feux élevée; LoFi: récurrence des feux faible à nulle)

5.3- Les principaux problèmes à éviter

Le principal problème dans ce travail réside dans le fait d'être sûr de pouvoir interpréter aussi correctement que possible les résultats obtenus avec le plan d'échantillonnage mis en place, c'est-à-dire d'être sûr de mesurer la variation des traits liés au feu due à la variation de régime de feu. En effet, chaque filtre environnemental (comme le régime de feu) entraîne des réponses spécifiques de traits qui peuvent être partagées par plusieurs filtres (climat, biogéographie, etc.). Donc, de façon à éviter une variation phénotypique due à d'autres filtres que le régime de feu, et pour s'assurer que la variation des traits liés au feu provienne bien de cette perturbation, les populations soumises aux différents régimes de feux doivent être échantillonnées dans des zones proches les unes des autres (pour chaque région biogéographique), les conditions climatiques ne devant pas varier entre les types de régime de feu, évitant ainsi une ségrégation géographique des populations (Pausas et al. 2012). De plus, pour chaque régime de feu, les populations échantillonnées résulteront d'un même type de colonisation (LoFi : succession post-culturale et HiFi : succession post-incendie). Pour cela, il sera nécessaire de réaliser au préalable une sérieuse campagne de prospection sur le terrain pour mettre en place le plan d'échantillonnage.

Pour s'assurer que les populations les plus inflammables proviennent bien des zones soumises à un fort régime de feu, il faudra également être sûr que l'âge des individus échantillonnés ne soit pas un facteur entraînant la différence d'inflammabilité comme souligné par Pausas et al. (2012) pour *Ulex parviflorus* ou Tapias et al. (2004) pour *Pinus halepensis*. En effet, certaines espèces présentent une variabilité dans leur inflammabilité en fonction de classes d'âge, essentiellement due à un changement de structure du combustible ; ce changement étant

observé par exemple dans les jeunes stades de développement chez *U. parviflorus* (< 9 ans) selon Baeza et al. (2006). La surface basale des plantes a été identifiée comme un bon descripteur de l'âge de la plante et ce qui permettra d'effectuer l'échantillonnage dans chaque population en prenant en compte des individus du même âge. L'âge doit par ailleurs aussi tenir compte de la date de la perturbation : dans notre zone d'étude, 45 ans est le temps minimum depuis le dernier feu dans le régime de feu LoFi (succession post-culturale) et 15 ans est le temps minimum depuis le dernier feu permettant la régénération de peuplements matures de pins dans le régime de feu HiFi.

6-Résultats attendus

Les résultats de ce travail mettront l'accent sur une adaptation des populations aux différents régimes de feu chez des espèces qui ont développé différentes stratégies d'adaptation au feu en ajustant leurs traits pour résister au passage du feu ou pour accroître leur inflammabilité. On soulignera également dans ce travail quels sont les traits qui vont évoluer avec le régime de feu en montrant par exemple que, quand la récurrence des feux augmente, on constate une augmentation de la proportion en cônes sérotineux et une meilleure inflammabilité des litières de *Pinus halepensis*. Pour les traits les plus significatifs, la variabilité au sein de chaque régime de feu sera déterminée. Les relations génétiques entre les populations et au sein des populations seront recherchées en utilisant les marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques. L'adaptation des traits sera recherchée dans différentes zones biogéographiques de la Provence pour identifier si la tendance est la même dans le sud de la région, zone fortement soumise au feu et dans le nord, zone actuellement peu soumise au feu mais qui pourrait le devenir dans le cadre du changement global.

Voici les principaux résultats attendus dans ce travail :

- (i) Grâce aux expériences d'inflammabilité, on sera capable de mettre en évidence les relations existant entre les composantes de l'inflammabilité et les traits liés au feu.
- (ii) Les données enregistrées durant les expériences en laboratoire et sur le terrain montreront, pour les espèces résilientes, que l'inflammabilité augmente avec l'augmentation de la récurrence des feux (et jusque dans quelles limites de récurrence), mais également montreront dans quelle mesure cette tendance diffère pour les espèces dont la stratégie d'adaptation au feu est la résistance (jusque dans la limite du changement d'un feu de surface à un feu de cime).
- (iii) La variabilité des traits au sein d'un même régime de feu sera évaluée mais devrait rester faible.
- (iv) On vérifiera également que la variation des traits dans chaque régime de feu reste la même quelle que soit la zone biogéographique en prenant soin d'éliminer les possibles effets des autres conditions environnementales.
- (v) Les traits significatifs mis en évidence avec la variation du régime de feu seront ceux qui seront les plus probablement modifiés dans le futur suite au changement climatique ou au changement de pratiques de la gestion du combustible (augmentation de la fréquence des brûlages dirigés sur une même zone). Des recommandations pourront être faites pour la gestion de la forêt dans des zones qui

seront soumises à une augmentation du risque d'incendie dans le cadre du changement climatique (région nord de la Provence).

- (vi) L'étude des distances génétiques entre populations permettra de faire le lien entre les patterns de variation intra-spécifique des traits et l'historique des feux.

De plus, la comparaison des résultats obtenus dans le cadre de ce travail avec ceux obtenus dans d'autres régions soumises aux incendies dans le monde notamment en Espagne (cf. travaux de Juli Pausas, CIDE-CSIC Valencia) et aux USA (cf travaux de Dylan Schwilk, Texas Tech. University) sera effectuée grâce à une méta-analyse de ces données. Des contacts ont été initiés en ce sens avec ces équipes travaillant sur les traits liés au feu chez les mêmes espèces (ou des espèces proches présentant les mêmes stratégies de reproduction et d'adaptation au feu) et des collaborations dans le cadre de cette thèse sont envisagées.

Planning de la thèse :

1^{ère} année

Bibliographie

Analyse spatiale de la récurrence des feux

Plan d'échantillonnage en fonction du type de régime de feu, des aires biogéographiques et des espèces étudiées

Récolte des données sur le terrain et prélèvements des échantillons de combustibles (zone sud)

Expérimentations de brûlage en laboratoire et analyses génétiques

2^{ème} année

Récolte des données sur le terrain et prélèvements des échantillons de combustibles (zone nord)

Expérimentations en laboratoire et analyse génétique

Analyse des données

Dissémination des données (Publication et conférence)

3^{ème} année

Analyse des données et méta-analyse (possible séjour à l'étranger)

Dissémination des données (Publication et conférence)

Rédaction thèse

Collaborations externes :

Partenariat technique

Pour la réalisation du sujet et son pilotage via un comité de thèse nous nous appuyons sur nos partenaires techniques habituels : ONF, CRPF PACA, PNR Baronnies Provençales.

Partenariat scientifique envisageable

- USA : Texas Tech University (Dylan Schwilk)
- Espagne : Centro de Investigaciones sobre Desertificación (Juli Pausas)

Valorisation :

Des articles scientifiques de rang A (au moins 3) et la participation à des conférences internationales (International Conference on Forest Fire Research, Coimbra, November 2018) seront réalisés dans le cadre d'un partenariat international. Les journaux identifiés pour la publication des articles sont Functional Ecology, OIKOS et International Journal of Wildland Fire.

Organisation :

- Encadrement

L'école doctorale de rattachement est celle d'Aix-Marseille « Sciences de l'environnement » (EDSE251)

Direction : Dr Anne Ganteaume

Un co-encadrement sur la partie génétique de la thèse est envisagé avec l'URFM de l'INRA d'Avignon.

Unité d'Accueil : UR EMAX Irstea Aix-en-Provence

Principale discipline Concernée : **Ecologie**

- Financement

Ce travail représente un enjeu fort pour les gestionnaires des espaces naturels notamment dans les zones du nord de la Provence actuellement moins soumises au risque incendie mais qui sont susceptibles de plus le devenir dans la perspective du changement climatique. Le PNR des Baronnies provençales est fortement intéressé par ce travail et disposé à être le partenaire socio-économique nécessaire pour l'attribution de financement de thèse au niveau régional. De ce fait, ce travail est bien positionné auprès du Conseil Régional PACA, qui finance des travaux de recherche appliquée sur le risque d'incendie, et qui pourrait assurer le co-financement de la thèse. De même, ce travail a fait l'objet d'une demande de financement dans le cadre de Programme Interrégional du Massif des Alpes (POIA-FEDER) en collaboration avec le PNR des Baronnies provençales.

- Profil du candidat recherché

Le candidat devra être titulaire d'un master de recherche en écologie et être familier avec les traitements statistiques. Des compétences en SIG et en modélisation seraient un plus.

- Justification du choix des membres du comité de thèse
 - Bruno Fady (INRA Avignon)
 - Juli Pausas (CIDE-CSIC Valencia, Espagne)
 - Dylan Schwilk (Texas Tech. University Austin, USA)
 - Jean Ladier (ONF Méditerranée)
 - Louis Amandier (CRPF PACA)

Bibliographie:

Agee J.K., 1998. Fire and pine ecosystems. In: Richardson D.M. (ed), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 193–218.

Anderson H.E., 1970. Forest fuel ignitability. *Fire Technology* 6, 312–322.

Arianoutsou M., Ne'eman G., 2000. Post-fire regeneration of natural *Pinus halepensis* forests in the East Mediterranean basin. In: Ne'eman, G., Trabaud, L. (eds), *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp. 269–290.

Baeza M.J., Vallejo V.R., 2006. Ecological mechanisms involved in dormancy breakage in *Ulex parviflorus* seeds. *Plant Ecology* 183, 191–205.

Baeza J., Santana V.M., Pausas J.G., Vallejo R., 2011. Successional trends in standing dead biomass in Mediterranean basin species. *Journal of Vegetation Science* 22, 467–474.

Behm A.L., Duryea M.L., Long A.J., Zipperer W.C., 2004. Flammability of native understorey species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *International Journal of Wildland Fire* 13, 355–365.

Bowman D.M.J.S., French B.J., Prior L.D., 2014. Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in plant science* 5, 590.

Bond W.J., Midgley J.J., 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73, 79–85.

Bond W.J., Van Wilgen B.W., 1996. *Fire and plants*. London, UK: Chapman & Hall.

Bond W.J., Keeley J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (7), 387–394.

Clarke P.J., Prior L.D., French B.J., Vincent B., Knox K.J.E., Bowman D.J.M.S., 2014. Using a rainforest-flame forest mosaic to test the hypothesis that leaf and litter fuel flammability is under natural selection. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-014-3071-y.

Climent J., Tapias R., Pardos J.A., Gil J.M., 2004. Fire adaptation in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecol* 171, 185–196.

- Cowan P., Ackerly D., 2010. Post-fire regeneration strategies and flammability traits of California chaparral shrubs. *International Journal of Wildland Fire* **19**, 984–989.
- Díaz-Delgado R., Lloret F., Pons X., Terradas J., 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* **83**, 2293–2303.
- Eugenio M., Lloret F., 2004. Fire recurrence effects on the structure and composition of Mediterranean *Pinus halepensis* communities in Catalonia (northeast Iberian Peninsula). *Ecoscience* **11** (4), 446–454.
- Fréjaville T., 2015. Vulnérabilité des forêts de montagne des Alpes occidentales au changement de régime d'incendie. Thèse de doctorat.
- Fonda R.W., 2001. Burning characteristics of needles from eight pine species. *Forest Sci.* **47**, 390–396.
- Fonda R.W., Belanger L.A., Burley L.L., 1998. Burning characteristics of western conifer needles. *Northwest Science* **72**, 1–9.
- Ganteaume A., Jappiot M., 2015. Explaining the spatial variation of fires in south-eastern France: focus on their fire causes and driving factors. Submitted to *Journal of Environmental Management*.
- Ganteaume A., Jappiot M., Lampin-Maillet C., Curt T., Borgniet L., 2011. Effects of vegetation type and fire regime on flammability of undisturbed litters in Southeastern France. *Forest Ecology and Management* **261**, 2223–2231 .
- Ganteaume A., Jappiot M., Lampin C., Guijarro M., Hernando C., 2013. Flammability of Some Ornamental Species in Wildland–Urban Interfaces in Southeastern France: Laboratory Assessment at Particle Level. *Environmental Management* **52** (2), 467–480.
- Gutiérrez J.P., Royo L.J., Álvarez I., Goyache F., 2005. MolKin v2.0: a computer program for genetic analysis of populations using molecular coancestry information. *J Hered* 96:718–721. doi:[10.1093/jhered/esi118](https://doi.org/10.1093/jhered/esi118)
- Keeley J.E., Pausas J.G., Rundel P.W., Bond W.J., Bradstock R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* **16**, 406–411.
- Keeley J.E., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science* **69**, 445–453
- Kerr B., Schwilk D.W., Bergman A., Feldman M.W., 1999. Rekindling an old flame: a haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evolutionary Ecology Research* **1**: 807–833.
- Knight D.H., Jones G.P., Reiners W.A., Romme W.H., 2014. Mountains and Plains. The Ecology of Wyoming Landscapes. 2nd edition. Yale University Press. New Haven and London.

- Lindenmayer D.B., Hobbs R.J., Likens G.E., Krebs C.J., Banks S.C., 2011. Newly discovered landscape traps produce regime shifts in wet forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **108**, 15887–15891. doi:10.1073/pnas.1110245108
- Moreira B., Tormo J., Estrelles E., Pausas J.G., 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean basin flora. *Annals of Botany* **105**, 627–635.
- Martin R.E., Gordon D.A., Gutierrez M.E., Lee D.S., Molina D.M., Schroeder R.A., Sapsis D.B., Stephens S.L., Chambers M. 1994. Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. In: *Proceedings of the 12th conference on fire and forest meteorology*, Society of American Foresters, Island, pp 130–137
- Moritz M. A. Parisien M.A., Batllori E., 2012. Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* **3**, 1-22.
- Mutch R.W., 1970. Wildland fires and ecosystems -a hypothesis. *Ecology* **51**, 1046–1051. doi:10.2307/1933631
- Ne'eman G., Goubitz S., Nathan R., 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire. A critical review. *Plant Ecol.* **171**, 69–79.
- Nei M., Tajima F., Tateno Y., 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *J Mol Evol* 19:153–170. doi:10.1007/bf02300753
- Oliveira S., Oehler F., San-Miguel-Ayanz J., Camia A., Pereira J.M.C., 2012. Modeling spatial patterns of fire occurrence in Mediterranean Europe using multiple regression and Random forest. *Forest Ecology and Management* **275**, 117-129.
- Papio C., Trabaud L., 1990. Structural characteristics of fuel components of five Mediterranean shrubs. *Forest Ecology and Management* **35**, 249–259.
- Paula S., Arianoutsou M., Kazanis D., Tavsanoğlu C., Lloret F., Buhk C., Ojeda F., Luna B., Moreno J.M., Rodrigo A. et al. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean basin. *Ecology* **90**, 1420.
- Pausas J.G., 2004. Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Climate Change* **63**, 337-350
- Pausas J.G., Bradstock R.A., Keith D.A., Keeley J.E., GCTE Fire Network, 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**, 1085–1100.
- Pausas J., Giorgio A., Moreira B., Corcobado G., 2012. Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist* **193**, 18–23.
- Retana J., Espelta J.M., Habrouk A., Ordóñez J.L., de Solà-Morales F., 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience* **9**, 89–97.
- Ritland K., 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet Res* 67:175–185. doi:10.1017/S0016672300033620
- Rousset F., 2008. Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol Ecol Res* 8:103– 106. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x

- Santana V.M., Baeza M.J., Vallejo V.R., 2011. Fuel structural traits modulating soil temperatures in different species patches of Mediterranean Basin shrublands. *International Journal of Wildland Fire* **20**, 668–677.
- Saura-Mas S., Paula S., Pausas J.G., Lloret F., 2010. Fuel loading and flammability in the Mediterranean basin woody species with different post-fire regenerative strategies. *International Journal of Wildland Fire* **19**, 783–794.
- Schwilk D.W., 2003. Flammability is a niche-construction trait: canopy architecture affects fire intensity. *American Naturalist* **162**, 725–733.
- Schwilk D.W., Ackerly D.D., 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *OIKOS* **94**, 326–336.
- Schwilk D.W., Kerr B., 2002. Genetic niche-hiking: an alternative explanation for the evolution of flammability. *OIKOS* **99**, 431–442.
- Schwilk D.W., Caprio A.C., 2011. Scaling from leaf traits to fire behaviour: community composition predicts fire severity in a temperate forest. *J Ecol* **99**, 970–980.
- Tapias R., Gil L., Fuentes-Utrilla P., Pardos J.A., 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J. Ecol.* **89**, 629–638.
- Tapias R., Climent J., Pardos J.A., Gil L., 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol.* **171**, 53–68.
- Taylor C., McCarthy M.A., Lindenmayer D.B., 2014. Non linear Effects of Stand Age on Fire Severity. *Conserv. Lett.* **7**, 355–370. doi:10.1111/conl.12122
- Verdú M., Pausas J.G., Segarra-Moragues J.G., Ojeda F., 2007. Burning phylogenies: fire, molecular evolutionary rates, and diversification. *Evolution* **61**: 2195–2204.