

AIX-MARSEILLE UNIVERSITE

ECOLE DOCTORALE 251 SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

***Vulnérabilité des forêts de montagne des Alpes occidentales au
changement de régime d'incendie***



Thèse de doctorat présentée et soutenue publiquement par

Thibaut Fréjaville

le 25 juin 2015

Jury

Christopher Carcaillet (Directeur d'Etudes, EPHE, France)
Marco Conedera (Directeur de Recherche, Institut Fédéral WSL, Suisse)
Thomas Curt (Directeur de Recherche, Irstea, France)
Beatriz Duguy Pedra (Professeur, Université de Barcelone, Espagne)
Georges Kunstler (Chargé de Recherche, Irstea, France)
Thierry Tatoni (Professeur, Aix-Marseille Université, France)

Co-directeur
Rapporteur
Directeur
Rapporteur
Examineur
Examineur

Avant-propos

Cet ouvrage ne serait pas entre vos mains sans l'aide de nombreuses personnes qui ont, de près ou de loin, en le sachant ou non, participé à son élaboration.

En premier lieu, je tiens à citer mes directeurs de thèse, Thomas Curt et Christopher Carcaillet, pour m'avoir initié dès mon Master au monde de la recherche scientifique, pour m'avoir formé, et pour la liberté d'action dont j'ai pu jouir. En bref, merci, mais vous m'avez rendu addict à la Science !

Je tiens à remercier les membres de mon Jury, Thierry Tatoni, Georges Kunstler et particulièrement mes deux rapporteurs, Beatriz Duguy et Marco Conedera, pour user de leur temps à l'évaluation de ce travail.

Merci à l'équipe Emax et à tous ceux qui ont marqué mon séjour à Aix, avec une mention spéciale à Jean-Mi, Fabien et Roro pour ces sessions terrain au delà des frontières de la Provence, et aussi à ceux qui s'accrochent, Philou, Adrien, Pierro et les autres... à ce presque-parfait site du Tholonet (oui Chfab, c'est pas le tonnelet), à ceux qui sont partis, Christian, désolé pour les pentes dans le pin noir (et bonne retraite !), Lilian (bien joué docteur !), Annabelle, Matthieu, Jordane, Jojo et Nico pour ces bons moments partagés ensemble. Ce fut un réel plaisir de vous avoir rencontré !

Merci aussi au Professeur Javier Retana et aux catalans du CREAF de m'avoir accueilli pour finaliser mes écrits, avec une mention spéciale à Albert, Vicenç et Adri pour m'avoir chaleureusement offert un aperçu de leur pays (j'ai pas tout vu, je reviendrai !).

Merci également au Professeur Richard Michalet de m'accueillir à l'Université Bordeaux 1 pour ces derniers instants de thésard, là où j'ai commencé mes études de Biologie (la boucle est bouclée !).

Je tiens aussi à remercier mes amis, les bordelais, montpelliérains et provençaux, et ma famille pour votre incompréhension de l'opaque et flou travail d'étudiant thésard, ce qui a permis de m'en décrocher et de refaire le plein d'énergie.

Enfin, un grand merci à la plus belle, Youyi, d'avoir supporté mes humeurs pendant ces années.

Sommaire

1. INTRODUCTION GENERALE	6
1.1. INCENDIES.....	6
1.2. CHANGEMENTS GLOBAUX (PLANETAIRES)	7
1.3. TRAITS DES PLANTES LIES AU FEU	9
1.4. HYPOTHESES ET QUESTIONS DE RECHERCHE	12
1.5. ORGANISATION DU DOCUMENT	15
2. MATERIELS ET METHODES	17
2.1 ANALYSE RETROSPECTIVE DES RELATIONS CLIMAT-FEUX.....	17
2.1.1. Données incendies	17
2.1.2. Paramètres climatiques et descente d'échelle.....	17
2.1.3. Découpage pyroclimatique	18
2.2. ANALYSE EXPLORATOIRE DE LA VULNERABILITE AU FEU DES ECOSYSTEMES	19
2.2.1. Données disponibles	20
2.2.2. Analyse de séparation de niche et classification des écosystèmes	22
2.2.3. Relevés des traits d'inflammabilité et de résistance au feu	23
2.2.4. Modélisation	25
2.2.5. Métriques de vulnérabilité	26
3. RESULTATS ET DISCUSSION	28
3.1. CHAPITRE 1 : VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE DES FEUX ET DU CLIMAT CES DERNIERES DECENNIES (ANNEXE 1)	28
3.2. CHAPITRE 2 : LE COUVERT ARBORESCENT ET LES PRECIPITATIONS D'AUTOMNE DETERMINENT LES PROPRIETES DU COMBUSTIBLE FORESTIER ALPIN (ANNEXE 2)	31
3.3. CHAPITRE 3 : LES NICHES D'INFLAMMABILITE DES ESPECES D'ARBRE REVELENT DES EXPOSITIONS INEGALES AU FEU (ANNEXE 3)	38

3.4. CHAPITRE 4 : CONVERGENCES ENTRE L'INFLAMMABILITE DES COMMUNAUTES ET LES TRAITS DE RESISTANCE DES ARBRES.....	44
3.5. CHAPITRE 5 : VULNERABILITE AU FEU DES COMMUNAUTES FORESTIERES EN SCENARIO METEOROLOGIQUE EXTREME	53
3.5.1. La hauteur des arbres prédit la vulnérabilité au feu des forêts	53
3.5.2. Gradient de réponses des espèces au feu : marges sèches et marges humides	56
4. DISCUSSION GENERALE.....	62
4.1. INFLAMMABILITE ET RESISTANCE AU FEU DES ECOSYSTEMES DE MONTAGNE : PROCESSUS BIOGEOGRAPHIQUES	62
4.2. DYNAMIQUES DE VEGETATION, DE CLIMAT ET DES FEUX : QUELLES REponses POUR LE FUTUR ?	65
4.3. LIMITES DE CETTE ETUDE	69
5. CONCLUSION.....	72
6. RÉFÉRENCES	74
7. ANNEXES.....	94
7.1. ANNEXE 1 : Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). <i>Climatic Change</i> , 129 , 239–251	94
7.2. ANNEXE 2 : Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability of Alpine forests	116
7.3. ANNEXE 3 : Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps.....	155
7.4. ANNEXE 4 : Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. <i>Frontiers in Plant Science</i> , 4 :466	187
7.5. ANNEXE 5 : Liste des noms et abréviations des espèces ligneuses les plus fréquentes des Alpes occidentales (d'après l'inventaire forestier national).....	207
7.6. ANNEXE 6 : Modélisation non paramétrique des variations spécifiques d'épaisseur d'écorce et de hauteur de base du houppier.....	208

1. INTRODUCTION GENERALE

1.1. INCENDIES

Les incendies, ou feux de végétation, font partie intégrante des écosystèmes terrestres depuis plusieurs millions d'années (Scott & Glasspool, 2006). En consommant une partie ou l'ensemble de la biomasse végétale, ce phénomène agit comme une perturbation (Grime, 1977) qui affecte la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Bond *et al.*, 2005) et, plus généralement, de la biogéosphère (Bowman *et al.*, 2009). Néanmoins, la distribution planétaire des feux de végétation montre une grande hétérogénéité qui souligne l'importance de trois principaux facteurs et de leurs variations (Krawchuk *et al.*, 2009). La biomasse végétale constitue le premier levier, déterminant la ressource combustible, alors que les conditions atmosphériques de température, d'humidité et de vent déterminent la fenêtre d'opportunité en contrôlant la teneur en eau de la biomasse et les conditions météorologiques du feu (Loehman *et al.*, 2014). Enfin l'occurrence du feu dépend d'une source d'ignition, naturelle (en général la foudre) ou d'origine humaine. Par conséquent, les écosystèmes disposant d'une saisonnalité climatique forte - épisodes pluvieux favorisant la croissance en biomasse *versus* épisodes secs favorisant la propagation des feux - sont les plus soumis au feu, comme les savanes ou les écosystèmes méditerranéens. La propagation des feux est limitée dans certaines régions du globe (contraintes climatiques) par la faible occurrence d'épisodes secs (forêts équatoriales, tropicales humides, tempérées ou boréo-montagnardes humides) ou, au contraire, de pluies favorisant la productivité primaire (écosystèmes désertiques).

Ayant eu recours aux pratiques de mise à feu depuis des siècles ou des millénaires selon les régions du globe, l'Homme a fait émerger un quatrième grand facteur : les pratiques sociales (Bowman *et al.*, 2011). En effet, les activités humaines démontrent un fort potentiel d'altération du régime des feux (Chuvieco *et al.*, 2008). En plus de modifier le climat, le

couvert végétal et sa continuité spatiale, les pratiques humaines de mise à feu altèrent la fréquence, la taille et la saisonnalité des incendies, qui en retour peuvent avoir des impacts considérables sur les sociétés humaines (Bowman *et al.*, 2009). De même la déforestation à dessein agropastoral a conduit indirectement à supprimer durablement les feux de végétation par suppression du combustible. Au sein des régions historiquement soumises au feu, les politiques de suppression des feux terminent de compléter le tableau de l'étendue des altérations humaines. En effet, l'inhibition du régime des feux altère la fonction écologique des incendies, notamment dans la régulation de la biomasse et de l'abondance relative des espèces, ce qui affecte paradoxalement, la probabilité de retour de feux plus intenses par accumulation de la biomasse combustible (Dodge, 1972) et la biodiversité en modifiant le régime naturel des perturbations (Connell, 1978; Granström, 2001).

1.2. CHANGEMENTS GLOBAUX (PLANETAIRES)

Les preuves d'une altération du régime naturel des feux par les activités humaines sont de plus en plus manifestes au regard des études à long-terme des trajectoires de végétation, de climat et d'activité des feux. Par exemple, dans les montagnes situées de part et d'autre de la frontière entre l'Arizona et le Mexique, une étude des cernes d'arbres et de leurs cicatrices de feux démontre l'action locale des pratiques sociales de stimulation ou de suppression des feux (Fulé *et al.*, 2012). Sur des échelles plus longues, les archives de charbons contenues dans les sédiments lacustres et de tourbières indiquent un déclin brutal de la biomasse globale brûlée en parallèle à l'intensification de l'usage des terres (Marlon *et al.*, 2008), en particulier dans les régions du bassin Méditerranéen (Vannière *et al.*, 2011; Marlon *et al.*, 2013). Ailleurs, dans les Alpes, un régime de feux de surface d'intensité faible à modérée (Genries *et al.*, 2009b) sévissait au cours de l'Holocène avant que les activités humaines modifient la composition et la structure du couvert végétal ces derniers millénaires (Carcaillet *et al.*, 2009; Colombaroli *et al.*, 2010; Joannin *et al.*, 2014). Ainsi, l'altération passée du régime des feux

apparaît principalement forcée par les transformations de la biomasse liée à l'utilisation intensive des terres pour l'agriculture, le pastoralisme ou la ressource en bois.

Dès la fin du XIX^{ème} siècle en Europe, les changements socio-économiques au sein des sociétés humaines ont induit un processus d'abandon d'utilisation des terres les moins fertiles et accessibles, c'est-à-dire principalement en régions de montagne (Tasser & Tappeiner, 2002; Dirnböck *et al.*, 2003; Poyatos *et al.*, 2003; Gellrich & Zimmermann, 2007). Ce processus a engendré des dynamiques végétales fortes de recolonisation forestière, avec l'expansion du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et du pin noir (*P. nigra* Arn.) en climat subméditerranéen (Tatoni *et al.*, 1994; Debain *et al.*, 2007; Boulant *et al.*, 2009), du sapin (*Abies alba* Mill.) et du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les étages montagnards (Chauchard *et al.*, 2007, 2010; Kunstler *et al.*, 2007), comme du pin à crochet (*Pinus uncinata* Mill.) (Batllori & Gutiérrez, 2008), du pin cembro (*Pinus cembra* L.) et du mélèze (*Larix decidua* Mill.) dans les écosystèmes alticoles de l'étage subalpin (Didier, 2001; Motta & Nola, 2001; Motta *et al.*, 2006b; Albert *et al.*, 2008). Associées au reboisement massif des paysages, ces changements récents ont entraîné un accroissement de la connectivité des massifs forestiers et une accumulation du combustible en leur sein (Moreira *et al.*, 2011). En parallèle avec le réchauffement du climat et l'avènement de conditions plus sèches (Im *et al.*, 2010; Zimmermann *et al.*, 2013a), ces changements globaux concourent à accroître le risque d'incendie au sein des régions de montagne du sud de l'Europe (Schumacher & Bugmann, 2006). Ainsi, si les activités humaines ont pu réduire l'activité des feux par le passé, les changements modernes de nos sociétés concourent à mettre en place des conditions de climat et de biomasse propices au retour des feux dans des zones où ils sont encore (ou devenus) rares aujourd'hui.

En réponse aux changements climatiques prévus pour la fin du XXI^e siècle (IPCC, 2013), la modélisation de la distribution globale des feux indique que l'accroissement de

l'activité des feux sera la plus forte au sein des écosystèmes de montagne (Moritz *et al.*, 2012), tendances déjà observées dans les Rocheuses (Westerling *et al.*, 2006). Ces tendances posent alors la question de la vulnérabilité des forêts d'altitude face à l'émergence de feux plus fréquents, plus grands ou plus intenses, et des services offerts par ces forêts aux sociétés humaines (Schröter *et al.*, 2005; Courbaud *et al.*, 2011), comme la biodiversité, le stockage du carbone, la ressource en bois et la rétention des sols.

1.3. TRAITS DES PLANTES LIES AU FEU

Notre capacité de prédiction des effets des changements de régime d'incendie sur les communautés végétales de montagne est limitée par l'absence de référence analogue dans le passé, et par la rareté des données actuelles concernant les effets réciproques entre végétation et feux.

En écologie des communautés, l'étude croissante des traits fonctionnels – caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques d'un organisme qui impactent sa performance (fitness) via leurs effets sur la régénération, la croissance ou la survie (Violle *et al.*, 2007) – apparaît prometteuse pour la prédiction des impacts des changements globaux sur les écosystèmes et leurs fonctions (Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Naeem & Wright, 2003; Suding *et al.*, 2008). En particulier, on distingue les traits des plantes qui décrivent leur effet sur les propriétés d'un écosystème (e.g., flux de carbone ou d'azote), ou traits d'effet, de ceux qui déterminent la réponse des organismes à un environnement changeant (contrainte ou perturbation), ou traits de réponse (Keddy, 1992; Lavorel & Garnier, 2002; Naeem & Wright, 2003). Ces traits se mesurant au niveau de l'individu, la quantification des effets des organismes à l'échelle de l'écosystème nécessite au préalable l'agrégation des traits au niveau de la communauté. Selon la théorie du rapport de masse ('mass-ratio'), les effets sont majoritairement induits par les espèces dominantes qui composent l'essentiel de la biomasse au sein d'un écosystème (Grime, 1998). Ainsi, la

prédiction des effets d'une communauté de plantes sur les propriétés de l'écosystème peut se résumer par la distribution d'abondance relative des espèces et de leurs traits (Garnier *et al.*, 2004).

L'inflammabilité d'une communauté de plantes est déterminée par un ensemble d'attributs biotiques (biomasse combustible, composition fonctionnelle) et abiotiques (conditions atmosphériques). Par conséquent, l'inflammabilité peut être définie comme une propriété émergente de l'écosystème (Whelan, 1995). Dans cette étude, le terme d'inflammabilité se réfère à la définition anglo-saxonne de Anderson (1970) qui inclut la propension du végétal à s'enflammer, à brûler intensément et durablement, soit la capacité d'ignition (ou inflammabilité *sensu stricto*) et la combustibilité (Trabaud, 1976). L'effet des plantes sur le feu dépend d'un ensemble de traits d'inflammabilité comme l'architecture du houppier, la densité de la biomasse par unité de volume et le ratio surface sur volume des éléments fins telles que les tiges et les feuilles (Papió & Trabaud, 1990). Les traits d'inflammabilité diffèrent entre plantes (Dimitrakopoulos & Papaioannou, 2001; Behm *et al.*, 2004; Fréjaville *et al.*, 2013), certaines communautés (ou assemblage d'espèces) sont donc plus susceptibles de brûler que d'autres (Bond & Van Wilgen, 1996). En accord avec la théorie du rapport de masse (Grime, 1998; Garnier *et al.*, 2004), la composante biotique de l'inflammabilité d'une communauté de plante est déterminée par les traits des espèces dominantes et leurs abondances relatives au niveau de la communauté. Au sein de forêts de la Sierra Nevada, Californie, la sévérité des feux a ainsi été reliée à la longueur moyenne des aiguilles (Schwilk & Caprio, 2011). Si ces observations appuient l'hypothèse du rapport de masse, certains assemblages d'espèces montrent des effets non-additifs importants (de Magalhães & Schwilk, 2012), soulignant le fait que des espèces rares ou représentant une faible fraction de la biomasse de l'écosystème peuvent avoir des effets disproportionnés sur leur fonctionnement (Nilsson & Wardle, 2005; Mouillot *et al.*, 2013). En pratique, les effets

agrégés au niveau de la communauté sont directement quantifiables au moyen d'un ensemble de paramètres des différentes strates combustibles (litières, herbacées et arbustives) qui définissent l'inflammabilité intrinsèque de la communauté et déterminent son comportement au feu. En particulier, la mesure de la charge en éléments fins combustibles de ces strates mais aussi leur compacité, leur ratio surface sur volume et leur hauteur permettent de modéliser la vitesse de propagation du feu et son intensité pour des conditions météorologiques données telles que l'humidité du combustible et la vitesse du vent (Rothermel, 1972, 1983). Les équations dites de « Rothermel » sont communément appliquées au sein d'une large gamme d'écosystèmes, et constituent la base d'outils numériques de simulation utilisés dans la prévention du risque de feu, en particulier par le service forestier des États-Unis d'Amérique (USDA Forest Service).

Les traits de réponse des plantes liés au feu déterminent les stratégies d'évitement, de tolérance ou de régénération (Bond & Midgley, 2001; Pausas *et al.*, 2004; Keeley *et al.*, 2011). L'évitement se caractérise par des traits comme la hauteur végétative (si supérieure à celle des flammes), la tolérance par l'épaisseur d'écorce (résistance à l'échauffement) et la régénération par la capacité à rejeter de souche (reconstitution du houppier), la persistance d'une banque de graines dans la canopée (ex. sérotonie, Schwilk & Ackerly, 2001) voire dans le sol, une croissance initiale rapide et une maturation précoce. L'épaisseur d'écorce apparaît comme un trait adaptatif pour une large gamme de communautés soumises aux feux (Jackson *et al.*, 1999; Keeley *et al.*, 2011). En particulier, elle constitue le trait de résistance principal des arbres aux feux de surface (Harmon, 1984; Michaletz & Johnson, 2007; Fréjaville *et al.*, 2013) en protégeant les tissus conducteurs de sèves comme le xylème et le phloème (Michaletz *et al.*, 2012) et surtout l'assise cambiale génératrice de ces tissus (Pinard & Huffman, 1997; van Mantgem & Schwartz, 2003; Dickinson & Johnson, 2004; Jones *et al.*, 2006). Néanmoins, la proportion du houppier roussie (affecté par les flammes) constitue

également un bon indicateur des probabilités de mortalité des arbres (Fernandes *et al.*, 2008). Ainsi, une écorce épaisse et un houppier haut constituent les deux traits adaptatifs à un régime de feux de surface (Keeley *et al.*, 2011; Lawes *et al.*, 2011). Considérés conjointement, ces deux traits de résistance s'avèrent prédire assez fidèlement la probabilité de mortalité d'un arbre (Catry *et al.*, 2012; van Mantgem *et al.*, 2013), notamment à partir d'équations simples fonction de l'intensité du feu, initialement développées pour les écosystèmes de montagne des Rocheuses (Peterson & Ryan, 1986).

Ainsi, la sévérité potentielle des feux mesurée par la perte en biomasse (*sensu* Keeley, 2009) – ou la profondeur du brûlis (Benscoter *et al.*, 2011) – dépend conjointement des paramètres d'inflammabilité des communautés végétales et des traits de résistance des arbres qui décrivent, respectivement, les effets et réponses de la végétation au feu.

1.4. HYPOTHESES ET QUESTIONS DE RECHERCHE

Par conséquent, en couplant l'étude de ces traits fonctionnels à une approche de simulation du comportement du feu, il devient possible de quantifier l'inflammabilité des communautés végétales et les probabilités de survie des arbres au sein d'une large gamme d'écosystèmes.

La présente étude est fondée sur le schéma théorique suivant (Fig. 1) : (1) Les conditions climatiques moyennes et leur variabilité – valeurs extrêmes – contrôlent pour partie le régime des feux, à savoir la fréquence, la taille, la saisonnalité et l'intensité des incendies (Bradstock, 2010). En parallèle, (2) le climat détermine pour partie la composition et la structure des communautés en contraignant la distribution et l'abondance des espèces (Prentice *et al.*, 1992). (3) La composition et la structure des communautés déterminent à leur tour – rétroactions – la distribution des traits d'inflammabilité et ainsi l'effet de la végétation sur la propagation et l'intensité du feu (Schwilk & Caprio, 2011) et, à plus long terme, sur le régime des feux. Puis, (4) l'intensité des feux modifie en retour la composition et la structure des communautés en fonction de la distribution des traits de réponse au feu des arbres (Verdú

& Pausas, 2007). Parmi ces derniers, les effets de premier ordre (mortalité) dépendent des traits de résistance des arbres (épaisseur d'écorce et hauteur du houppier) (Hood *et al.*, 2007), tandis que les effets de second ordre concernent le recouvrement des communautés post-feu qui dépend des traits de régénération (Noble & Slatyer, 1980). Seuls les taux de mortalité sont considérés ici pour quantifier la vulnérabilité au feu de premier ordre des écosystèmes forestiers Alpains. La vulnérabilité au feu, dans cette étude, est ainsi décrite par la sévérité potentielle des feux en matière de dégradation du couvert arboré, fonction des conditions climatiques et des propriétés d'inflammabilité et de résistance au feu des communautés végétales. Enfin, (5) les activités humaines, moteurs des changements globaux, interagissent à tous les niveaux en altérant les relations directes et indirectes entre climat, végétation et feux.

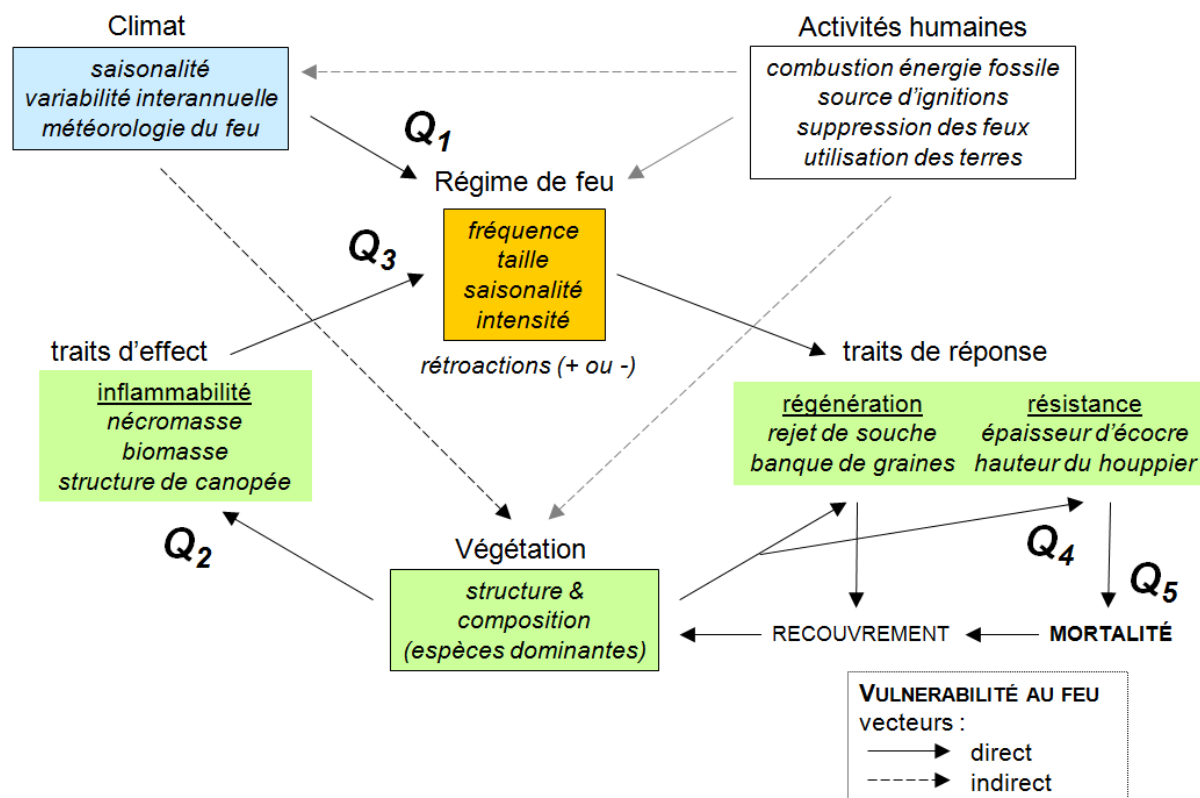


Figure 1 : Vecteurs écologiques de la vulnérabilité au feu des écosystèmes forestiers au sein des relations contemporaines entre climat, végétation et régime des feux. Q : questions traitées dans la présente étude

L'objectif final de cette étude est d'évaluer la vulnérabilité au feu des écosystèmes forestiers de montagne des Alpes françaises. Ce cadre spatial offre un large spectre de végétation et de microclimat qui s'organise le long de gradients altitudinaux et latitudinaux, des Alpes du Sud méditerranéenne aux Alpes du Nord externes sous influences océaniques en passant par les Alpes internes à climat dit continentale. Du fait de la richesse de ces gradients et de sa situation géographique, les Alpes occidentales renferment la diversité des conditions bioclimatiques et de végétation des montagnes du sud de l'Europe (Ozenda, 1985). Ainsi, une place importante a été donnée à l'étude des effets potentiels réciproques entre végétation et feux le long de ces gradients bioclimatiques, afin d'identifier les facteurs biogéographiques qui contrôlent la distribution des espèces et la distribution des propriétés d'inflammabilité et de résistance des écosystèmes.

Nous émettons l'hypothèse que l'augmentation de la fréquence de conditions météorologiques sévères favoriserait l'activité des feux en région de montagne dans le sud-est de la France, en raison d'une limitation principalement climatique des feux dont la source d'ignition est soit d'origine anthropique (majoritairement à vocation pastorale) ou soit naturelle (foudre). Le caractère naturel des feux dans les écosystèmes Alpains (Conedera *et al.*, 2006; Müller *et al.*, 2013) est démontré par leur occurrence dès le début de l'Holocène, il y a plus de 9000 ans (Tinner *et al.*, 2005; Carcaillet *et al.*, 2009). En parallèle, nous émettons l'hypothèse que les espèces dominantes d'arbres des écosystèmes de l'arc alpin seraient vulnérables à l'intensité des feux de conditions météorologiques sévères, qui engendrent potentiellement une forte dégradation des couverts forestiers. En particulier nous traitons les hypothèses suivantes illustrées par la figure 1 :

Q1 les changements climatiques et d'occupation du sol ont entraîné, aux cours des dernières décennies, un accroissement des densités d'éclosion des feux et des surfaces brûlées au sein des écosystèmes de montagne du sud-est de la France (chapitre 1) ;

Q2 la combustibilité des communautés forestières de montagne, ou leurs traits d'inflammabilité, varient avec les conditions climatiques et de structure forestière qui contraignent la composition des communautés (chapitre 2) ;

Q3 l'intensité du feu varie en accord avec ces mêmes conditions environnementales qui déterminent, ainsi, les patrons biogéographiques d'inflammabilité et les expositions contrastées entre espèces d'arbres, liés aux propriétés de leur niche écologique (chapitre 3) ;

Q4 la variabilité des valeurs de traits de réponse au feu (résistance) dépend de la composition des communautés, indépendamment de son inflammabilité (chapitre 4) ;

Q5 les taux de mortalité potentiels des arbres varient entre espèces dominantes et au sein de leur niche (cœur et marges de distribution), avec des vulnérabilités plus fortes dans les écosystèmes sous influences méditerranéennes des Alpes du Sud (chapitre 5).

1.5. ORGANISATION DU DOCUMENT

La prochaine section du mémoire décrit la stratégie expérimentale et de modélisation utilisée pour répondre à ces questions. Ensuite, nous étudierons au cours du premier chapitre la variabilité spatiale et temporelle du régime de feu (fréquence, taille, saisonnalité) et des conditions climatiques au sein des écosystèmes méditerranéens et montagnards du sud-est de la France. Le second chapitre se focalisera sur la caractérisation des principaux types d'écosystèmes forestiers alpins et sur les déterminants environnementaux (climat, composition et structure forestière) des propriétés du combustible de surface (litières, herbacées et buissons) qui définissent leur syndrome d'inflammabilité. Le troisième chapitre traitera de la modélisation de l'intensité du feu et des niches d'inflammabilité des espèces d'arbres le long de ces gradients environnementaux. L'évaluation des résistances spécifiques au feu et l'étude des associations potentielles entre traits de réponse (résistance) et traits d'effet (inflammabilité) seront présentées au sein du quatrième chapitre. Enfin, l'évaluation de la vulnérabilité au feu des espèces dominantes d'arbre et l'analyse de la variabilité des

probabilités de mortalité au sein de leurs niches seront étayées au sein du cinquième et dernier chapitre consacré aux innovations de ce mémoire de thèse.

Plusieurs manuscrits d'article en lien direct avec les chapitres du mémoire de thèse sont fournis en annexes :

Annexe 1. (chapitre 1) Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, **129**, 239–251. doi: 10.1007/s10584-015-1332-3

Annexe 2. (chapitre 2) Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability of Alpine forests

Annexe 3. (chapitre 3) Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps

Annexe 4. (chapitre 4) Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**:466. doi:10.3389/fpls.2013.00466

2. MATERIELS ET METHODES

2.1 ANALYSE RETROSPECTIVE DES RELATIONS CLIMAT-FEUX

Les variabilités spatiales et temporelles de l'activité des feux et des conditions climatiques ont été analysées sur la période 1973-2009 au sein des écosystèmes méditerranéens et montagnards du sud-est de la France, à partir de la base de données nationale sur les incendies, dite Prométhée (Prométhée, 2011), et des paramètres atmosphériques du modèle de ré-analyse Safran de Météo-France (Vidal *et al.*, 2010; cf Annexe 1).

2.1.1. Données incendies

La base Prométhée recense la date d'éclosion (ignition), la localisation (résolution horizontale de 2×2 km), la surface des incendies et leur origine anthropique (volontaire ou accidentelle) ou naturelle (foudre) qui ont eu lieu depuis 1973 dans les 15 départements de la « zone Entente » : Ardèche, Drôme et les départements des régions Provence-Alpes-Côte-D'azur et Languedoc-Roussillon. L'activité des feux a été évaluée pour chaque pixel (2×2 km) à partir des patrons spatiaux (moyennes 1973-2009) et temporels (tendance sur 1973-2009) saisonniers de densité des feux ($\#.\text{km}^{-2}$), des surfaces brûlées ($\text{ha}.\text{km}^{-2}$) et de la longueur de la saison des feux (nombre de jours entre le premier et le dernier feu de l'année). Afin d'obtenir des tendances régionalisées et de réduire la stochasticité inhérente aux feux, les données brutes ont été lissées sur des fenêtres mobiles de 30 km via une pondération par l'inverse de la distance.

2.1.2. Paramètres climatiques et descente d'échelle

Les paramètres climatiques incluent les moyennes mensuelles de précipitations et de températures, la somme annuelle des degrés-jours au-dessus de 5°C sur la période de croissance, gdd5 (Prentice *et al.*, 1992) ainsi que les moyennes mensuelles et les 70° et 95° centiles de l'indice forêt météo Canadien, nommé 'fire weather index' ou FWI, et de ses

composantes : l'indice d'humidité du combustible fin FPMC pour '*fine fuel moisture code*', l'indice d'humidité de la litière DMC pour '*duff moisture code*', et l'indice de sécheresse DC '*drought code*' (van Wagner, 1987). L'indice FWI ou ses composantes (FPMC, DMC, DC) sont utilisés pour prédire le risque météorologique du feu en fonction des variations quotidiennes de précipitations, de température, d'humidité relative et de vitesse du vent (Wotton, 2009). L'ensemble des paramètres climatiques ont été calculés sur la période 1960-2009 et interpolés à une résolution horizontale de 500×500 m à partir de la modélisation régionale des gradients verticaux. Précisément, la variation linéaire avec l'altitude des moyennes à long-terme (1960-2009) de chaque paramètre calculées à une résolution originale de 8×8 km – soit la résolution Safran – a été modélisée au sein de zones climatiquement homogènes dites “symposiums” (Vidal *et al.*, 2010). Les coefficients des régressions linéaires ont ensuite été interpolés à une résolution de 500×500 m, à partir d'une pondération par l'inverse de la distance. Puis les paramètres climatiques ont été calculés à partir des coefficients interpolés et d'un modèle numérique de terrain de l'Institut Géographique National (résolution horizontale de 500 m). Pour chaque paramètre climatique, l'obtention des valeurs annuelles sur la période 1960-2009 repose sur l'interpolation des anomalies calculées à la résolution Safran (8×8 km) entre les moyennes à long-terme (1960-2009) et la moyenne annuelle (Zimmermann *et al.*, 2013a). L'ensemble des paramètres a ensuite été agrégé à la résolution de la grille Prométhée (2×2 km) pour analyser les relations feux-climat.

2.1.3. Découpage pyroclimatique

Une procédure analytique multivariée a été développée afin d'obtenir un découpage régional des tendances spatiotemporelles des feux et du climat en entités spatiales appelées 'pyroclimats'. L'analyse des tendances temporelles des conditions climatiques, de l'activité des feux et des relations climat-feux est basée sur ce découpage régional. Ce dernier a été

obtenu en deux étapes. Premièrement, les informations suivantes ont été synthétisées de façon indépendante à partir d'analyses en composantes principales : i) le régime des feux (moyennes saisonnières de la densité des feux, des surface brûlées et la longueur de la saison des feux), ii) leur tendance temporelle, iii) les conditions climatiques¹ et iv) leurs tendances temporelles. Puis, le découpage de la zone Entente a été réalisé via une classification hiérarchique selon la méthode de Ward sur les premières composantes principales issues de ces analyses. Les tendances temporelles des paramètres du régime des feux et du climat ont été calculées pour chaque pixel à partir du test de tendance modifié de Mann-Kendall (Hamed & Ramachandra Rao, 1998), et quantifiées via le coefficient de corrélation 'tau'. Le sens et l'intensité des relations interannuelles entre l'activité des feux et les conditions climatiques ont été analysés via des tests de corrélations croisées au sein de chaque 'pyroclimat'. Auparavant, les variables ont été détendancées au moyen de lissage LOESS (Cleveland *et al.*, 1990), afin de retirer les effets potentiels de facteurs régionaux qui agissent comme un bruit numérique sur les feux (principalement les activités humaines) indépendamment du climat (Turco *et al.*, 2014).

2.2. ANALYSE EXPLORATOIRE DE LA VULNERABILITE AU FEU DES ECOSYSTEMES

Au sein d'écosystèmes nouvellement soumis au risque d'incendie, la rareté des données d'observation des effets de la végétation sur le feu et des effets du feu sur la végétation prévient aussi bien l'évaluation directe que la modélisation empirique de la vulnérabilité aux incendies des écosystèmes ou des espèces. Basée sur la quantification des traits fonctionnels

¹ gdd5 et paramètres mensuels (moyennes) et annuels (moyennes, 70^e et 95^e centiles) des températures, précipitations et des indices forêt météo canadien (FFMC, DMC, DC, FWI)

qui déterminent les propriétés d'inflammabilité et de résistance au feu, nous présentons ici une approche de simulation numérique du comportement du feu et de ses effets délétères sur le couvert arborescent (mortalité des arbres) des écosystèmes de montagne des Alpes françaises à partir de modèles existants. Afin de dresser des tendances biogéographiques de l'inflammabilité des forêts et de leur vulnérabilité au niveau des massifs alpins occidentaux, cette approche est ensuite fondée sur la construction de modèles statistiques empiriques permettant de projeter les variations d'intensité du feu en fonction des interrelations observées entre les propriétés du couvert arborescent, de la composition en espèces végétales ligneuses et des conditions climatiques qui gouvernent les propriétés pyrogènes et l'humidité de la végétation combustible. Les résultats de cette thèse reposent sur l'analyse des gradients d'intensité de feu et de mortalité des arbres au sein de la distribution des espèces végétales dans l'espace géographique (environnement physique observé) ou dans l'espace écologique (espace multi-varié des conditions qui permet de définir les niches environnementales des espèces). Les différentes étapes méthodologiques utilisées pour évaluer la vulnérabilité des arbres au feu sont décrites dans la figure 2.

2.2.1. Données disponibles

La diversité des conditions de végétation et de climat dans les Alpes françaises a été analysée, respectivement, à partir des dernières campagnes annuelles de l'Inventaire Forestier National (relevés IFN, Fig. 3 ; cf. Annexe 2) et des paramètres climatiques (indices bioclimatiques et de sécheresse) interpolés (cf. section 2.1.2, Annexe 1) à la résolution des données de végétation (1×1 km). Les variables dendrométriques (hauteur et diamètre des arbres), de structure et de composition forestière ont été obtenues à l'aide de 2609 stations forestières. Ces stations correspondent aux relevés IFN 2005-2011 après avoir éliminé préalablement les relevés d'une altitude inférieure à 700 m situés en fond de vallée pour ne

conserver que des sites sur pente, et ceux présentant des traces de perturbations récentes (coupes, tempêtes ou incendies au cours des cinq années précédant le relevé).

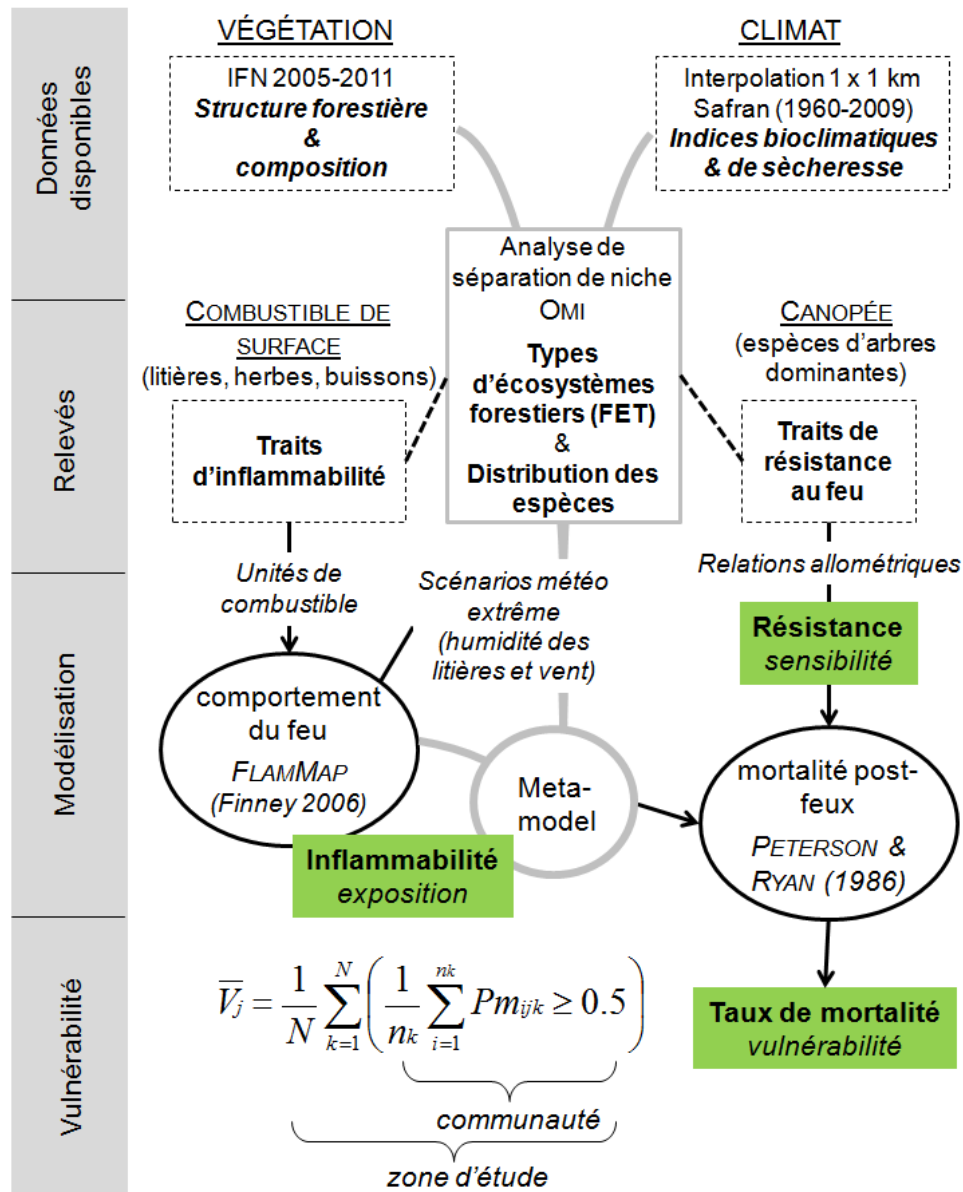


Figure 2 : Schéma analytique de l'étude de la vulnérabilité au feu des communautés d'arbres des Alpes françaises, présentant les étapes méthodologiques pour obtenir les probabilités de mortalité (Pm) des arbres (i) des espèces dominantes (j) au sein de leurs communautés (k)

Les variables de structure forestière comprennent le couvert des strates de végétation herbacées, arbustives (ligneux bas) et arborées (ligneux hauts), la hauteur moyenne des arbres, la densité du couvert (nombre de tiges par hectare) et la surface terrière des arbres. Les variables de composition forestière comprennent l'abondance des espèces ligneuses

(arbusives et arborées) et des types fonctionnels de plantes - basés sur les distinctions conifères vs feuillus, décidus vs sempervirents et arbustes vs arbres, cette dernière distinction est basée sur la forme de vie des espèces au sens de Raunkiaer (1934). Les données d'abondance fondées sur les indices de Braun-Blanquet ont été transformées en valeurs médianes des classes de pourcentage de couvert correspondant afin d'assurer la compatibilité avec les méthodes d'ordination basées sur des distances euclidiennes (Podani, 2006).

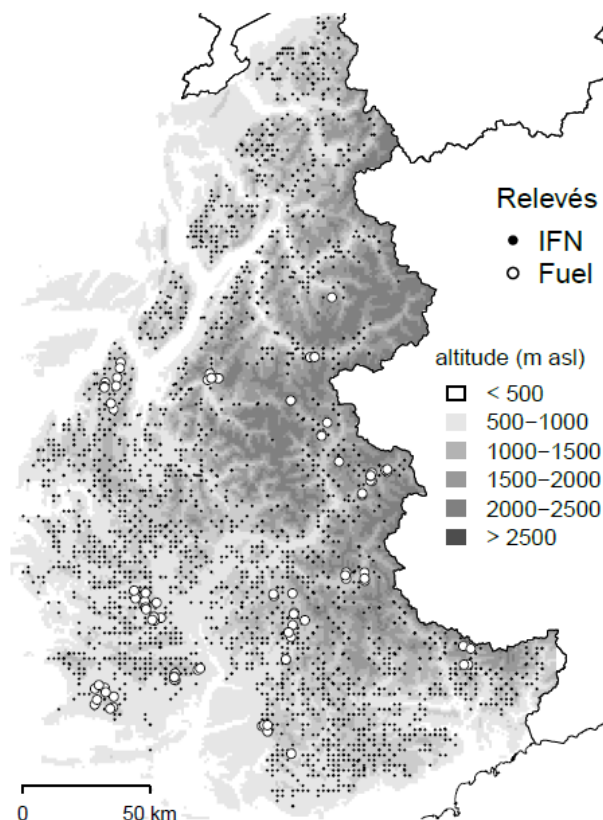


Figure 3 : Distribution des relevés des dernières campagnes annuelles de l'inventaire forestier national (IFN) et de combustible (Fuel), au sein des Alpes françaises

2.2.2. Analyse de séparation de niche et classification des écosystèmes

La diversité des conditions de végétation et de climat a été confrontée à la distribution d'abondance des espèces ligneuses (les plus fréquentes, $n = 74$, correspondant à une occurrence supérieure à 0,5 % sur l'ensemble des relevés) au sein d'une analyse de séparation de niche (ou analyse de co-inertie), nommée OMI pour 'Outlying mean index' (Dolédec *et al.*, 2000). La niche environnementale des principales espèces d'arbres ($n = 29$) a été quantifiée à

partir de leur distribution d'abondance au sein du premier plan factoriel de cette analyse (ou espace de la niche, cf. Annexe 3). La position de la niche est donnée par le score moyen de l'espèce (centroïde ou optimum) sur les deux premiers axes de l'analyse OMI. La taille de la niche est donnée par le ratio de l'espace plan (OMI) utilisé par l'espèce, ratio calculé via des estimateurs de densité de kernel ou probabilité d'occurrence de l'espèce à un point donné (Worton, 1989, 1995). Le chevauchement deux-à-deux des niches a été calculé sur chaque axe via l'utilisation de fonctions de densité de kernel (Mouillot *et al.*, 2005) afin de classer les espèces selon leur affinité environnementale.

Afin de caractériser les grands types d'écosystèmes forestiers (nommés FET² dans les articles associés à ce mémoire de thèse), leur inflammabilité et vulnérabilité, l'espace plan de l'OMI a été divisé en régions non-chevauchantes à partir d'une analyse de partition de type '*k-means*' et du critère de Calinski-Harabasz (Caliński & Harabasz, 1974) (cf. Annexe 2).

2.2.3. Relevés des traits d'inflammabilité et de résistance au feu

Les traits d'inflammabilité des strates litières, herbacées et arbustes (ligneux bas) ont été mesurés au sein de 96 relevés '*fuel*' (Fig. 3) pour quantifier la variabilité des paramètres du combustible au sein des FET (cf. Annexe 2). En particulier, les paramètres d'un relevé définissent un modèle de combustible (*'fuel model'*) et incluent le ratio surface/volume, la hauteur et la charge en éléments fins combustibles (diamètre des particules $\varnothing < 6$ mm) de la litière superficielle (non décomposée), des débris ligneux grossiers ($6 < \varnothing < 75$ mm), des herbacées et des arbustes (feuilles et tiges, $\varnothing < 6$ mm). Une nouvelle procédure a été

² forest ecosystem types

développée pour simuler le comportement du feu par unité homogène de combustible (sous-modèle de combustible), c'est à dire pour chaque arrangement spatial observé des strates arbustives susceptibles de participer à la propagation du feu de surface. Précisément, le couvert arbustif a été discrétisé en strates homogènes selon leur hauteur, à partir de fonctions de densité de Kernel (cf. Annexe 2). Puis la sélection des strates arbustives est basée sur leurs hauteurs plancher et plafond, et le critère de transition du feu en couronne de van Wagner (1977), appliqué via des simulations itératives du comportement du feu par une intégration pas à pas des strates arbustives hautes aux strates basses. La biomasse en éléments fins d'une strate arbustive est calculée à partir des dimensions de la strate, d'estimations de la densité de charge par unité de volume des espèces dominantes par simplification de la méthode cube (Krivtsov *et al.*, 2009) et d'une étape de calibration (cf. Annexe 2).

La variabilité de réponse au feu des arbres (survie *versus* mortalité) est principalement déterminée par l'épaisseur d'écorce, qui décrit la capacité de l'arbre à résister à l'échauffement, et la hauteur du houppier de la base et de la cime qui décrit la capacité de l'arbre à éviter les flammes (Peterson & Ryan, 1986; Fernandes *et al.*, 2008; Lawes *et al.*, 2011). Ces traits de résistance ont été mesurés au sein des relevés du combustible afin de caractériser les relations allométriques (fonction puissance) qui définissent la variation de ces traits avec les dimensions dendrométriques des arbres (diamètre ou hauteur pour prédire la base du houppier). La variance expliquée par ces relations allométriques n'étant pas suffisamment satisfaisante pour toutes les espèces, des méthodes de régression modernes non-paramétriques (BRT, '*boosted regression trees*' ; Elith *et al.*, 2008) ont été utilisées afin d'affiner les prédictions au moyen de paramètres supplémentaires décrivant le couvert forestier et les conditions climatiques locales.

2.2.4. Modélisation

La simulation du comportement du feu au sein des relevés du combustible (Fig. 3) a été réalisée à partir du programme Flammap (Finney, 2006) pour une pente homogène (30%), trois scénarios de vent (10, 30 et 50 km.h⁻¹) et une gamme de teneur en eau des litières (5-14%). La capacité tampon de la canopée sur la vitesse du vent (facteur d'ajustement du vent selon la hauteur et le couvert de canopée) est prise en compte au sein du programme Flammap (Finney, 2006; Andrews, 2012).

Les déterminants environnementaux des propriétés du combustible ont été identifiés à partir d'analyses de redondances (Peres-Neto *et al.*, 2006) portant sur les relations multivariées entre les métriques de comportement du feu (vitesse de propagation, intensité du front de flamme, énergie libérée par unité de surface) et les paramètres qui décrivent séparément le climat, la composition et la structure forestière. Dans ce cas les simulations du feu ont été réalisées pour une teneur en eau constante afin d'éliminer les effets directs du climat (variation de l'humidité du combustible). Ensuite, les déterminants environnementaux sélectionnés ont été reliés à l'intensité du front de flamme ('fireline intensity' FLI) à partir de BRT afin de construire un méta-modèle. Dans ce cas, le FLI est simulé pour un scénario météorologique extrême, à savoir une teneur en eau variable entre relevés. En particulier, la teneur en eau des litières est prédite localement à partir du 95^e centile (moyenne 2005-2009) de l'indice du combustible léger '*fine fuel moisture code*' (e.g. Bessie & Johnson, 1995), composante du système FWI (van Wagner, 1987). De cette façon, la construction du méta-modèle consiste à paramétrer les sorties de simulation à partir de paramètres environnementaux disponibles à large échelle (données de climat et de structure forestière). Ce méta-modèle est utilisé pour prédire le FLI au sein de l'ensemble des relevés IFN en conditions météorologiques extrêmes. Enfin, les probabilités de mortalité en conditions extrêmes sont calculés à partir des équations de Peterson et Ryan (1986). Précisément, les

probabilités de mortalité sont simulées pour chaque arbre i de l'espèce dominante j à partir de l'intensité du feu prédite par le méta-modèle (FLIp) au sein de la communauté k (inflammabilité de la communauté ou composante d'exposition) et de ses caractéristiques de résistance obtenues à partir des dimensions de l'arbre i (diamètre, hauteur) et des relations allométriques précédemment obtenues pour l'espèce j (résistance au feu ou composante de sensibilité). Par souci de concision, seuls les résultats pour une vitesse de vent intermédiaire (30 km.h^{-1}) sont présentés dans ce mémoire. Le temps de résidence du feu a été fixé à une minute, correspondant à un feu de surface modéré où la combustion des gros débris ligneux - non pris en compte au sein des équations de propagation du feu de Rothermel (1972) - est insignifiante (Fernandes *et al.*, 2008).

2.2.5. Métriques de vulnérabilité

La simulation des probabilités de mortalité des arbres présents au sein des relevés IFN en fonction des traits de résistance au feu des arbres et de l'intensité simulée du feu sous conditions extrêmes (FLIp) permet d'évaluer la vulnérabilité des espèces mais aussi des écosystèmes forestiers. Les taux de mortalité des arbres ont été agrégés au niveau de l'espèce, de la communauté et des écosystèmes types (sous-ensemble de communautés). Le seuil de probabilité de 0,5 a été choisi pour catégoriser l'arbre comme vivant ou mort, seuil qui correspond au point d'inflexion de la fonction logistique entre intensité du feu et probabilité de mortalité, et correspond ainsi à la valeur médiane au sein des changements rapides des probabilités de mortalité avec l'intensité du feu. La vulnérabilité (ou la résultante des composantes d'exposition et de sensibilité) des espèces arborescentes dominantes est quantifiée à partir de la variabilité des probabilités de mortalité des individus au sein des communautés où l'espèce est présente. Cette variabilité est analysée au sein de l'espace géographique (Alpes occidentales) et des niches environnementales de chaque espèce (OMI).

Selon la méthode d'inventaire de l'IFN, la surface d'échantillonnage des arbres par placette dépend de leur classe de diamètre ($7,5 < \varnothing < 22,5$ cm sur un rayon de 6 m; $22,5 < \varnothing < 37,5$ cm sur 9 m et, 15 m pour $\varnothing > 37,5$ cm). Par conséquent, le taux de mortalité MR d'une espèce dominante j au sein de la communauté k est donné par l'agrégation des probabilités de mortalité, Pm , des arbres i , selon leur densité D au sein de la classe de diamètre d :

$$MR_{jk} = \sum_{d=1}^3 \frac{D_{dijk} - D_{dijk}[Pm < 0,5]}{D_{dijk}} \quad \text{eq. 1}$$

La vulnérabilité de l'espèce j est ainsi estimée par la moyenne et la variance des taux de mortalité au sein des N communautés où elle est présente :

$$MR_j = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N MR_{jk} \quad \text{eq. 2}$$

En parallèle, le taux de mortalité de la communauté k est donné par les taux de mortalité des n espèces dominantes présentes et de leurs abondances relatives (densité surfacique relative des arbres de l'espèce j) au sein de la communauté :

$$MR_k = \sum_{j=1}^n \frac{D_{ijk}}{D_{ik}} MR_{jk} \quad \text{eq. 3}$$

La vulnérabilité du type d'écosystème forestier f (FET) est ainsi estimée par la moyenne et la variance des taux de mortalité des N' communautés qui le constitue :

$$MR_f = \frac{1}{N'} \sum_{k=1}^{N'} MR_k \quad \text{eq. 4}$$

Ces métriques de vulnérabilité sont calculées sur une base d'individus (*per capita*). La substitution des densités d'individus D (eq. 1) par leur surface terrière, BA ('*basal area*'), permet d'obtenir une série complémentaire de métriques faisant intervenir la notion de biomasse (*per gram*), soit les taux de perte en surface terrière ('*basal area loss rate*' : $BALR_{jk}$, $BALR_j$, $BALR_k$, $BALR_f$).

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. CHAPITRE 1 : VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE DES FEUX ET DU CLIMAT CES DERNIERES DECENNIES (ANNEXE 1)³

L'analyse de la distribution spatiale et des tendances temporelles des feux de végétation et des conditions climatiques indique une forte hétérogénéité au sein des territoires méditerranéens et de montagne du sud-est de la France. En particulier, ces variabilités spatiotemporelles révèlent trois grandes régions, ou pyroclimats (Fig. 4). Les premiers comprennent les écosystèmes de montagne du massif Pyrénéen oriental, la Montagne Noire, les Cévennes et le massif des Alpes du sud (PCr-3). Ils sont caractérisés par un risque météorologique d'incendie peu élevé et un régime de feux petits et peu fréquents, fréquence similaire en hiver et en été. Les derniers regroupent les écosystèmes méditerranéens marqués par une sécheresse estivale, un risque météorologique élevé et des feux estivaux fréquents et de grandes tailles. Ils se distinguent en deux régions selon l'activité des feux et la saisonnalité du climat, plus fortes au sein de la Corse et des Alpes maritimes (PCr-1) qu'au niveau des plaines et des basses collines du Languedoc-Roussillon, de la vallée du Rhône et de la Provence (PCr-2).

Au sein de ces territoires, le risque météorologique d'incendie a fortement augmenté au cours des quatre dernières décennies pour les conditions annuelles les plus extrêmes (95^e centile de la distribution du FPMC et du FWI, Fig. 4e-f). Ces tendances sont similaires à

³ Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, 129, 239–251. doi: 10.1007/s10584-015-1332-3

celles observées au sein des régions méditerranéennes voisines (Piñol *et al.*, 1998; Moriando *et al.*, 2006; Bedia *et al.*, 2014), dévoilant une certaine homogénéité dans l'accroissement du risque météorologique du feu au niveau du bassin méditerranéen.

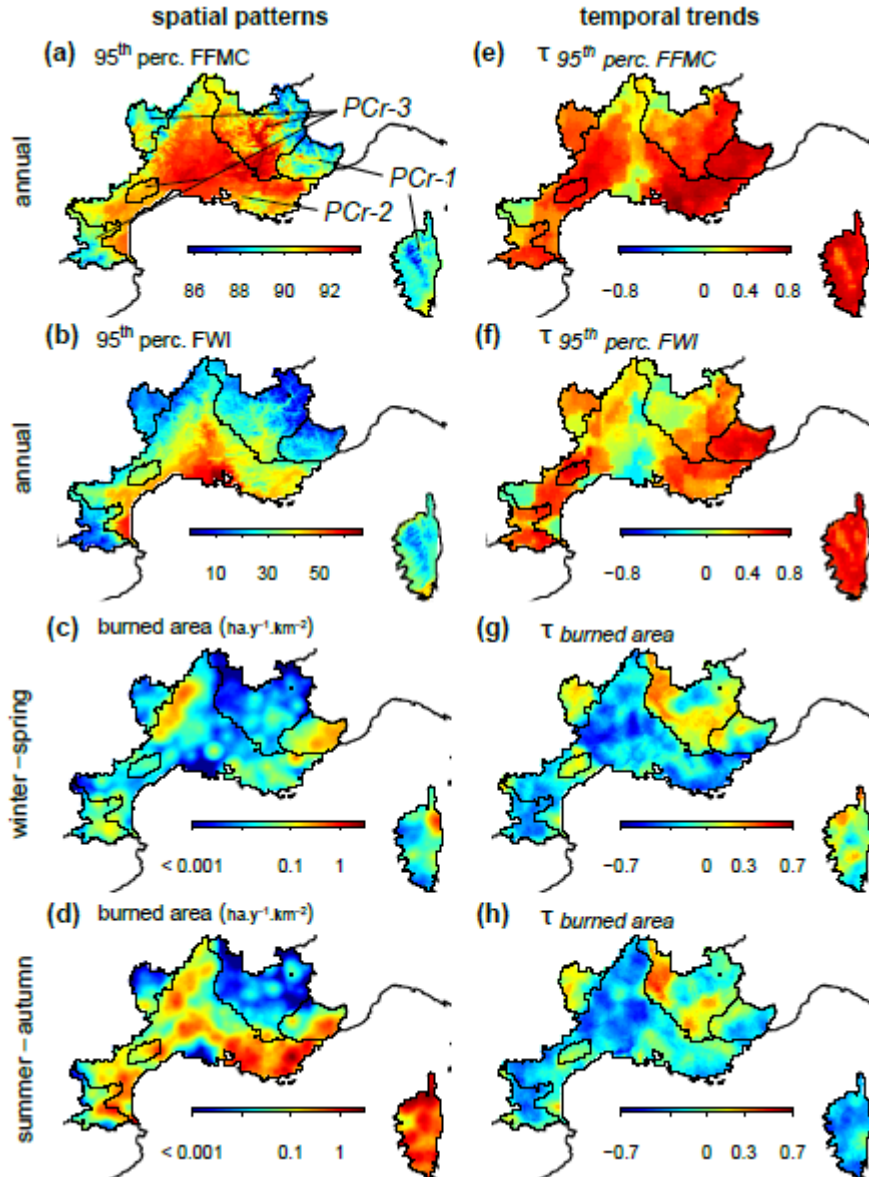


Figure 4 : Distribution spatiale du risque météorologique du feu en conditions extrêmes (95^e centile: **a**, indice du combustible léger FFMC ; **b**, indice forêt-météo FWI), des surfaces brûlées (*burned area*) hivernales (**c**), estivales (**d**) et de leurs tendances temporelles (**e-h**, 1973-2009). Les lignes noires délimitent les contours des pyroclimates (PCr), nommés en **a**

Nos résultats indiquent que cette augmentation est associée à un accroissement quasi-linéaire des températures annuelles et en particulier des températures de printemps. Ce réchauffement

a probablement entraîné la forte diminution des seuils annuels extrêmes de teneur en eau du combustible fin, comme illustré par l'indice de sécheresse du combustible léger (Fig. 4e).

L'analyse pyroclimatique régionale des relations entre la densité et la taille des feux et le 95^e centile du FWI indique une corrélation claire de leur variation interannuelle (corrélations croisées entre 0.41 et 0.84). La capacité prédictive du FWI a déjà été démontrée dans les Alpes (De Angelis *et al.*, 2015), au Portugal (Carvalho *et al.*, 2008) et plus largement en Europe (Venäläinen *et al.*, 2014). Néanmoins, si l'activité des feux répond aux variations des conditions météorologiques extrêmes, le nombre et la surface des incendies ont largement diminué en régions méditerranéennes (PCr-1 & 2, Fig. 4g-h), c'est-à-dire au sein des régions historiquement soumises aux incendies (Fig. 4d), *a contrario* de la sévérité des conditions atmosphériques qui semble plus stable (Fig. 4e-f). Ces résultats corroborent les tendances de diminution récente de l'occurrence des feux et des surfaces brûlées au nord-est de l'Espagne (Catalogne), indépendamment des conditions climatiques (Turco *et al.*, 2014). Néanmoins, des tendances contraires ont été également observées dans des régions voisines (Pausas, 2004; Pausas & Fernández-Muñoz, 2012) ou dans le sud-ouest américain (Westerling *et al.*, 2006), où l'activité des feux augmente avec le réchauffement. Ces divergences sont très probablement liées à des différences régionales dans les activités anthropiques, notamment à l'augmentation d'efficacité des politiques de suppression dans les régions euro-méditerranéennes (Mouillot & Field, 2005; Brotons *et al.*, 2013; Pezzatti *et al.*, 2013). En parallèle, les feux hivernaux, printaniers et estivaux sont devenus plus fréquents et de plus grandes étendues dans les régions de montagne des Alpes du sud, des Cévennes et de la Montagne Noire (PCr-3, Fig. 4g), c'est-à-dire au sein des zones historiquement moins soumises aux incendies (Fig. 4d). Ceci souligne la forte sensibilité de l'activité des feux à l'accroissement de la sévérité des conditions climatiques dans les écosystèmes de montagne

(Westerling *et al.*, 2006), qui devrait se poursuivre au cours du XXI^e siècle (Moritz *et al.*, 2012), désignant les écosystèmes de montagne comme soumis à un risque croissant de feu.

3.2. CHAPITRE 2 : LE COUVERT ARBORESCENT ET LES PRECIPITATIONS D'AUTOMNE DETERMINENT LES PROPRIETES DU COMBUSTIBLE FORESTIER ALPIN (ANNEXE 2)⁴

La caractérisation des propriétés d'inflammabilité du combustible forestier au sein des écosystèmes de montagne apparaît primordiale dans un contexte de changement de régime d'incendie. En effet, si l'augmentation en fréquence de conditions météorologiques sévères est propice à la propagation des feux, l'intensité des feux dépend quant à elle majoritairement des propriétés pyrogènes de la biomasse (herbacées et arbustes), de la nécromasse (litières), et des effets tampon sur les conditions micro-météorologiques du sous-bois, liées aux propriétés biophysiques du couvert arboré. L'ensemble de ces propriétés d'inflammabilité a été quantifié au sein de la panoplie des écosystèmes forestiers des Alpes occidentales afin de simuler l'effet de leurs différences sur le comportement potentiel du feu, soit la vitesse de propagation, l'intensité du front de flamme et l'énergie libérée. Plus précisément l'analyse du comportement du feu repose ici sur une teneur en eau fixe afin d'annuler les effets de conditions météorologiques variables entre relevés.

La partition de l'espace environnemental décrivant la diversité du climat et de la végétation (composition et structure forestière) des Alpes françaises distingue quatre grands types d'écosystèmes forestiers (FET, Fig. 5), qui suivent les distinctions classiques

⁴ Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability of Alpine forests

biogéographiques (Ozenda, 1985) et les redéfinissent pour ce qui est de l'effet potentiel sur les feux.

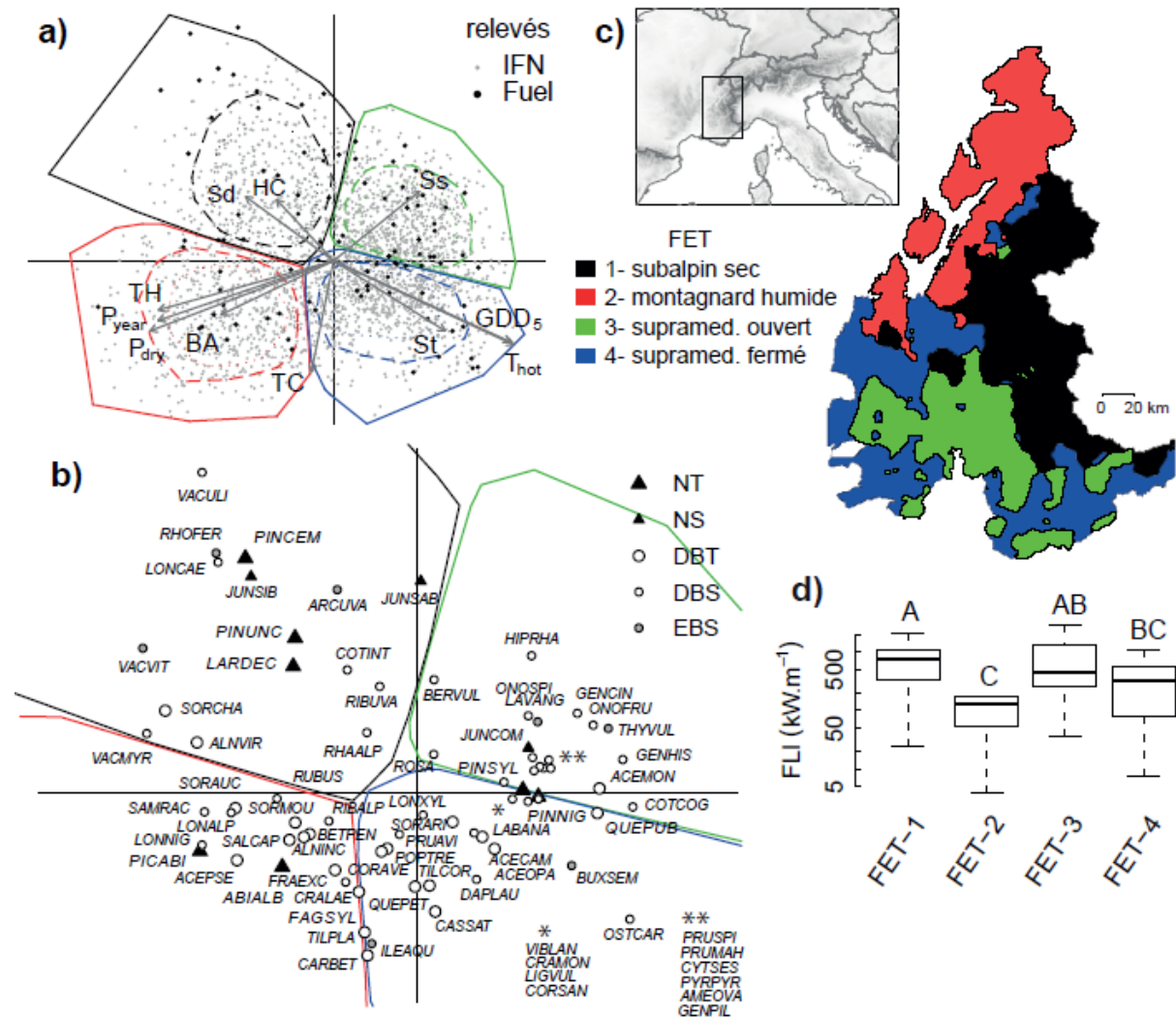


Figure 5 : Ordination et classification des écosystèmes forestiers (**a**, FET) au sein de l'analyse de séparation de niche (OMI) des espèces ligneuses Alpines (**b**), leur distribution géographique au sein des Alpes occidentales (**c**) et leur syndrome d'inflammabilité résumé par l'intensité du feu simulée pour une teneur en eau donnée (**d**). La contribution des variables à la séparation des niches sur les deux axes (83% d'inertie expliquée) est représenté par la taille des flèches (en **a**), S_d , S_s et S_t : couvert des arbustes prostrés, petits et grands; H_C et T_C : couvert herbacé et arboré; T_H et B_A hauteur et surface terrière des arbres; P_{year} et P_{dry} : précipitations annuelles et du mois le plus sec; T_{hot} : température moyenne du mois le plus chaud; GDD_5 : somme sur la saison de croissance des degrés jour ; NT et NS : arbres et arbustes conifères, DBT : arbres feuillus décidus, DBS et EBS : arbustes feuillus décidus et sempervirents.



Figure 6 : Forêts hautes et fermées d'épicéa et sapin (a et c, photos Jean-Michel Lopez) et de hêtre (b, photo Thibaut Fréjaville) du montagnard humide (FET-2)

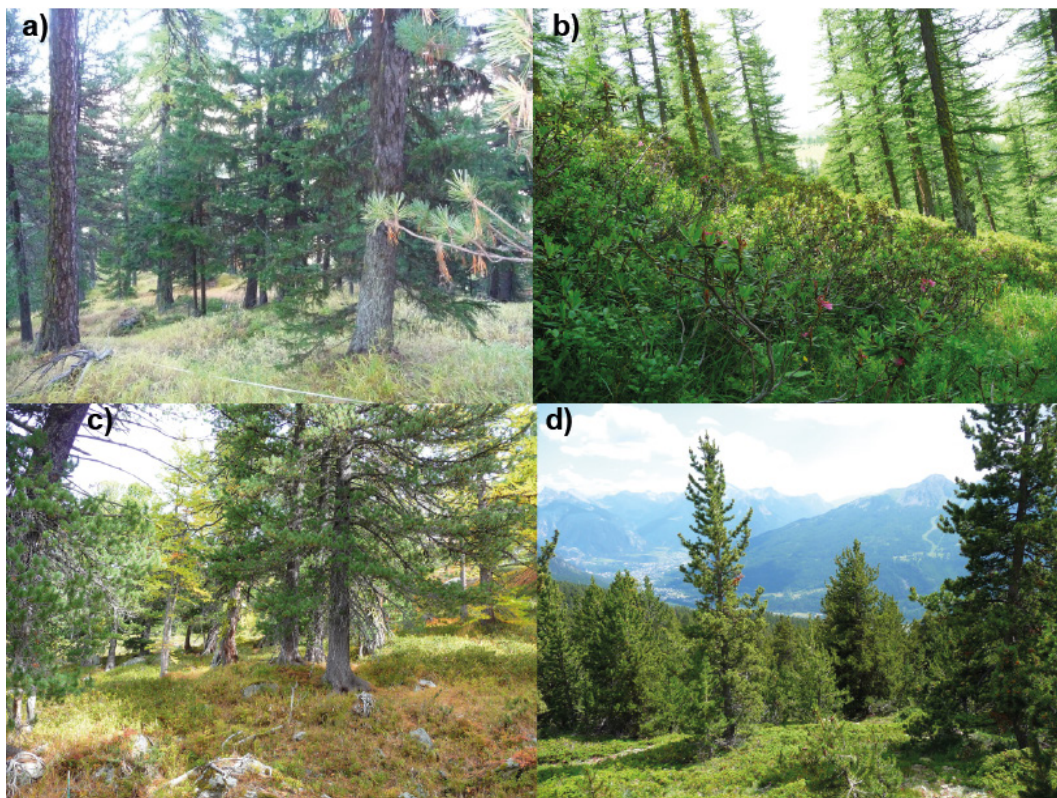


Figure 7 : Forêts hautes et ouvertes du subalpin sec (FET-1) ; couvert de graminées (*Calamagrostis* sp.) dans une forêt mixte de mélèze et pin cembro (a) ; rhododendrons (*Rhododendron ferrugineum* L.) et myrtilles (*Vaccinium myrtillus* L.) en forêt pure de mélèze (b) et mixte mélèze - pin cembro (c) ; genévrier nain (*Juniperus sibirica* Lodd.) et pin à crochet (d). Photos Thibaut Fréjaville



Figure 8 : Forêts basses et ouvertes du supra-méditerranéen (FET-3) ; genêt cendré (*Genista cinerea* (Vill.) DC.) et graminées dans une forêt mixte de pin noir et pin sylvestre (a) et une forêt pure de pin noir (c, photos Jean-Michel Lopez) ; buis (*Buxus sempervirens* L.), genévrier commun (*Juniperus communis* L.) et pin sylvestre (b, photo Thibaut Fréjaville)



Figure 9 : Forêts basses et fermées du supra-méditerranéen (FET-4) ; buis sous couvert de pin sylvestre (a et c, photos Jean-Michel Lopez), ou avec une strate intermédiaire de petits feuillus (*Laburnum alpinum* Lang., *Sorbus* sp.) sous couvert de pin noir (b, photo Thibaut Fréjaville)

Au sein des Alpes externes du nord, on trouve les écosystèmes frais et humides dominés par le hêtre, le sapin et l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) ; ils forment des forêts hautes et denses avec une faible biomasse en sous-bois, situées dans l'étage montagnard principalement, nommés ci-après 'montagnard humide' (FET-2, Fig. 5 & 6). Ces écosystèmes regroupent les forêts les moins inflammables. Dans les Alpes internes continentales sèches, les écosystèmes subalpins dominés par le mélèze, le pin à crochet et le pin cembro ('subalpin sec', FET-1) concentrent les forêts hautes et ouvertes au sous-bois hautement inflammable, composé de litières et d'une biomasse herbacée importante (Fig. 5 & 7a) et d'un couvert élevé d'arbuste de petites tailles (éricacées principalement comme le rhododendron, les myrtilles ou le genévrier nain ; Fig. 5 & 7b-d). Les écosystèmes supra-méditerranéens et montagnards des Alpes du sud sont dominés par le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.), le pin sylvestre et le pin noir ; ils forment des forêts basses hautement inflammables en milieu ouvert ('supra-méditerranéen ouvert', FET-3 ; Fig. 5 & 8) et modérément inflammables en milieu fermé ('supra-méditerranéen fermé', FET-4 ; Fig. 5 & 9).

Si ces grands types d'écosystèmes diffèrent par leur combustibilité, la variabilité reste importante en leur sein et largement déterminée par le compromis entre continuité horizontale de la biomasse en surface (herbacées ou arbustes) et quantité de litières, ces dernières constituant le premier contributeur à la charge totale en éléments combustibles fins. Des analyses de redondance des effets de chaque composante environnementale ont été effectuée : climat (paramètres bioclimatiques et de sécheresse), composition (abondance relative des espèces ligneuses) et structure forestière (propriétés biophysiques de la canopée et couvert des strates basses) sur la variation du comportement du feu décrit par une variable synthétique regroupant la vitesse de propagation, l'intensité et l'énergie. Ces analyses révèlent les déterminants principaux de l'inflammabilité des communautés. Bien que chaque composante a un effet exclusif significatif sur la variation de l'inflammabilité entre

communauté ($p < 0,001$), ce sont leurs interrelations qui gouvernent la majeure partie de sa variance ($R^2 = 0,39$, $p < 0,001$), soulignant les interactions fortes entre climat, continuité du combustible et caractéristiques des litières (Bowman *et al.*, 2014a).

Néanmoins, le couvert arboré constitue le déterminant majeur de l'inflammabilité en contrôlant le compromis entre biomasse et nécromasse précisé plus haut (Fig. 10a). Ces résultats soulignent la forte influence de l'ouverture de canopée sur la quantité de combustible de surface (Trauernicht *et al.*, 2012), les conditions micro-météorologiques du sous-bois (Ray *et al.*, 2005; Hoffmann *et al.*, 2012b) et ainsi sur la distribution des feux au niveau planétaire (Bowman *et al.*, 2014b). De plus, cela suggère que la forte inflammabilité des propriétés transitoires des écosystèmes alpins de type ouvert (couvert herbacée et arbustif importants) reflètent les processus d'afforestation des terres abandonnées au cours du XIX^{ème} et XX^{ème} siècle (Tasser & Tappeiner, 2002; Chauchard *et al.*, 2007) à faible et haute altitude ('supraméditerranéen ouvert' et 'subalpin sec' respectivement). Ces derniers pourraient avoir par conséquent gouverné les patrons biogéographiques d'inflammabilité actuels, comme l'activité des feux au niveau paysager (Zumbrunnen *et al.*, 2012).

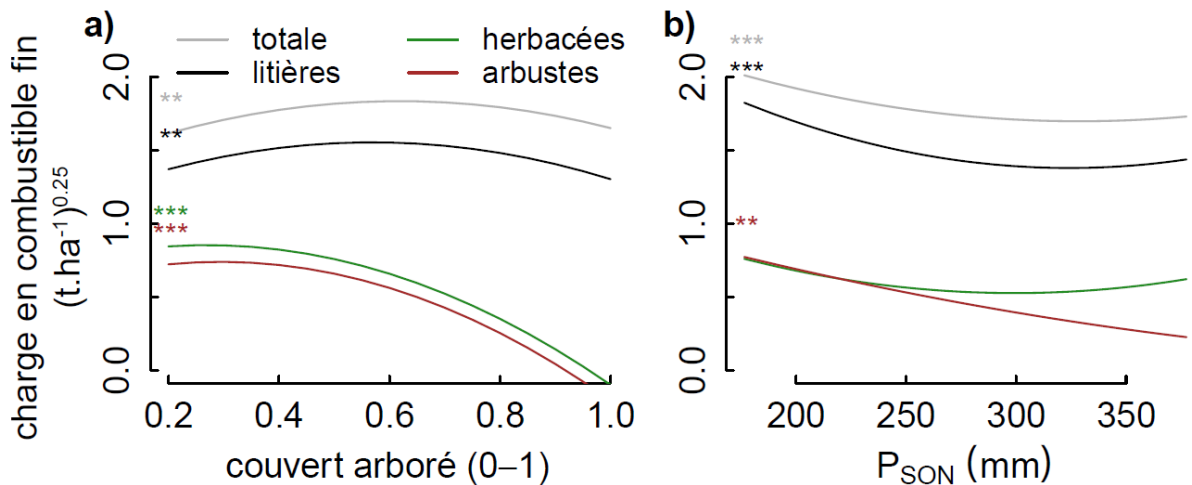


Figure 10 : Variation de la charge (transformation racine) en éléments combustibles fins ($\phi < 6$ mm) en fonction du couvert arboré (a) et des précipitations automnales (b) pour les différentes strates combustibles. Les régressions polynomiales (d'ordre 2) significatives sont précisées comme suit: $p < 0,01$ (**), $p < 0,001$ (***)

Parmi les paramètres climatiques, le déficit des précipitations automnales affecte significativement l'intensité du feu en contrôlant la quantité des litières et donc la charge totale en éléments fins (Fig. 10b). Ces résultats semblent s'expliquer par un plus fort temps de résidence et une accumulation des litières en conditions sèches via la limitation de l'activité des décomposeurs, comme observé au niveau planétaire (Meentemeyer *et al.*, 1982; Aerts, 1997). En parallèle, la charge arbustive augmente également avec la sécheresse automnale (Fig. 10b), soulignant la prépondérance accrue des ligneux bas en conditions sèches, qui favorise la continuité verticale entre le combustible de surface et la canopée. D'autre part, bien que l'augmentation de l'activité des feux puisse être principalement induite par le réchauffement (Flannigan *et al.*, 2009; Pechony & Shindell, 2010), la plupart des traits d'inflammabilité des forêts Alpines (charge des litières et herbacées, densité de biomasse des buisson, ratio surface-volume des feuilles) diminue le long des gradients de températures moyennes annuelles, hivernales et printanières ($p < 0,05$), en lien avec les changements de composition altitudinaux et latitudinaux. Néanmoins, l'intensité et l'énergie libérée des feux simulés pour une humidité du combustible constante augmentent significativement avec les indices de sécheresse (DC) annuels et automnaux (coefficient de Pearson, $r > 0,28$, $p < 0,01$), qui décrivent l'effet conjoint des températures et précipitation, notamment sur le statut hydrique des plantes ligneuses (Pellizzaro *et al.*, 2007).

Ces résultats illustrent qu'en plus des effets probables des changements d'usage des sols, les changements climatiques en cours ont un fort potentiel d'altération de l'inflammabilité des forêts de montagne, via des effets synergétiques à court-terme (augmentation de la charge en combustible en conditions plus sèches) *versus* des effets antagonistes à long-terme (combustibilité réduite des communautés de climat plus doux).

3.3. CHAPITRE 3 : LES NICHES D'INFLAMMABILITE DES ESPECES D'ARBRE REVELENT DES EXPOSITIONS INEGALES AU FEU (ANNEXE 3)⁵

La variation spatiale des conditions météorologiques en conditions annuelles extrêmes révèle des différences significatives de teneur en eau des litières (estimée via le 95^e centile du FPMC) entre les espèces d'arbres dominantes, avec des humidités plus basses pour les espèces des forêts supra-méditerranéennes (chêne, pin sylvestre et pin noir). De plus, cette exposition élevée des forêts thermophiles au risque météorologique d'incendie a connu une plus forte évolution au cours des dernières décennies (1973-2009) comparée à celle des espèces inféodées aux écosystèmes d'altitude (cf. Annexe 3). En particulier, les espèces des écosystèmes dits 'montagnard humide' (hêtre, sapin, épicéa) ont connu la plus faible augmentation des niveaux de sécheresse sous conditions exceptionnelles, alors que les espèces subalpines (mélèze, pin à crochet et pin cembro) ont connu une augmentation intermédiaire. Ces résultats soulignent que l'affinité bioclimatique des espèces prédétermine leur sensibilité directe aux changements climatiques (Thuiller *et al.*, 2005) et indirecte via leur exposition au feu.

La modélisation des effets conjoints de ces conditions météorologiques et des propriétés pyrogènes du combustible offre la possibilité de prédire la variation d'intensité du feu au niveau des Alpes occidentales (Fig. 11). En particulier, l'intensité du feu augmente de façon prévisible avec la diminution du couvert arboré, la hauteur des arbres, les précipitations automnales, et celles du mois le plus sec, et avec l'augmentation de la surface terrière et des

⁵ Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps

précipitations printanières ($p < 0,05$). Comme abordé dans le chapitre précédent, une canopée haute et fermée réduit l'importance de la biomasse et de la nécromasse en sous-bois, alors que les précipitations automnales stimuleraient la décomposition des litières, empêchant par conséquent leur accumulation. L'effet pyrogène de la surface terrière (pour une fermeture et hauteur de canopée données) a déjà été relevé le long des gradients altitudinaux des Pyrénées catalanes espagnoles (González *et al.*, 2006), soulignant la corrélation entre surface terrière et production de litière d'aiguilles (Keane, 2008; Blarquez *et al.*, 2012). L'effet pyrogène indirecte des précipitations de printemps met en exergue l'importance de la croissance de la biomasse combustible (herbacée et arbustive), favorisant les feux lors d'étés et d'automne secs succédant à des printemps pluvieux, que ce soit en climat Méditerranéen (Keeley, 2004; Pausas, 2004; Trouet *et al.*, 2010) ou de montagne (Zumbrunnen *et al.*, 2009).

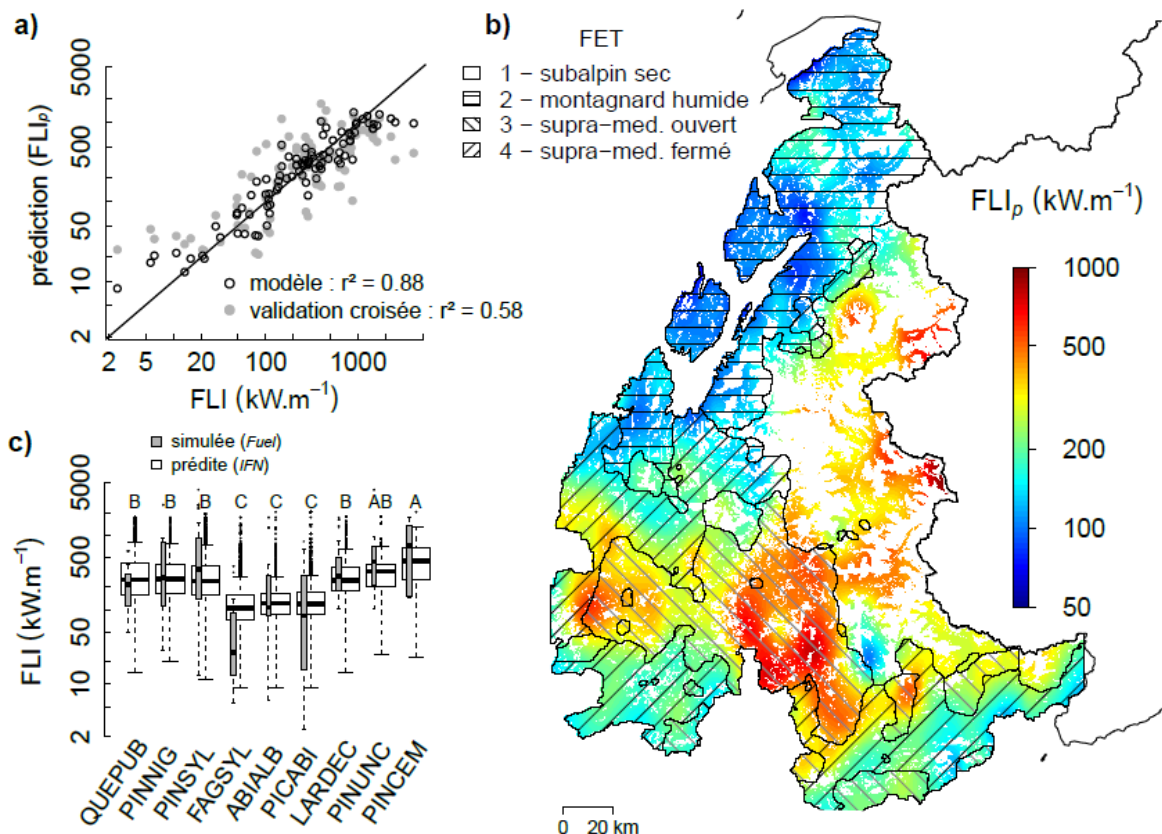


Figure 11 : Prédiction de l'intensité du front de flamme (FLIp) en fonction des paramètres climatiques et de structure forestière (a) au sein des Alpes françaises (b) et comparaison des valeurs simulées (relevés du combustible) et prédites (relevés IFN) entre les espèces dominantes (c). L'interpolation des valeurs prédites entre relevés IFN est issue de régressions de type 'spline en plaque mince' ('thin plate spline')

La bonne concordance entre les valeurs d'intensité de feu simulées et prédites entre communautés (Fig. 11c) indique que l'effet de la composition des arbres sur la variation d'intensité du feu est largement expliqué par les différences de conditions de climat et de structure forestière. Néanmoins, notons un certain désaccord pour les forêts de hêtre, soulignant la faible inflammabilité de ces forêts pour des conditions climatique et de couvert données. Alternativement, les différences observées entre intensité du feu simulée (au sein des relevés du combustible) et prédite (ensemble des relevés IFN) pour cette espèce peuvent provenir d'un manque de représentativité (au sein des relevés du combustible) de la variabilité des conditions de couvert et de climat rencontrées.

D'autre part, ces simulations indiquent que l'intensité potentielle du feu est déterminée par un ensemble de paramètres environnementaux biotiques (hauteur, surface terrière et couvert des arbres) et abiotiques (précipitations) qui déterminent par ailleurs la distribution des espèces ligneuses (Fig. 12). En particulier, l'inflammabilité moyenne des communautés d'une espèce est très largement expliquée par la position de sa niche sur les deux axes de l'analyse OMI (coordonnées moyennes). Elle augmente linéairement sur l'axe horizontal et vertical ($R^2 = 0,92$; $p < 0,001$). Cette dualité entre la distribution des communautés et de leur inflammabilité se retrouve logiquement entre la distribution des plantes et des feux. En effet les gradients de température et précipitation déterminent la distribution des plantes (Prentice *et al.*, 1992) comme celle des feux (Krawchuk *et al.*, 2009). De même, les propriétés biophysiques du couvert comme les dimensions de la canopée déterminent fortement les relations de compétition interspécifique au sein des écosystèmes en contrôlant la ressource lumineuse (Kunstler *et al.*, 2012), la composition en espèce (Nieto-Lugilde *et al.*, 2014) et les propriétés de tampon des conditions micro-météorologiques du sous-bois, qui affectent le comportement des incendies (Ray *et al.*, 2005; Hoffmann *et al.*, 2012b). Ceci implique par conséquent la possibilité d'étendre la modélisation de la niche environnementale du feu

(Parisien & Moritz, 2009; De Angelis *et al.*, 2015) aux espèces. Précisément, l'intensité potentielle du feu varie de façon prévisible au sein des niches environnementales des arbres dominants (Fig. 12), permettant de définir leur niche d'inflammabilité comme la variabilité d'intensité du feu entre les communautés (ou habitats) où l'espèce est présente. Cette quantification des niches spécifiques d'inflammabilité (ou du feu) présente un nouveau cadre analytique pour tester, par exemple, si la variabilité de l'inflammabilité des communautés (ou des feux) explique la coexistence des espèces dans des écosystèmes fréquemment soumis aux incendies (Possingham *et al.*, 1995).

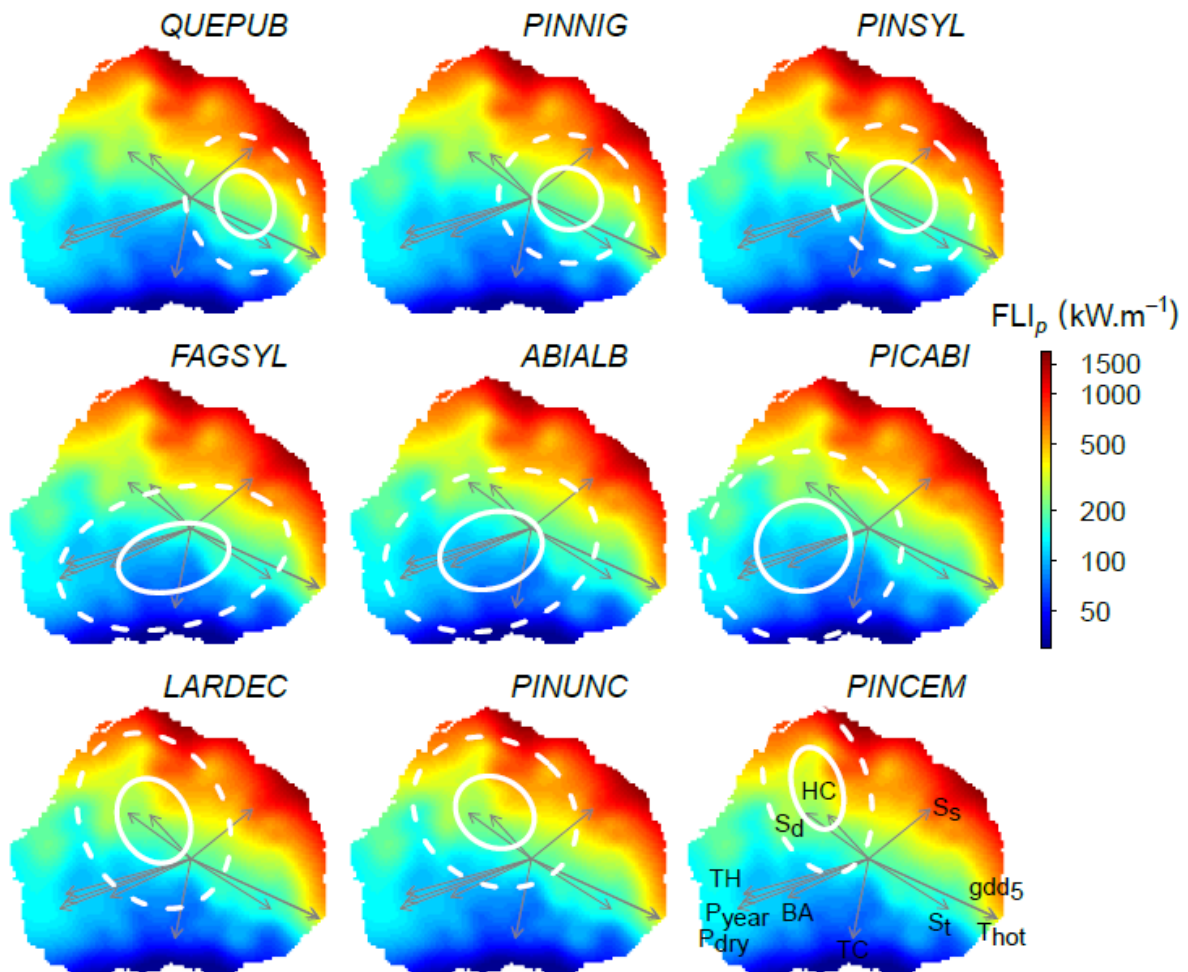


Figure 12 : Variation de l'intensité du feu prédite (FLIp) au sein de l'espace environnemental de l'analyse de séparation de niches (OMI). Les niches des arbres dominants sont calculées à partir de leur distribution d'abondance et représentées par les ellipses (50 et 95% d'intervalle de confiance). La description des variables contributives à l'espace de niche est indiquée figure 5. L'interpolation des valeurs de FLIp entre relevés IFN est issue de régressions de type 'spline en plaque mince' ('thin plate spline')

Au sein d'écosystèmes nouvellement (ou de nouveau) soumis aux feux, comme les écosystèmes alpins (chapitre 1), la modélisation des niches spécifiques d'inflammabilité permet d'évaluer le degré d'exposition des espèces à l'intensité et aux dommages potentiels des feux. La lecture de la figure 12 informe ainsi sur l'exposition contemporaine des espèces d'arbres dominantes à des feux plus ou moins intenses au sein des Alpes occidentales. Les niches du hêtre, du sapin et de l'épicéa sont les moins inflammables (Fig. 11c, Fig. 12), du fait d'une faible combustibilité des écosystèmes du montagnard humide (faible biomasse herbacée et arbustive, cf. chapitre 2) et de précipitations abondantes qui rendent les litières relativement humides en conditions annuelles exceptionnelles (Fig. 5 & 11b). Au contraire les espèces qui dominent les écosystèmes ouverts de l'étage supra-méditerranéen (chêne, pin sylvestre et pin noir) et subalpin (mélèze, pin à crochet et pin cembro) occupent des niches plus inflammables (Fig. 11c, Fig. 12) du fait de litières plus sèches (épisodes secs) et d'une haute combustibilité liée à une biomasse (herbacée et arbustes) et nécromasse (litières) importantes, une forte densité de biomasse arbustive par unité de volume et un ratio surface sur volume des aiguilles de litière élevé (chapitre 2 ; Fig. 5 & 11b), en particulier pour le pin cembro qui croît dans les forêts les plus inflammables en conditions météorologiques extrêmes (Fig. 11c). La forte inflammabilité des communautés de pin cembro - du fait d'une litière aérée (aiguilles longues et fines exhibant un ratio surface sur volume élevé) et de biomasse herbacées et arbustives (éricacées) importantes - confortent les tendances observées au cours de l'Holocène où l'abondance passée de cette espèce (Ali *et al.*, 2005), favorisait l'occurrence des feux (Genries *et al.*, 2009a; Blarquez & Carcaillet, 2010; Blarquez *et al.*, 2012). Cependant, si l'inflammabilité moyenne des communautés diffère entre espèces dominantes ($p < 0,05$; Fig. 11c) et au sein de l'espace biogéographique (Fig. 11b), sa variabilité au sein de la distribution des espèces (Fig. 12) apparaît plus informative. En effet, la variance des intensités de feu auxquelles s'expose une espèce augmente avec la taille de sa

niche ($r^2 = 0,16$; $p = 0,02$). Ainsi, la position et la taille de la niche d'une espèce prédétermine son exposition au feu, comme sa sensibilité directe aux changements climatiques (Thuiller *et al.*, 2005; Broennimann *et al.*, 2006). En effet les espèces européennes marginales de climat froid (boréales et subalpines) sont les plus exposées à un réchauffement du climat en perdant le plus grand nombre d'habitats comparé aux espèces marginales méditerranéennes (Thuiller *et al.*, 2005). Ainsi, les pins d'altitude (pin à crochet et pin cembro) seraient les plus vulnérables au réchauffement et à l'émergence d'incendies, leur distribution étant majoritairement restreinte aux communautés subalpines alticoles et inflammables. Au contraire, les espèces plus thermophiles du supra-méditerranéen possèdent des marges favorables au sein des forêts fraîches et peu inflammables du 'montagnard humide', domaine de prédilection du hêtre, du sapin et de l'épicéa. Cependant, ces dernières et en particulier le hêtre et le sapin se trouvent fortement exposés en mélange avec le chêne et le pin sylvestre dans leurs marges chaudes et inflammables du 'supra-méditerranéen ouvert' (en haut à droite de l'espace de niche, Fig. 12), tout comme le sapin et l'épicéa au sein des forêts ouvertes du 'subalpin sec' (en haut à gauche de l'espace de niche, Fig. 12), questionnant leur réponses potentielles au feu au sein de leurs limites de distribution altitudinales haute et basse.

Pour résumer, la variabilité d'intensité du feu qui définit la niche d'inflammabilité des espèces pose la question de leur réponses potentielles au sein des différentes communautés et, par conséquent, du maintien du couvert forestier et des services qu'il procure : stockage du carbone, ressource en bois, rétention des sols, biodiversité, etc. En premier lieu, les réponses des espèces au feu dépendent pour une intensité de feu donnée des traits de résistance des arbres au sein de leur aire de répartition.

3.4. CHAPITRE 4 : CONVERGENCES ENTRE L'INFLAMMABILITE DES COMMUNAUTES ET LES TRAITS DE RESISTANCE DES ARBRES⁶

La variation des traits de résistance en fonction de la taille des arbres (ou relations allométriques) révèle des différences entre espèces pour l'épaisseur d'écorce (Fig. 13a), la hauteur de la cime du houppier (Fig. 13b) et de sa base (Fig. 13c). Ces différences interspécifiques ont été analysées après avoir retiré la variation liée à l'ontogénie (taille), c'est à dire à partir des écarts des valeurs de traits (anomalies) aux relations allométriques toutes espèces confondues (Fig. 13).

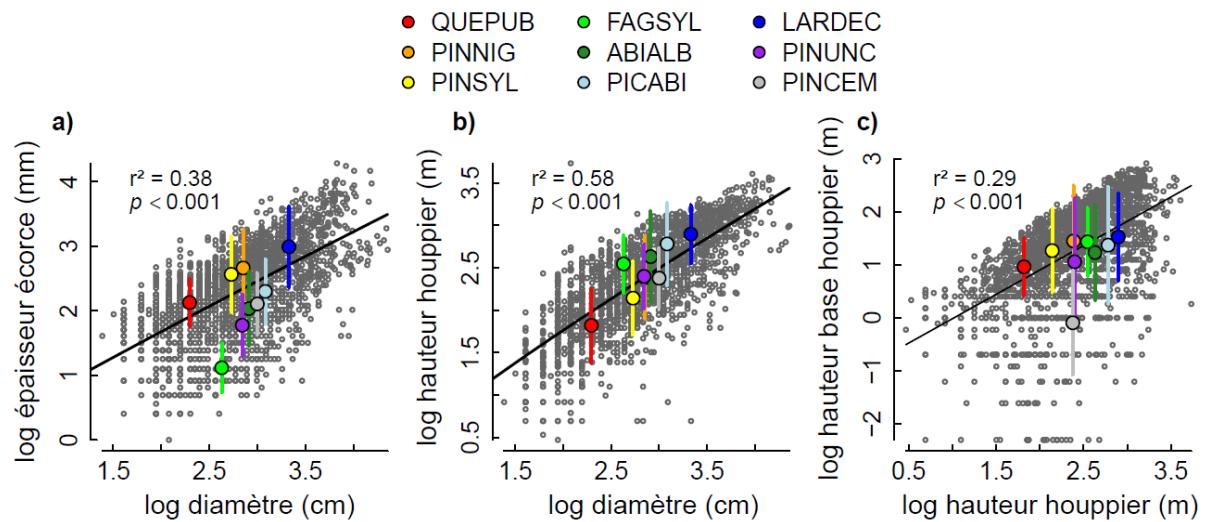


Figure 13 : Relations allométriques entre l'épaisseur d'écorce (a), la hauteur du houppier (cime, b) et le diamètre des arbres, et entre la hauteur de base et de cime du houppier (c). Les relations en a et b ont été modélisées par des régressions puissance ($y = ax^b$) et la relation en c par une régression linéaire. Notons une échelle logarithmique pour les abscisses et ordonnées. Chaque point gris représente un individu. Les moyennes et écart-types des espèces dominantes sont indiquées, respectivement, par les cercles et traits verticaux colorés : *Abies alba*, ABIALB ; *Fagus sylvatica*, FAGSYL ; *Picea abies*, PICABI ; *Pinus cembra*, PINCEM ; *P. nigra*, PINNIG ; *P. sylvestris*, PINSYL ; *P. uncinata*, PINUNC ; *Quercus pubescens*, QUEPUB

⁶ Ce chapitre n'est pas encore l'objet d'un manuscrit soumis pour publication auprès d'un périodique à comité international de lecture.

En particulier, l'écorce s'épaissit avec l'accroissement radial de l'arbre (Harmon, 1984) selon une fonction puissance (Fig. 13a) qui varie fortement entre les espèces (analyse de variance des anomalies : $F_{8, 170} = 51,4$; $p < 0,001$) (e.g. Jackson *et al.*, 1999). Dans une moindre mesure, la relation allométrique entre diamètre et hauteur des arbres indiquent des différences entre espèces dans la croissance en hauteur ($F_{8, 170} = 14,4$; $p < 0,001$; Fig. 13b), ce que Niklas et Spatz (2004) expliquent par la réponse spécifique des espèces (contraintes hydrique et de croissance) à leurs conditions environnementales. L'élévation de la base du houppier, qui définit le degré de discontinuité verticale entre la surface et la canopée (élagage naturel des branches basses) est fonction de la croissance en hauteur de l'arbre (Fig. 13c), et diffère, bien que plus marginalement, également entre espèces ($F_{8, 170} = 6,0$; $p < 0,001$). Ceci révèle ainsi que les différences entre espèces en matière de résistance au feu sont principalement déterminées par le taux d'épaississement de l'écorce, puisque les taux d'élévation de la cime et de la base du houppier sont plus similaires entre espèces, phénomène déjà rapporté en Nouvelle Calédonie (Ibanez *et al.*, 2013). Dans l'ensemble, la variation spécifique de ces traits de résistance induirait des réponses aux feux de surface contrastées entre les espèces (Harmon, 1984; van Mantgem & Schwartz, 2003; Ibanez *et al.*, 2013) ou des différences de sensibilité à l'initiation des feux de cime entre écosystèmes forestiers (van Wagner, 1977; Cruz *et al.*, 2003). Ainsi, la capacité d'un écosystème forestier à résister au feu est contrainte par la taille des arbres et la composition en espèces.

L'élévation du houppier, relative au diamètre (ou anomalie de hauteur du houppier), est peu différentiable entre les pins (tests post-hoc HSD : $p > 0,05$), qui montrent néanmoins un plus faible accroissement en hauteur, au même titre que le chêne, comparé au mélèze et aux essences du 'montagnard humide' ($p < 0,05$) : le sapin, l'épicéa et en particulier le hêtre (Fig. 13b). *A contrario*, les espèces qui dominent l'étage supra-méditerranéen des Alpes du sud (chêne, pin noir, pin sylvestre) montrent un épaississement d'écorce plus important avec

la croissance en diamètre comparé aux espèces plus alticoles du montagnard (hêtre, sapin, épicéa) et du subalpin (pin à crochet, pin cembro) ($p < 0,05$), hormis le mélèze qui dénote la plus forte capacité de résistance cambiale (Fig. 13a). Ainsi, les pins du subalpin (*Pinus uncinata*, *P. cembro*) sont moins résistants que les pins moins alticoles (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*), en particulier que les pins méditerranéennes *sensu stricto* (Fernandes *et al.*, 2008) comme le pin maritime *Pinus pinaster* Aiton (Pimont *et al.*, 2011). En parallèle, une précédente étude de brûlages expérimentaux⁷ a montré que les petits individus de pin à crochet, épicéa et sapin ont une écorce plus épaisse et moins inflammable que le pin cembro (Fig. 14), alors que le mélèze, l'essence co-dominante des bois subalpins, présente la plus forte résistance à l'échauffement et à l'inflammation de l'écorce (Fréjaville *et al.*, 2013), mettant en lumière la sensibilité maximale des arbres de petits diamètre, en particulier le pin cembro.

⁷ Fréjaville (2010) Mémoire de Master, Université Montpellier 2, finalisé sous forme d'article : (Annexe 4) Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, 4:466. doi:10.3389/fpls.2013.00466

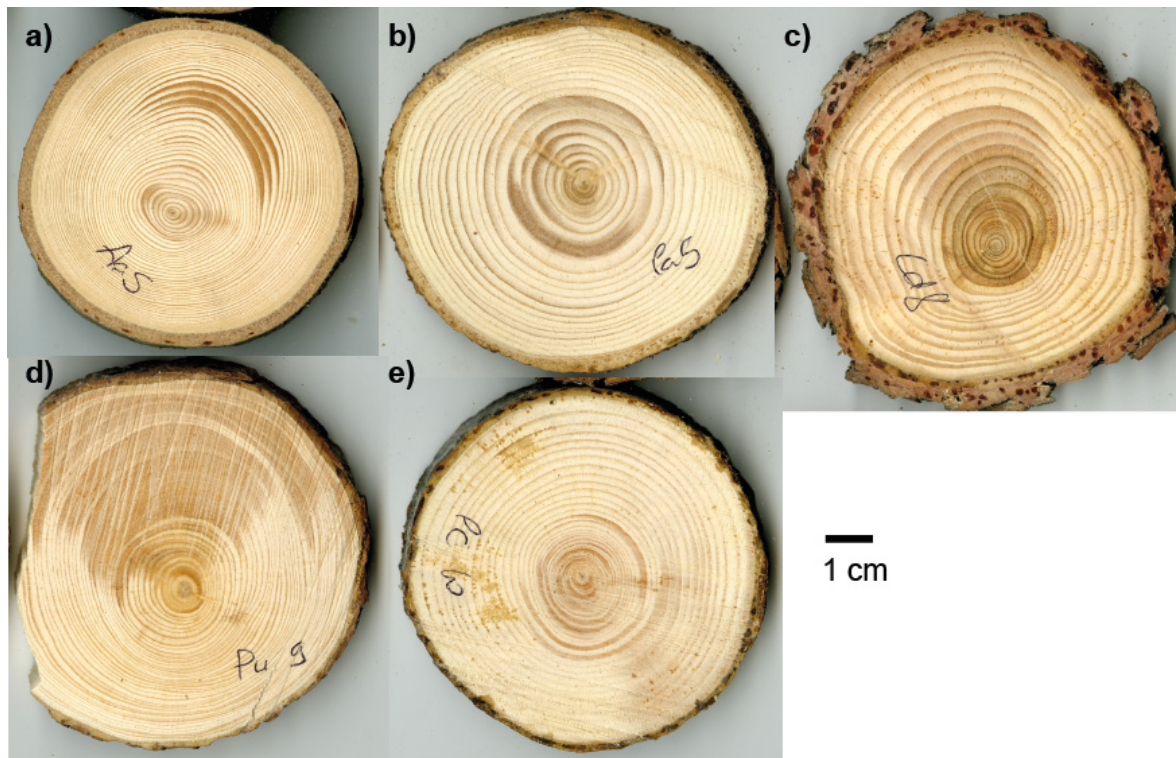


Figure 14 : Sections transversales de la base du tronc pour des petits individus ($7 < \varnothing < 10$ cm) de sapin *Abies alba* (a), épicéa *Picea abies* (b), mélèze *Larix decidua* (c), pin à crochet *Pinus uncinata* (d) et pin cembro *P. cembra* (e), illustrant les différences interspécifiques d'épaississement de l'écorce

Au niveau de la communauté, les forêts inflammables supra-méditerranéennes et subalpines (cf. chapitre 3) possèdent en moyenne des écorces plus épaisses qu'au sein des forêts les moins exposées (Fig. 13a). Ceci implique que l'épaisseur d'écorce et l'intensité du feu simulée (FLI) sont positivement corrélées au sein des écosystèmes Alps (coefficient de Spearman, $r = 0,39$; $p < 0,001$). Après avoir retiré l'influence du diamètre des arbres, cette corrélation est conservée pour l'épaisseur d'écorce relative au diamètre du tronc (anomalie) ($r = 0,35$; $p < 0,001$; Fig. 15a). Par ailleurs, on observe également que l'anomalie d'épaisseur d'écorce augmente significativement avec la charge en combustible fin herbacé et arbustif ($r = 0,40$, $p < 0,001$) et l'indice de sécheresse annuel moyen (DC, $r = 0,60$; $p < 0,001$, Fig. 15b). Cette variation interspécifique d'épaisseur d'écorce avec la sécheresse édaphique (DC) et la fréquence et l'intensité des feux a également été observée le long de gradients altitudinaux pour les chênes américains (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Schwilk *et al.*, 2013).

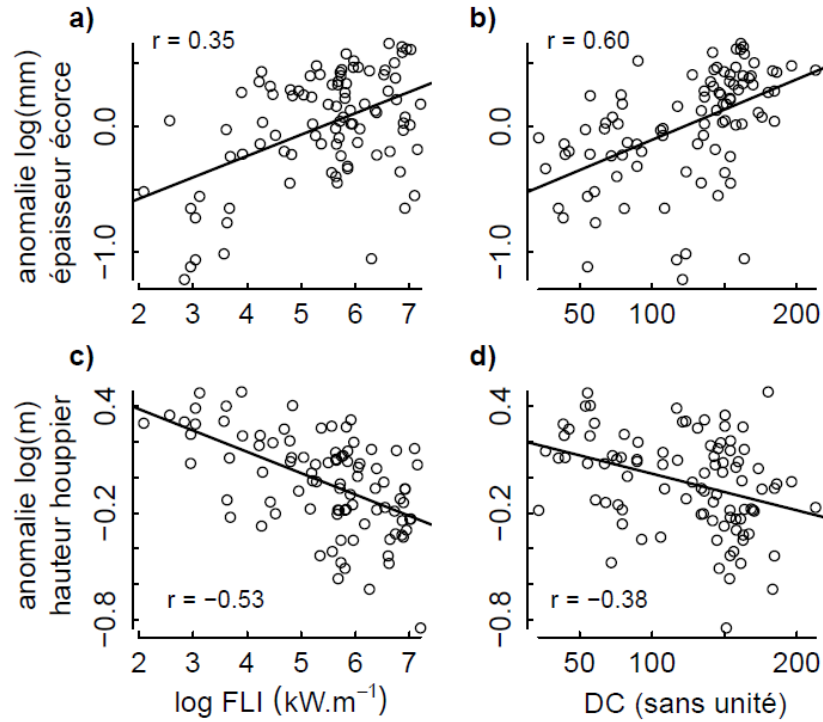


Figure 15 : Variation au niveau de la communauté des moyennes d'anomalies d'épaisseur d'écorce et de hauteur du houppier avec l'indice de sécheresse DC (**a**, **c**) et l'intensité du front de flamme FLI (simulée, cf. chapitre 3) (**b**, **d**). Chaque point représente la moyenne des individus au sein de la communauté. Les anomalies décrivent l'écart entre les valeurs de trait observées et prédites en fonction de la taille des arbres (ici diamètre, cf. Fig. 13ab). Des anomalies positives d'épaisseur d'écorce et de hauteur du houppier indiquent respectivement une écorce relativement épaisse et un houppier relativement élevé pour un diamètre donné. Toutes les corrélations (r) sont significatives à $p < 0,001$.

De ces résultats émergent une relation entre la résistance au feu (écorce épaisse) et l'intensité des feux de surface, en lien avec les déterminants biologiques (combustible) et climatiques (sécheresse) de l'inflammabilité des communautés. Ce lien entre exposition et résistance potentielles au feu appuierait l'hypothèse de sélection d'une écorce épaisse au sein d'écosystèmes soumis à un régime de feux de surface (Harmon, 1984; Pausas, 2015), et ainsi une coévolution des espèces au regard de l'occurrence des feux. En effet, si les feux sont rares aujourd'hui, les études des dépôts sédimentaires lacustres de charbons indiquent que les communautés subalpines toléraient un régime de feux de surface au cours de l'Holocène (Genries *et al.*, 2009ab; Blarquez & Carcaillet, 2010) avant que les activités humaines modifient le régime naturel des feux au cours des derniers millénaires (Carcaillet *et al.*, 2009;

Colombaroli *et al.*, 2010). A plus faible altitude, l'exposition et la résistance du pin sylvestre ou du pin noir à un régime actuel ou passé de feux de surface est également assez bien documenté en Europe (Fernandes *et al.*, 2008; Fulé *et al.*, 2008; Leys *et al.*, 2014).

La hauteur du houppier relative au diamètre (anomalie de hauteur du houppier) diminue, au contraire, avec l'augmentation de la charge en combustible fin herbacé et arbustif ($r = -0,52$; $p < 0,001$), l'intensité du feu ($r = -0,53$, $p < 0,001$, Fig. 15c) et l'indice de sécheresse ($r = -0,38$; $p < 0,01$, Fig. 15d). En parallèle, on observe que la hauteur de base du houppier diminue également avec l'augmentation de la quantité de biomasse en sous-bois ($r = -0,35$; $p < 0,001$) et de l'intensité du feu de surface ($r = -0,44$; $p < 0,001$). En d'autres termes, plus le climat est humide et moins il y a de biomasse inflammable au sol, plus le houppier est haut.

Pour résumer, les relations observées au niveau de la communauté entre traits d'effet (inflammabilité) et traits de réponse (résistance au feu) indiquent deux syndromes contrastés : une convergence entre intensité du feu et résistance à l'échauffement (écorces épaisses) *versus* une convergence entre capacité d'évitement des flammes (houppiers hauts) et faible inflammabilité. Ceci entraîne par conséquent une corrélation négative entre anomalies d'épaisseur d'écorce et de hauteur des arbres ($r = -0,37$; $p < 0,001$), illustrée par la variation concomitante des valeurs de ces traits de résistance entre espèces (Fig. 16a). De cette co-variation résultent par conséquent des comportements spécifiques dans la résistance au feu : une stratégie d'évitement (par ordre croissant) pour l'épicéa, le sapin et le hêtre (positions moyennes en haut à gauche du diagramme Fig. 16a) *versus* une stratégie de tolérance (par ordre croissant) pour le chêne, le pin sylvestre et le pin noir (positions moyennes en bas à droite du diagramme Fig. 16a). Au contraire, le pin à crochet et le pin cembro ne présentent aucune des deux stratégies de résistance (positions en bas à gauche). Ces positions soulignent la forte sensibilité au feu de ces taxons, en particulier le pin cembro (Genries *et al.*, 2009a;

Blarquez & Carcaillet, 2010). A l'inverse, l'espèce co-dominante des bois subalpins, le mélèze, présente les deux stratégies (position en haut à droite), soulignant sa faible sensibilité relative au feu (Blarquez & Carcaillet, 2010; Blarquez *et al.*, 2012).

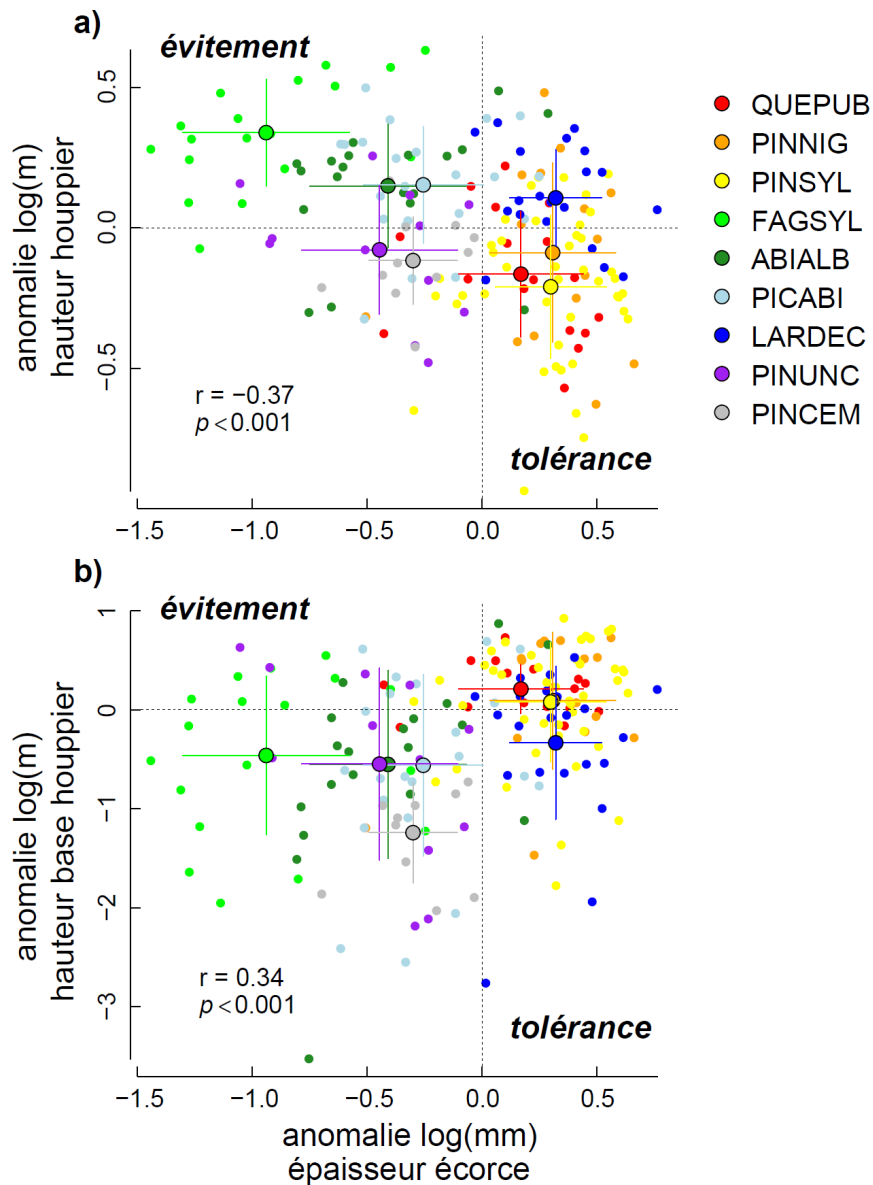


Figure 16 : Évitement *versus* tolérance ; diagrammes des relations entre anomalies d'épaisseur d'écorce et de hauteur de cime (a) ou de la base du houppier (b). Chaque point représente la moyenne spécifique des individus au niveau de la communauté, soit l'écart moyen entre les valeurs spécifiques observées des traits et les valeurs prédites par les relations allométriques (cf. Fig. 13). Des valeurs positives sur les deux axes indiquent une écorce relativement épaisse (tolérance à l'échauffement) et un houppier relativement élevé (évitement des flammes) pour un diamètre donné. Les moyennes et écart-types des anomalies des espèces sont indiquées respectivement par les gros cercles et traits.

Ce compromis observé chez les arbres Alpins, autrement dit la divergence entre traits de résistance et d'évitement est également manifeste au sein des écosystèmes de savanes (Gignoux *et al.*, 1997), en particulier entre savanes d'Amérique tropicale (feux intenses, écorces épaisses et petits arbres) et d'Afrique tropicale (feux moins intenses, écorces fines et arbres de plus grande taille ; Dantas & Pausas, 2013). Plus largement, un compromis entre investissement dans l'écorce et investissement dans la croissance en hauteur fait écho à une indépendance des traits entre ceux qui décrivent l'acquisition rapide des ressources *versus* ceux qui décrivent leur conservation (Grime *et al.*, 1997; Diaz *et al.*, 2004), induisant des stratégies de réponse contrastées des plantes aux feux (Ackerly, 2004). Néanmoins, il a été démontré que le compromis entre acquisition *versus* conservation des ressources reflète la tolérance à l'ombre *versus* à la sécheresse, respectivement, pour la flore ligneuse des écosystèmes tempérées de l'hémisphère nord (Niinemets & Valladares, 2006; Hallik *et al.*, 2009). Ceci conforte les différences fonctionnelles observées de part et d'autre des faciès de transition entre forêts et savanes (Hoffmann *et al.*, 2012a). Les auteurs de cette étude montrent que, pour un diamètre donné, les arbres des savanes pyrogènes ont une écorce qui s'épaissit (conservation) plus rapidement qu'au sein des forêts fermées qui, *a contrario*, présentent une surface foliaire plus importante (acquisition) au détriment de la surface foliaire des herbacées, vecteurs de la propagation des feux dans ces écosystèmes. Ainsi, au sein des écosystèmes Alpins, les divergences observées entre stratégies de réponse au feu pourrait être déterminées, en amont de l'occurrence des feux, par la ressource lumineuse et les gradients de précipitation qui gouvernent les interrelations entre structure du couvert forestier, composition et inflammabilité des communautés (cf. chapitre 2). En effet, une canopée fermée décroît l'intensité du feu (faible couvert des herbacées et arbustes non-tolérant à l'ombre) et accentue, en parallèle, l'élévation de la base ($r = 0,57$; $p < 0,001$) et de la cime ($r = 0,57$; $p < 0,001$) des houppiers (accès à la lumière), soulignant l'influence des

conditions du couvert sur la hauteur maximale des arbres (Laforest-Lapointe *et al.*, 2014), indicateur du taux de croissance (Martínez-Vilalta *et al.*, 2010; Poorter *et al.*, 2010).

Cependant, si l'élévation de la base du houppier dépend directement de la hauteur de l'arbre, elle tend à être supérieure pour une hauteur donnée chez le chêne, le pin sylvestre, le pin noir voir le mélèze (cime basse et base haute), alors que le pin cembro présente le plus faible élagage naturel (Fig. 16b, $p < 0,05$), accentuant la sensibilité au feu de ce dernier. Ainsi, les espèces à écorce épaisse montrent en général une plus faible fraction de houppier, soit une base haute, induisant une corrélation positive entre les anomalies de ces deux traits, écorce épaisse et élagage naturel ($r = 0,34$; $p < 0,001$; Fig. 16b). En parallèle, l'anomalie de hauteur de base du houppier augmente le long des gradients de température annuelle moyenne ($r = 0,46$; $p < 0,001$) et de sécheresse (DC, $r = 0,40$; $p < 0,001$). Ces associations appuient la corrélation évolutive de l'épaisseur d'écorce et de l'élagage naturel chez les pins non sérotineux et soumis aux feux (Schwilk & Ackerly, 2001).

En particulier, ces corrélations montrent l'importance du climat et de la canopée sur les convergences observées entre traits de résistance (écorce épaisse, faible croissance en hauteur et élagage naturel des branches basses) et inflammabilité des communautés (biomasse importante en surface, litières sèches). Précisément, ces convergences sont sous-tendues par les conditions de déficit hydrique qui régissent, en premier lieu, l'ouverture du milieu, l'élagage des branches mortes et voir la réponse protectrice de l'écorce (Scholz *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2014) et, en parallèle, le régime des feux (Zumbrunnen *et al.*, 2009). L'écorce fine rencontrée au sein des forêts hautes et fermées, peu exposées au feu par comparaison aux milieux plus inflammables de type ouvert (cf. chapitre 3), conforte le faible potentiel de sélection d'une écorce épaisse dans les forêts de hêtre, de sapin et d'épicéa. Au contraire, les fortes anomalies d'épaisseur d'écorce chez le chêne pubescent, le pin sylvestre, le pin noir et le mélèze sont reliées aux conditions relativement sèches des forêts qu'ils

dominant, suggérant l'influence potentielle passée des niches d'inflammabilité sur les relations actuelles observées entre exposition et réponse potentielles au feu. Précisément, les niches inflammables des forêts ouvertes et sèches favoriseraient une stratégie de résistance, alors que les arbres privilégieraient la croissance en hauteur (stratégie d'évitement) au sein des niches peu inflammables des forêts fermées et humides. Ainsi, ceci laisse à penser que la co-évolution entre espèces et feux puisse être prédéterminée par l'influence des conditions environnementales (ouverture de canopée et sécheresse) sur la variabilité conjointe des traits de résistance et des feux.

Quels que soient les déterminants de ces divergences fonctionnelles et de leur relation aux conditions environnementales, les corrélations observées entre traits de réponse et traits d'effet impliquent une certain déterminisme et ainsi une certaine prédictibilité de l'impact des changements globaux sur ces écosystèmes (Lavorel & Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008), à propos de la sévérité potentielle des feux sur le couvert arborescent.

3.5. CHAPITRE 5 : VULNERABILITE AU FEU DES COMMUNAUTES FORESTIERES EN SCENARIO METEOROLOGIQUE EXTREME⁸

3.5.1. La hauteur des arbres prédit la vulnérabilité au feu des forêts

Les variations biogéographiques des traits de résistance des arbres, des propriétés du combustible et des conditions de sécheresse édaphique définissent conjointement la vulnérabilité au feu des forêts Alpines, ou plus exactement la réponse immédiate des arbres (survie *versus* mortalité). Afin de limiter les sources d'erreurs, compte tenu de l'influence du

⁸ Ce chapitre n'est pas encore l'objet d'un manuscrit soumis pour publication auprès d'un périodique à comité international de lecture.

couvert et du climat sur l'épaississement de l'écorce et la hauteur de base du houppier, ces deux traits de résistance ont été prédits, pour les espèces dominantes, au sein des relevés IFN à partir de paramètres climatiques et du couvert via des régressions multiples non-paramétriques (BRT, cf. Annexe 6). Les simulations en scénario extrême (95^e centile du FFMC, cf. chapitre 3) révèlent une variation géographique marquée des taux de mortalité des arbres au sein des Alpes occidentales (Fig. 17).

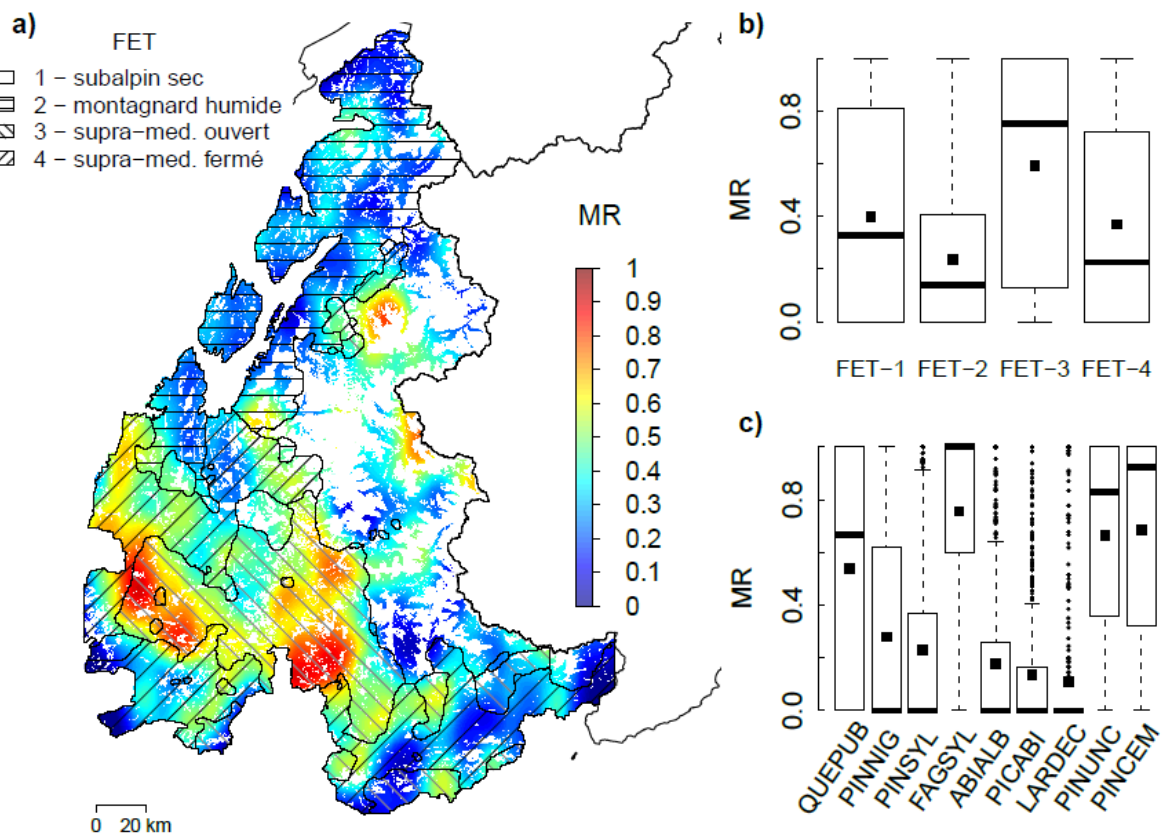


Figure 17 : Taux de mortalité (MR) simulés au sein des forêts des Alpes occidentales sous conditions météorologiques extrêmes (a) et comparaison entre type d'écosystèmes (b) et espèces dominantes (c). Les MR moyens par écosystème ou espèces sont indiquées par les carrés pleins. L'interpolation des valeurs de MR entre relevés IFN (a) est issue de régressions de type 'spline en plaque mince' ('thin plate spline')

Les forêts hautes des écosystèmes des Alpes externes, souvent situés dans les Alpes du nord (FET-2, cf. chapitre 2 & 3), sont peu inflammables et les moins vulnérables avec des mortalités faibles (taux de mortalité moyen, MR = 0,24 ; taux de perte en surface terrière moyen, BALR = 0,10), en dépit d'une faible résistance cambiale des espèces dominantes (cf.

chapitre 4). Au contraire, en dépit d'une forte inflammabilité, les écosystèmes subalpins (FET-1) présentent une vulnérabilité modérée ($MR = 0,40$; $BALR = 0,28$) équivalente aux écosystèmes supra-méditerranéens de type fermé des Alpes du sud (FET-4, $MR = 0,37$; $BALR = 0,29$). Enfin, les écosystèmes supra-méditerranéens et montagnards de type ouvert sont les plus inflammables (FET-3, cf. chapitre 2 & 3) et présentent les taux de mortalité les plus élevés ($MR = 0,59$, $BALR = 0,52$) et ainsi une vulnérabilité maximale.

Au niveau de la communauté, les taux de mortalité au sein des Alpes occidentales diminuent exponentiellement avec la hauteur moyenne des arbres (Fig. 18a), de façon similaire pour le taux de perte en surface terrière (Fig. 18b). Ces résultats décrivent que les grands arbres sont capables de survivre à des feux plus intenses du fait d'une écorce plus épaisse et d'une position plus haute du feuillage (Kobziar *et al.*, 2006), et qu'en parallèle, l'intensité potentielle des feux diminue avec la hauteur de la canopée (cf. chapitre 3).

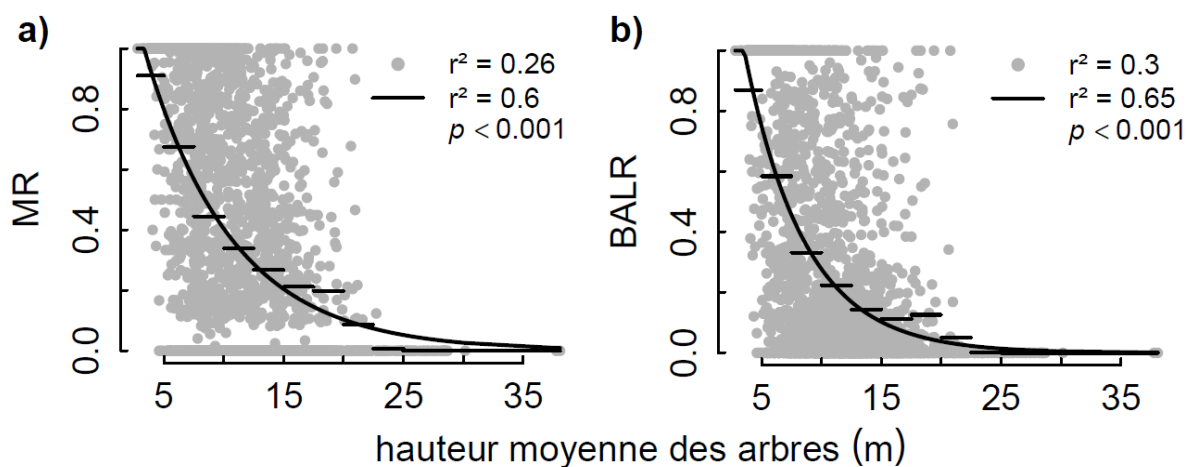


Figure 18 : Relations entre la hauteur moyenne des arbres et les taux moyens simulés de mortalité (a, MR) ou de perte en surface terrière (b, BALR) des écosystèmes (relevés IFN en gris), modélisées à partir de régressions exponentielles (courbes). Chaque point représente la moyenne des individus d'une communauté. Les barres horizontales indiquent les taux de mortalité moyens par classe de hauteur. Les coefficients de détermination, r^2 , obtenus sur les moyennes par classe sont également donnés.

Puisque la hauteur moyenne des arbres est disponible à large échelle (e.g. les inventaires forestiers nationaux des différents pays européens), cette variable dendrométrique constitue ainsi un bon indicateur de la vulnérabilité des forêts au stress hydrique (Vilà-Cabrera *et al.*,

2011) et au feu. En particulier, si la vulnérabilité au feu des forêts diminue avec la taille croissante des arbres, leur sensibilité aux épisodes de sécheresse est accrue par des relations compétitives exacerbées sous des couverts hauts et denses, que ce soit pour le pin sylvestre (Vilà-Cabrera *et al.*, 2011) ou le sapin (Linares *et al.*, 2010). Ainsi, l'avènement plus fréquent d'épisodes secs exceptionnels dans les Alpes (Im *et al.*, 2010) associés à l'émergence d'incendies (cf. chapitre 1 ; Schumacher & Bugmann, 2006) devraient conduire à des mortalités importantes, même dans les forêts hautes et fermées du montagnard humide, en provoquant des effets synergiques entre affaiblissement physiologique des arbres et les seuils de teneur en eau critiques pour l'écorce fine des arbres de ces forêts, comme cela déjà été observé dans les forêts subalpines des montagnes Rocheuses d'Amérique du Nord (Bigler *et al.*, 2005) ou les forêts tropicales d'Amazonie (Brando *et al.*, 2014). Ceci met en évidence l'importance accrue de l'épaisseur d'écorce devant la hauteur des arbres lors de ces événements secs exceptionnels (Brando *et al.*, 2012), suggérant une sévérité forte des feux dans ces conditions (théoriques, non simulées) pour les populations de hêtre, sapin et épicéa en dépit d'une faible inflammabilité de leur milieu.

3.5.2. Gradient de réponses des espèces au feu : marges sèches et marges humides

L'analyse de la variabilité des taux de mortalité des espèces dominantes au sein de leur niche d'inflammabilité révèle des différences importantes de leur réponse au feu, d'une part entre écosystèmes et, d'autre part au sein des communautés (Fig. 19).

Au sein de l'étage supra-méditerranéen, le chêne apparaît comme l'espèce dominante la plus vulnérable au feu, présentant un taux de mortalité moyen plus élevé (MR = 0,54 ; BALR = 0,48) que le pin noir et le pin sylvestre (MR = 0,28 et 0,23 ; BALR = 0,22 et 0,19, respectivement). Néanmoins, la forte vulnérabilité du chêne serait tempérée par sa capacité de réponse liée au recouvrement post-feu (recrutement et rejet de souche), qui lui permet de persister aux feux de cimes en climat méditerranéen (Pausas, 2006; Curt *et al.*, 2009).

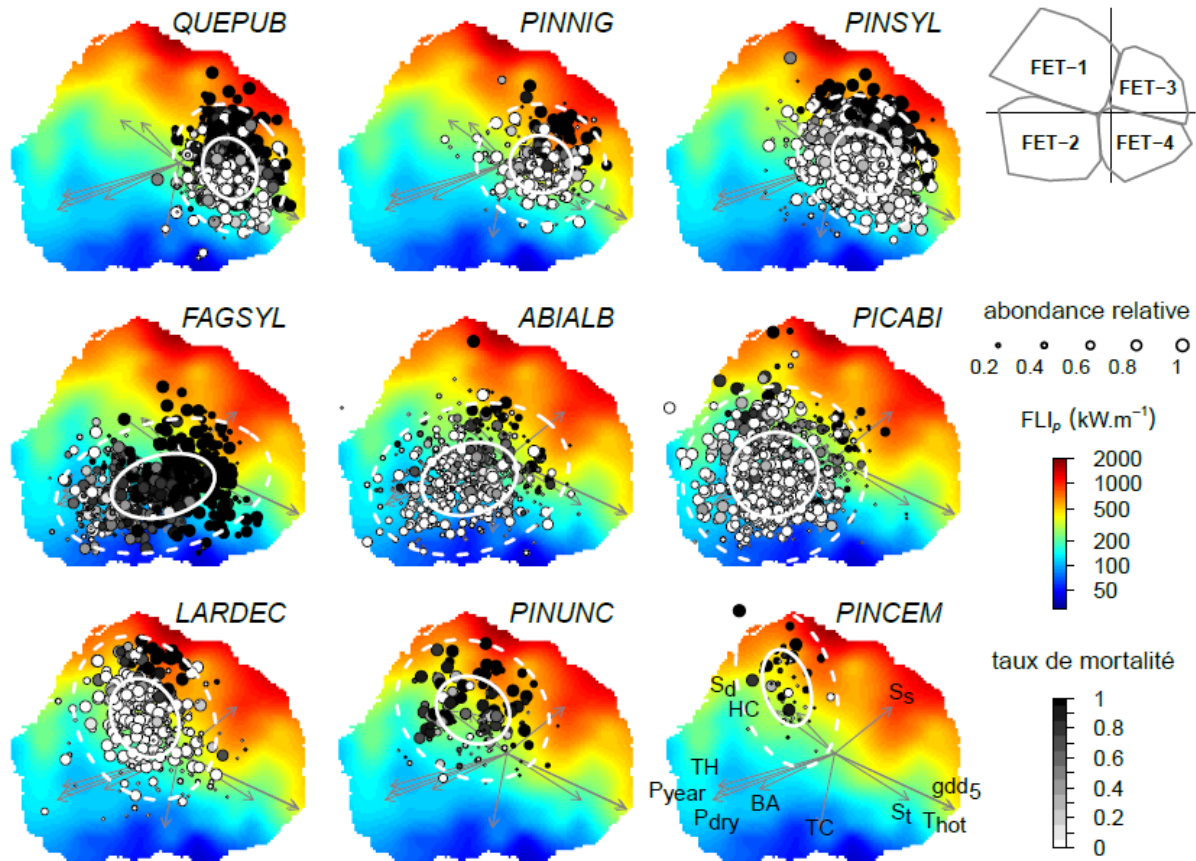


Figure 19 : Vulnérabilité au feu des espèces d'arbre dominantes en conditions météorologiques extrêmes au sein de l'espace environnemental de l'analyse de séparation de niche. La séparation de l'espace en types d'écosystèmes (FET, cf. chapitre 2) est indiquée en haut à droite. Les niches des espèces sont représentées par les ellipses à 50 et 95% d'intervalle de confiance de leur distribution d'abondance au sein des relevés IFN (d'après chapitre 2). Les taux de mortalité spécifiques des arbres au sein de chaque relevé sont illustrés au sein des cercles (de blanc, mortalité nulle, à noir, mortalité totale), dont la taille est proportionnelle à l'abondance de l'espèce au sein de la communauté. Les gradients d'intensité du feu sont données pour l'intensité du front de flamme prédite par le modèle BRT (FLI_p , cf. chapitre 3), interpolée sur l'espace de niche à partir de régressions de type 'spline en plaque mince' ('thin plate spline')

Bien qu'ils soient exposés à des feux de surface relativement intenses, le pin noir et le pin sylvestre présentent une capacité de résistance assez élevée et relativement identique (cf. chapitre 4 ; Fig. 20) induisant des vulnérabilités faibles et similaires. La similarité de résistance de ces espèces a été observée trois ans après un feu de surface hivernal dans les Alpes du sud (Rigolot, 2008). L'occurrence fréquente de cicatrices de feu sur le pin sylvestre en forêts boréales indique que le pin sylvestre est capable de survivre à un régime de feu de surface (Granström, 2001; Hellberg *et al.*, 2004; Groven & Niklasson, 2005). De façon

similaire, la tolérance du pin noir aux feux de surface a été démontrée en montagnes méditerranéennes pour les derniers siècles (Fulé *et al.*, 2008; Christopoulou *et al.*, 2013) et millénaires (Leys *et al.*, 2014). Cette résistance des arbres compense le faible taux de régénération post-incendie (Retana *et al.*, 2002; Moser *et al.*, 2010).



Figure 20 : Survie du pin noir (*Pinus nigra*) et du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) au passage d'un feu de surface dans la vallée de l'Ubaye (photo Jean-Michel Lopez)

Le sapin et l'épicéa qui dominent les écosystèmes peu inflammables de l'étage montagnard (FET-2) sont peu vulnérables (respectivement : MR = 0,18 et 0,14 ; BALR = 0,09 et 0,07), bien que la probabilité de survie des arbres diminue drastiquement au sein de leurs marges plus sèches du 'subalpin ouvert' (FET-1) ou du supra- et montagnard- méditerranéen (FET-3 & 4, Fig. 19). La vulnérabilité de ces essences (en mélange) au sein de forêts plus inflammables corrobore les tendances observées à la fin de l'Holocène, où la raréfaction du sapin est peut-être liée à l'augmentation de l'activité des feux associées aux pratiques humaines dans les Alpes (Tinner *et al.*, 1999, 2013; Carcaillet & Muller, 2005; Rey *et al.*, 2013) et en climat méditerranéen (Colombaroli *et al.*, 2007). Néanmoins, en constituant une

canopée haute et fermée, ces espèces contribuent à limiter la propagation et l'intensité du feu comparées aux pinèdes sylvestre (Tanskanen *et al.*, 2005), limitant ainsi leur vulnérabilité. Bien que le hêtre domine aussi les forêts parmi les moins inflammables des Alpes occidentales (cf. chapitre 3), son écorce fine lui confère la vulnérabilité théorique maximale ($MR = 0,76$; $BALR = 0,64$), confirmant sa forte sensibilité aux feux (Tinner *et al.*, 2005), qui plus est avec une marge favorable très réduite et restreinte aux forêts les plus humides des Alpes externes du nord, où le risque est le plus faible (Fig. 19). Au contraire, le mélèze qui co-domine les forêts subalpines inflammables est l'essence la moins vulnérable au feu ($MR = 0,11$; $BALR = 0,07$). Sa forte capacité de résistance au feu, du fait d'une écorce très épaisse et d'une hauteur importante du houppier (cf. chapitre 4), se retrouve également au sein des écosystèmes boréaux (Sannikov & Goldammer, 1996; Kharuk *et al.*, 2011). En parallèle, les pins d'altitude (pin à crochet et pin cembro) qui co-dominent l'étage subalpin avec le mélèze présentent une forte vulnérabilité ($MR = 0,66$ et $0,68$; respectivement $BALR = 0,54$ et $0,61$) du fait d'écorces fines et de houppiers bas (cf. chapitre 4). La forte différence de vulnérabilité entre le pin cembro et le mélèze s'illustre au cours de l'Holocène dans les Alpes internes, par la diminution importante d'abondance des populations de cembro lors des périodes de feux fréquent favorisant indirectement l'abondance du mélèze (Blarquez *et al.*, 2012).

Ainsi, ces résultats suggèrent que les différences spécifiques relatives de vulnérabilité au feu génèreraient des changements rapides (différentiels de mortalité) dans la structure des communautés, en particulier dans l'abondance relative des espèces dominantes. Précisément, les simulations des taux spécifiques de mortalité indiquent que l'importance des changements d'abondance relative varierait fortement entre communautés, et en particulier le long des gradients de précipitations et de structure de la canopée (Fig. 21), qui définissent la distribution des espèces ligneuses et les gradients d'intensité des feux. En général, la

vulnérabilité des espèces augmente le long des deux axes de l'espace environnemental (OMI) en parallèle à l'intensité des feux.

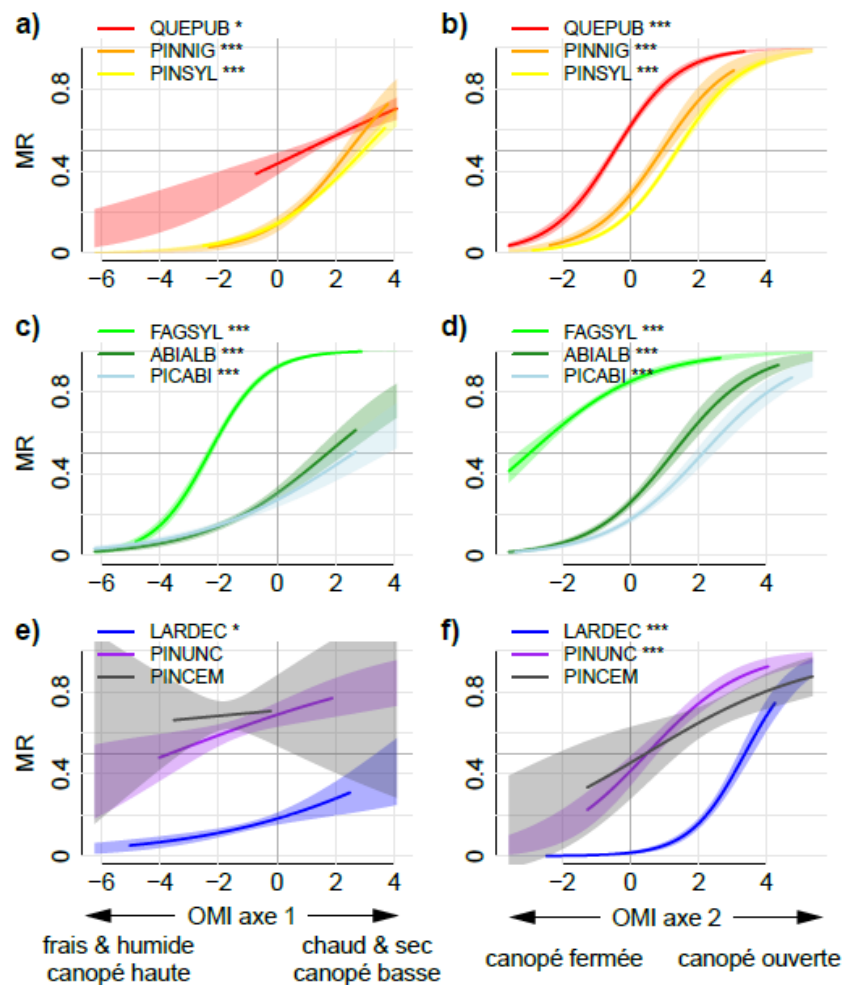


Figure 21 : Courbes de réponse des espèces dominantes (taux de mortalité, MR) aux variations de conditions environnementales (axes 1 et 2 de l'analyse de séparation de niche), modélisées à partir de régressions logistiques. Les traits pleins indiquent la répartition actuelle des espèces sur chacun des deux axes. L'intervalle de confiance (95%) de prédiction est indiqué par les enveloppes (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$)

Les écarts de vulnérabilité entre espèces sont minimales aux extrémités des gradients, du fait de mortalités faibles en conditions humides et sous canopée haute et fermée ou au contraire du fait de mortalités fortes en conditions sèches sous canopées basses et ouvertes. A contrario, les écarts de réponses potentielles sont maximaux à des positions intermédiaires sur l'espace environnemental, soit pour des intensités de feu intermédiaires. Ces résultats appuient l'hypothèse de sélection des traits de résistance au feu – comme l'épaisseur d'écorce – à des

intensités de feu intermédiaires (Pausas, 2015), c'est à dire lorsque les différences de stratégies de réponse au feu entre espèces ou entre populations induisent des changements importants dans leur abondance relative (différentiels de mortalité) . Si la forte inflammabilité des marges sèches et ouvertes ne constitue pas un potentiel de sélection important des traits de résistance (faible changement d'abondance relative) en conditions météorologiques extrêmes (peu fréquentes), la propagation de feux moins intenses en conditions plus clémentes (plus fréquentes) induirait des différences interspécifiques plus marquées vers ces marges inflammables. Ainsi, l'émergence de feux modérément intenses avantagerait en matière de survie post-feu : (i) le pin noir ou le pin sylvestre au sein des forêts mixtes pin-chêne des Alpes du sud (Fig. 21ab) ou en mélange avec le hêtre (Fig. 21a-d) ; (ii) l'épicéa ou le sapin en mélange avec le hêtre (Fig. 21cd) ; et (iii) le mélèze en mélange avec le pin cembro ou le pin à crochet (Fig. 21ef). Si des changements post-feu dans l'abondance relative des espèces ont été observés par le passé, les études paléobotaniques révèlent aussi que les communautés forestières de montagne peuvent être assez résilientes à la variabilité des régimes de feux de surface observée pour les conditions de climat et de végétation des derniers millénaires (Blarquez & Carcaillet, 2010; Leys *et al.*, 2014), sauf au-delà d'une certaine fréquence des feux (Genries *et al.*, 2009a; Blarquez *et al.*, 2012). Par conséquent, l'avènement plus fréquent de conditions météorologiques sévères couplé avec la dynamique d'accumulation du combustible lié aux changements d'usages posent la question du maintien potentiel de l'équilibre observé par le passé entre feux et communautés végétales forestières.

4. DISCUSSION GENERALE

4.1. INFLAMMABILITE ET RESISTANCE AU FEU DES ECOSYSTEMES DE MONTAGNE :

PROCESSUS BIOGEOGRAPHIQUES

L'analyse biogéographique a permis d'identifier des patrons distincts dans la composition, l'abondance et la distribution des espèces (MacArthur, 1984; Rosenzweig, 1995; Gaston, 2000; Hubbell, 2001) et relever ainsi l'importance des forçages abiotiques (ex. climat) et biotiques (ex. relation interspécifiques). De la volonté de prédire ces variations dans la structure et la composition des communautés a émergé un engouement croissant pour l'étude des attributs des espèces (traits) et de leur variation avec ces forçages (ou filtres) environnementaux (Keddy, 1992; Naeem & Wright, 2003; Shipley *et al.*, 2006). En particulier, l'étude de la variation biogéographique des traits des plantes, ou biogéographie fonctionnelle, semble prometteuse pour comprendre les variations spatiales dans le fonctionnement des écosystèmes (Reichstein *et al.*, 2014). Dans les montagnes des Alpes occidentales, les abondances des plantes ligneuses se distribuent le long de gradients de précipitation et d'ouverture de la canopée qui définissent quatre grands types d'écosystèmes forestiers (chapitre 2) au sein de la diversité de végétation et de climat, ou plus largement des montagnes du sud de l'Europe (Ozenda, 1985). Ces interrelations entre climat, couvert et composition gouvernent la variation biogéographique des attributs d'inflammabilité (chapitre 2), d'intensité du feu (chapitre 3) et de résistance au feu des écosystèmes (chapitre 4), contrôlant ainsi la vulnérabilité des espèces et des communautés d'arbres (chapitre 5) vis-à-vis des feux émergents (chapitre 1).

Bien que la température soit un paramètre déterminant de l'activité des feux (Flannigan *et al.*, 2009) et de leur sévérité à l'échelle du globe (*sensu* importance de la biomasse brûlée; Daniau *et al.*, 2012), l'inflammabilité des écosystèmes Alpains est majoritairement déterminée par la saisonnalité des précipitations (chapitre 2), qui gouverne

pour partie la composition floristique des communautés Alpines (Michalet *et al.*, 1998). L'effet potentiellement neutre des gradients de température souligne l'importance de l'inflammabilité de la végétation, faible en climat tempéré (ex. feuillus). Cela pourrait inhiber l'effet du réchauffement sur l'occurrence des feux (Girardin *et al.*, 2013) et par conséquent atténuer, du moins dans les écosystèmes froids, l'augmentation prévue des feux avec le réchauffement du climat (Pechony & Shindell, 2010). *A contrario*, les printemps pluvieux stimulent la croissance en biomasse combustible alors que les automnes secs décroissent l'humidité du combustible, la vitesse de décomposition des litières et favorisent leurs accumulation (Keane, 2008), contrôlant ainsi le régime des feux à court- (Zumbrunnen *et al.*, 2009) et sans doute à long-terme (Blarquez *et al.*, 2010a). En parallèle, les forêts les plus inflammables présentent une ouverture de canopée intermédiaire (environ 40%), maximisant l'importance du combustible fin de surface (litières *versus* herbacées et arbustes) et ainsi la propagation et l'intensité du feu (chapitre 2 ; Trauernicht *et al.*, 2012). De façon similaire, ce compromis dans la disponibilité de la biomasse combustible se retrouve à des intensités intermédiaires de sécheresse (cf. Annexe 2), soulignant l'importance conjointe du couvert arboré et des précipitations dans la composition floristique du sous-bois (Michalet *et al.*, 2003; Nieto-Lugilde *et al.*, 2014) et la distribution de l'inflammabilité des communautés (chapitre 3), comme l'activité des feux à l'échelle du globe (Bowman *et al.*, 2014b) qui est maximale à des niveaux intermédiaires de productivité (Pausas & Ribeiro, 2013).

D'autre part les traits de résistance des arbres ne se distribuent pas aléatoirement au sein des Alpes occidentales (chapitre 4). Précisément, ces traits varient entre espèces en lien avec l'intensité du feu simulée, la fermeture de la canopée et la sécheresse édaphique traduit par le DC, selon un compromis entre évitement (houppiers élevés et feux peu intenses) et résistance (écorce épaisse et feux intenses). Ces résultats convergent avec les observations relevées au sein d'autre types d'écosystèmes soumis aux feux de surface, comme les savanes

(Gignoux *et al.*, 1997; Hoffmann *et al.*, 2012a; Dantas & Pausas, 2013). Ces différences interspécifiques d'allocation sont également manifestes entre espèces de chênes américains, pour lesquelles les variations interspécifiques de hauteur des arbres et d'épaisseur d'écorce s'expliquent par leur parenté phylogénétique en lien avec la fréquence des feux dans leurs habitats (Cavender-Bares *et al.*, 2004), ou encore parmi les espèces du genre *Pinus* (Schwilk & Ackerly, 2001). Ces convergences fonctionnelles et évolutives soulignent le rôle potentiel du feu dans la divergence des traits de réponse au sein des écosystèmes soumis à ce régime de perturbation (Keeley *et al.*, 2011; Pausas & Schwilk, 2011), comme les écosystèmes Alpains, par le passé. Ainsi, émerge une double hiérarchie d'exposition et de résistance au feu en lien avec la distribution biogéographique des espèces, de laquelle résulte leur vulnérabilité. Le hêtre, le sapin et l'épicéa possèdent un fort potentiel d'évitement des flammes (chapitre 4) tout en dominant les forêts productives et peu inflammables des Alpes externes du nord (précipitations abondantes, canopées hautes et fermées, faible biomasse en sous-bois et litières relativement humides). Au contraire, le chêne pubescent, le pin noir et le pin sylvestre possèdent un fort potentiel de résistance à l'échauffement au sein des forêts ouvertes inflammables des écosystèmes supra- et montagnard-méditerranéens des Alpes du sud (biomasse herbacée ou arbustive élevées et litières sèches). Au sein des écosystèmes inflammables de l'étage subalpin des Alpes internes (biomasse herbacée et arbustive élevée, litières abondantes et relativement sèches), le pin à crochet et le pin cembro ne présentent, cependant, aucune de ces deux stratégies (écorces fines voir très fines et houppiers bas, chapitre 4), soulignant leur vulnérabilité à des feux trop intenses (chapitre 5) ou trop fréquents (i.e. intervalle sans feu < 150 ans, pour le pin cembro, *in* Genries *et al.*, 2009a; Blarquez & Carcaillet, 2010), à la différence du mélèze qui possède une écorce très épaisse (chapitre 4 & 5).

4.2. DYNAMIQUES DE VEGETATION, DE CLIMAT ET DES FEUX : QUELLES REPONSES POUR LE FUTUR ?

En scénario météorologique extrême, la modélisation de l'intensité du feu et des probabilités de mortalité révèle des expositions (chapitre 3) et réponses contrastées (chapitre 5) entre espèces et au sein de leur distribution, largement déterminées par les propriétés de leur niche respective. Les niches étroites du pin à crochet et, en particulier, du pin cembro restreignent leur distribution aux communautés les plus alticoles et inflammables des Alpes (chapitre 3), définissant ces espèces marginales parmi les plus vulnérables au réchauffement du climat (Thuiller *et al.*, 2005) et au feu (chapitre 5). Les espèces qui dominent les écosystèmes supra- et montagnards-méditerranéens des Alpes du sud, vulnérables au sein des forêts ouvertes – notamment le chêne pubescent, de plus petite taille (en diamètre et en hauteur) que les pins noir et sylvestre – bénéficient néanmoins de marges favorables au sein des forêts fermées et humides des Alpes maritimes ou des Alpes externes du nord. Au contraire la vulnérabilité du sapin et de l'épicéa est faible au sein de leur domaine de prédilection (montagnard humide) – l'écorce fine du hêtre ne lui permettant pas d'outrepasser les feux même peu intenses – mais est néanmoins élevée au sein de leur marges sous les contextes supra-méditerranéen ouvert des Alpes du sud et subalpin sec des Alpes internes. Ceci expliquant probablement pourquoi le sapin a quasiment disparu au cours de la seconde moitié de l'Holocène des forêts subalpines fortement inflammables caractérisées par le pin cembro (Carcaillet & Muller, 2005; Genries *et al.*, 2009a; Blarquez *et al.*, 2010b), ou en mélange avec l'épicéa (Rey *et al.*, 2013), probablement du fait des effets combinés entre feux et ouverture du milieu.

Les changements climatiques en cours posent la question des réponses futures des espèces (et de leurs populations marginales) aux changements potentiel du régime des feux, le climat étant le principal déterminant de l'activité des feux (Krawchuk *et al.*, 2009) et de la combustion de biomasse (Daniau *et al.*, 2012). L'étude rétrospective des feux dans le

pourtour méditerranéen français révèle que l'augmentation récente de l'occurrence des feux et des surfaces brûlées (de l'hiver à l'été) – parallèle à la sévérité des conditions climatiques – est restreinte aux écosystèmes de montagne, en particulier dans les Alpes du sud (chapitre 1, pyroclimat PCr-3). Ceci souligne les limites des politiques Européennes de lutte dans les zones peu accessibles des terrains de montagne, face à la stimulation anthropique directe (feux accidentels ou criminels) et indirecte (changement climatique) du régime naturel des feux (Valese *et al.*, 2014) ; ceci est notamment vrai via l'accroissement de l'occurrence des feux de foudre (Conedera *et al.*, 2006; Müller *et al.*, 2013), dont la propagation est majoritairement limitée par l'humidité du combustible (Reineking *et al.*, 2010). D'autre part, le contrôle climatique de l'abondance du combustible fin impliquerait un accroissement à court-terme de l'inflammabilité des communautés alpines en climat plus sec (chapitre 2). L'assèchement récent du combustible montre des tendances plus marquées pour les espèces du supra- et du montagnard-méditerranéen des Alpes du sud (chapitre 3). En outre, la forte porosité du substrat calcaire de ces communautés accroît d'autant plus la sécheresse du sol (et des litières) comparé aux roches métamorphiques des Alpes internes (effet édaphique), influant autant sur leur différences de composition (Michalet *et al.*, 2002) que sur la teneur en eau du combustible. Par conséquent, les changements climatiques en cours tendraient à accroître la vulnérabilité de ces écosystèmes supra-méditerranéens des Alpes du sud à l'accroissement de la récurrence et sévérité des feux, comme plus largement dans les écosystèmes du sud de l'Europe et du pourtour méditerranéen qui devraient connaître d'ici la fin du siècle des conditions beaucoup plus sèches (Dai, 2011). Des observations récentes révèlent que les essences comme le pin noir et le pin sylvestre sont en effet de plus en plus exposées au feu, mais également à leur propagation en cime (Pausas *et al.*, 2009). Si ces espèces sont capables de résister à un régime de feux de surface (Granström, 2001; Fulé *et al.*, 2008; Leys *et al.*, 2014), l'émergence de feux de couronnes leur serait délétère, car elles

ne présentent pas les mécanismes de régénération végétative post-feu (Pausas *et al.*, 2009), à la différence du chêne pubescent (Curt *et al.*, 2009), de même pour la régénération par graine qui est limitée post-feu (Retana *et al.*, 2002; Moser *et al.*, 2010). La combinaison de sécheresses prononcées à l'émergence des feux accentuerait ces effets délétères, déjà illustré au sein des montagnes Rocheuses (Bigler *et al.*, 2005) ou des forêts amazoniennes (Brando *et al.*, 2014). Si ces scénarios catastrophiques demeurent pour le moins spéculatifs, les observations de dépérissement post-sécheresse sont nombreuses pour le pin sylvestre en climat subméditerranéen, à sa limite sud de répartition (Martínez-Vilalta & Piñol, 2002; Bigler *et al.*, 2006; Martínez-Vilalta *et al.*, 2012; Vilà-Cabrera *et al.*, 2013). Ainsi, la moindre inflammabilité des écosystèmes montagnards fermés constituerait des marges favorables pour le pin sylvestre, notamment du fait des conditions météorologiques peu favorables à la propagation des feux dans les Alpes externes du nord (Wastl *et al.*, 2013).

D'autre part, si la moindre inflammabilité des écosystèmes montagnards fermés apparaît comme une marge favorable pour les pins subalpins (*P. uncinata*, *P. cembra*), l'importance croissante des relations de compétition à plus basse altitude (Hättenschwiler & Körner, 1995; Choler *et al.*, 2001; Kunstler *et al.*, 2011) contraindrait leur distribution aux écosystèmes plus alticoles. De plus, le climat devenant plus chaud, la distribution des espèces s'élève en altitude (Lenoir *et al.*, 2008), compromettant la disponibilité des marges favorables pour ces pins à plus basse altitude, soit en mélange avec les essences compétitives du montagnard humide : le hêtre, le sapin et l'épicéa. Toutefois, du fait du réchauffement du climat (Zimmermann *et al.*, 2013b) et des changements d'usage (Chauchard *et al.*, 2010), la montée de ces dernières essences moins pyrogènes (chapitre 3) serait favorisée par des processus de facilitation (Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002) et une moindre compétition pour ces espèces comparée au pins (*P. sylvestris*, *P. uncinata* et *P. cembra*, in Kunstler *et al.*, 2011), notamment le pin sylvestre qui recrute moins efficacement sous

couvert (Chauchard *et al.*, 2007). Ainsi, la fermeture et l'élévation de la canopée (maturation forestière) suite aux dynamiques de succession post-abandon du hêtre, du sapin et de l'épicéa à basses et moyennes altitudes (Chauchard *et al.*, 2007; Kunstler *et al.*, 2007; Bodin *et al.*, 2013), augmenteraient l'étendue géographique des conditions peu inflammables, dans le subalpin inférieur, le montagnard humide ou au sein des écosystèmes plus méditerranéens (Debussche *et al.*, 1999). Au contraire, la recolonisation forestière spontanée et progressive à la limite supérieure des arbres (Vitasse *et al.*, 2012) a favorisé l'abondance des arbres subalpins, en particulier le pin cembro (Motta & Lingua, 2005; Battipaglia *et al.*, 2014). Le retour d'abondance de cette espèce pyrogène (chapitre 3), plus fréquente par le passé que dans le présent (Ali *et al.*, 2005), favoriserait l'étendue géographique des écosystèmes inflammables, comme elle favorisait les feux par le passé (Genries *et al.*, 2009a; Blarquez & Carcaillet, 2010; Blarquez *et al.*, 2012).

La physionomie des forêts alpines les plus inflammables comme les faciès de recolonisation des landes dans le supra-méditerranéen et le subalpin *versus* celle des forêts peu inflammables du montagnard humide (structure d'âge régulière) suggère un impact fort des usages et de leurs changements (abandon des terres les moins fertiles *versus* gestion des forêts productives au plan sylvicole) sur la distribution actuelle de l'inflammabilité des paysages (Zumbrunnen *et al.*, 2012). Ainsi, l'histoire de l'utilisation des terres et les changements d'usage, principaux moteurs de l'expansion forestière dans les montagnes du sud de l'Europe (Chauchard *et al.*, 2007; Améztegui *et al.*, 2010), ont un fort potentiel d'altération de l'inflammabilité, de la résistance et de la vulnérabilité au feu des écosystèmes de montagne, en agissant notamment sur la composition actuelle des communautés (Fortuny *et al.*, 2014). En parallèle au réchauffement du climat, ces forçages anthropiques – dont les effets sont parmi les plus importants sur les écosystèmes terrestres (Vitousek *et al.*, 1997) – gouverneront par conséquent les trajectoires et réponses au feu futures des forêts d'altitude,

posant ainsi la question de la vulnérabilité des valeurs sociétales et écologiques qu'elles représentent pour les sociétés humaines.

4.3. LIMITES DE CETTE ETUDE

La complexité des interactions entre climat, végétation et feux affecte notre capacité à prédire la distribution future des feux et leurs impacts sur les écosystèmes (Bowman *et al.*, 2014b). En outre, la diversité des facteurs humains qui génèrent l'essentiel des déclenchements de feu dans les régions euro-méditerranéennes (Ganteaume *et al.*, 2013) ajoute la composante humaine de mise à feu et de suppression (chapitre 1 ; Brotons *et al.*, 2013; Pezzatti *et al.*, 2013) aux sources d'incertitude. Paradoxalement, l'activité actuelle des feux au sein des Alpes occidentales est plus importante au sein des écosystèmes des Alpes maritimes (chapitre 1), non pas les plus inflammables (chapitre 3), mais où la proximité des villes et des zones d'activités récréatives est la plus importante, et où les pratiques pastorales de mise à feu semblent se maintenir encore aujourd'hui, comme au sein du plateau de l'Ardèche (chapitre 1), dans les Pyrénées ou certaines îles montagnardes méditerranéennes. La sélectivité des feux anthropiques est également évidente dans d'autres régions des Alpes où les forêts de feuillus brûlent plus fréquemment que les pinèdes (Bajocco *et al.*, 2011). Ces tendances indiquent que l'activité des feux est largement limitée par les sources d'ignitions dans les écosystèmes de montagne du sud de l'Europe, comme au sein d'autres continents (Paritsis *et al.*, 2013), questionnant ainsi l'étendue de l'influence humaine sur l'exposition contemporaine des communautés d'arbres de montagne à l'émergence des feux.

La rare occurrence des incendies de montagne encore aujourd'hui (ou la faible détection, en particulier, des feux de foudre) limite drastiquement la possibilité de quantifier les incertitudes associées aux sorties des simulations, affectant les préconisations de gestion vis-à-vis du comportement du feu (risque) et des dommages potentiels (Alexander & Cruz, 2013). De plus, la diversité des conditions de climat et de végétation considérée dans cette

étude préviendrait toute possibilité de validation complète des modèles utilisés et développés. L'utilisation des équations semi-empiriques de Rothermel (1972), via le programme de simulations Flammap (Finney, 2006), ne permet pas de modéliser aussi finement (à haute résolution) les effets de la variabilité spatiale du combustible que les modèles physiques 3D (Linn *et al.*, 2002), bien que certaines procédures statistiques puissent affiner le réalisme des simulations en milieu hétérogène (cf. Annexe 2). Néanmoins, l'avantage de la simplicité et de la robustesse de ces équations réside dans la prédiction des variations du comportement du feu au sein d'une large gamme d'écosystèmes comme dans les Alpes, ou pour séparer les effets du climat de ceux de la végétation (Bessie & Johnson, 1995; Hély *et al.*, 2001; chapitre 2). De façon similaire, la réponse des arbres au feu, bien qu'essentiellement déterminée par les variations d'écorce et des dimensions du houppier (Peterson & Ryan, 1986), dépend pour partie d'autres traits comme la taille des bourgeons, l'épaisseur des aiguilles, les émissions de composés organiques volatiles et l'architecture du houppier (dissipation thermique), ou plus simplement par des différences spécifiques dans leur seuil de tolérance au roussissement du houppier (Fernandes *et al.*, 2008). En outre, l'influence directe du climat, ou plutôt des conditions météorologiques locales, a été synthétisée via l'indice du combustible léger en estimant l'humidité des litières en fonction des variations quotidiennes de température, d'humidité, de précipitation et de vitesse du vent (van Wagner, 1987). Bien que les valeurs extrêmes (95^e centile à une résolution kilométrique) de cet indice soient acceptables au vue des teneurs en eau mesurées sur le terrain, l'effet tampon de la canopée sur les conditions microclimatiques du sous-bois (et inversement la sécheresse accrue du combustible en milieu ouvert) n'ont pas plus été prise en compte dans cette étude que l'effet de l'épaisseur de matière organique sur l'humidité de la litière superficielle (Wotton & Beverly, 2007). Cependant, la capacité de cet indice à prédire les variations de surface brûlées a été démontrée au sein des écosystèmes Euro-méditerranéens (Amatulli *et al.*, 2013), appuyant l'intérêt de son utilisation

pour quantifier les variations spatiales des effets directs du climat (teneurs en eau). De même, la teneur en eau des strates herbacées et arbustives a été fixée constante, compte tenu des interactions plus complexes (comparé au matériel inerte représenté par les litières) avec la physiologie et la phénologie des espèces, alors qu'elle décroît en montagne au cours de l'automne avec l'occurrence croissante des gels nocturnes. Néanmoins, parce que la teneur en eau de la nécromasse (litières) atteint des niveaux bien plus bas, les différences de proportions entre biomasse et nécromasse ont un effet sur la teneur en eau totale qui prédomine sur les différences résultantes de la physiologie des plantes (Cowan & Ackerly, 2010). Enfin, la propagation et l'intensité des feux ont été simulées sans prendre en compte la combustion potentielle de la litière compacte plus profonde et des débris ligneux grossiers ($\varnothing > 75$ cm), sous-estimant ainsi peut-être les effets de cette combustion lente (Harrington, 2012) et de l'importance du bois mort dans les forêts matures (Motta *et al.*, 2006a; Lombardi *et al.*, 2012). Pour ces raisons, les valeurs d'intensité du feu et de mortalité simulées dans la présente étude sont supposées conservatives.

5. CONCLUSION

Se basant sur les attributs fonctionnels des plantes (traits) connus pour leurs effets ou réponse au feu, cette thèse propose un cadre analytique des relations entre végétation et feu et de leur variation biogéographique, depuis l'échelle de l'individu et de la particule combustible aux espèces et aux communautés. Malgré les limitations inhérentes aux approches de modélisation, ma thèse offre ainsi une base comparable quantitative (1) des variations régionales du régime des feux et du climat dans l'espace et dans le temps, et (2) des différences fonctionnelles entre écosystèmes, espèces et communautés qui déterminent leur vulnérabilité à l'émergence croissante des feux. Ces travaux complètent ou précisent les tendances déjà observées des études rétrospectives des événements récents ou des archives passées, concernant les différences notables d'inflammabilité et de résistance au feu entre espèces et écosystèmes. De plus, les résultats de cette étude soulignent les dommages potentiels des feux sur les couverts forestiers et la réponse potentielle des communautés Alpines aux changements climatiques, suggérés prédominants devant les effets des tempêtes et de gestion sylvicole (Schumacher & Bugmann, 2006).

Bien que l'utilisation des feux prescrits reste faible dans les Alpes du fait de contraintes sociales, culturelles et d'anthropisation forte des paysages – à contrario des Pyrénées, des Apennins ou a fortiori de la Corse –, leur développement pour la gestion du feu et le maintien du fonctionnement des écosystèmes (Fernandes *et al.*, 2013), constituerait une opportunité importante d'expérimentation pour calibrer et valider les modèles existants. En outre, les archives lacustres de charbons et macrorestes végétaux constituent, respectivement, des indicateurs des régimes de feu passés (Power *et al.*, 2008) et un proxy paléobotanique fiable pour reconstruire la composition de la végétation à une haute résolution spatiale (Birks & Birks, 2000). Ainsi, une approche combinant modélisation (cette étude), expérimentation (feux prescrits) et reconstitution passée (paléoécologie) permettrait de tester notre capacité de

prédiction des impacts des changements globaux sur les communautés (composition, diversité) et les écosystèmes (fonctions et services).

6. RÉFÉRENCES

- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25–44.
- Aerts, R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**, 439–449.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Lavorel, S., Davies, I.D. & Garbolino, E. (2008) Land-use change and subalpine tree dynamics: colonization of *Larix decidua* in French subalpine grasslands. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 659–669.
- Alexander, M.E. & Cruz, M.G. (2013) Are the applications of wildland fire behaviour models getting ahead of their evaluation again? *Environmental Modelling & Software*, **41**, 65–71.
- Ali, A.A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P. & Terral, J.-F. (2005) *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *Journal of Biogeography*, **32**, 1659–1669.
- Amatulli, G., Camia, A. & San-Miguel-Ayanz, J. (2013) Estimating future burned areas under changing climate in the EU-Mediterranean countries. *Science of The Total Environment*, **450–451**, 209–222.
- Améztegui, A., Brotons, L. & Coll, L. (2010) Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 632–641.
- Andrews, P.L. (2012) *Modeling wind adjustment factor and midflame wind speed for Rothermel's surface fire spread model*, General Technical Report RMRS-GTR-266, USDA Forest Service, Fort Collins.
- De Angelis, A., Ricotta, C., Conedera, M. & Pezzatti, G.B. (2015) Modelling the meteorological forest fire niche in heterogeneous pyrologic conditions. *PLoS ONE*, **10**, e0116875.
- Bajocco, S., Pezzatti, G.B., De Angelis, A., Conedera, M. & Ricotta, C. (2011) Bootstrapping wildfire selectivity for the forest types of canton Ticino (Switzerland). *Earth Interactions*, **15**, 1–11.
- Batllori, E. & Gutiérrez, E. (2008) Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*, **96**, 1275–1288.

- Battipaglia, G., Büntgen, U., McCloskey, S.P., Blarquez, O., Denis, N., Paradis, L., Brossier, B., Fournier, T. & Carcaillet, C. (2014) Long-term effects of climate and land-use change on larch budmoth outbreaks in the French Alps. *Climate Research*, **62**, 1–14.
- Bedia, J., Herrera, S., Camia, A., Moreno, J.M. & Gutiérrez, J.M. (2014) Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Climatic Change*, **122**, 185–199.
- Behm, A.L., Duryea, M.L., Long, A.J. & Zipperer, W.C. (2004) Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 355–365.
- Benscoter, B.W., Thompson, D.K., Waddington, J.M., Flannigan, M.D., Wotton, B.M., de Groot, W.J. & Turetsky, M.R. (2011) Interactive effects of vegetation, soil moisture and bulk density on depth of burning of thick organic soils. *International Journal of Wildland Fire*, **20**, 418–429.
- Bessie, W.C. & Johnson, E.A. (1995) The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology*, **76**, 747–762.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M. & Rigling, A. (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, **9**, 330–343.
- Bigler, C., Kulakowski, D. & Veblen, T.T. (2005) Multiple disturbance interactions and drought influence fire severity in Rocky Mountain subalpine forests. *Ecology*, **86**, 3018–3029.
- Birks, H.H. & Birks, H.J.B. (2000) Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of biogeography*, **27**, 31–35.
- Blarquez, O., Bremond, L. & Carcaillet, C. (2010a) Holocene fires and a herb-dominated understorey track wetter climates in subalpine forests. *Journal of Ecology*, **98**, 1358–1368.
- Blarquez, O. & Carcaillet, C. (2010) Fire, fuel composition and resilience threshold in subalpine ecosystem. *PLoS ONE*, **5**, e12480.
- Blarquez, O., Carcaillet, C., Bremond, L., Mourier, B. & Radakovitch, O. (2010b) Trees in the subalpine belt since 11 700 cal. BP: origin, expansion and alteration of the modern forest. *The Holocene*, **20**, 139–146.

- Blarquez, O., Carcaillet, C., Elzein, T.M. & Roiron, P. (2012) Needle accumulation rate model-based reconstruction of palaeo-tree biomass in the western subalpine Alps. *The Holocene*, **22**, 579–587.
- Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R. & Dupouey, J.-L. (2013) Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, **24**, 269–283.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 45–51.
- Bond, W.J. & Van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and Plants*, Chapman and Hall, London.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, **165**, 525–537.
- Boulant, N., Garnier, A., Curt, T. & Lepart, J. (2009) Disentangling the effects of land use, shrub cover and climate on the invasion speed of native and introduced pines in grasslands. *Diversity and Distributions*, **15**, 1047–1059.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P. *et al.* (2011) The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, **38**, 2223–2236.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P. *et al.* (2009) Fire in the Earth system. *Science*, **324**, 481–484.
- Bowman, D.M.J.S., French, B.J. & Prior, L.D. (2014a) Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, **5**, art590.
- Bowman, D.M.J.S., Murphy, B.P., Williamson, G.J. & Cochrane, M.A. (2014b) Pyrogeographic models, feedbacks and the future of global fire regimes. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 821–824.
- Bradstock, R.A. (2010) A biogeographic model of fire regimes in Australia: current and future implications. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 145–158.
- Brando, P.M., Balch, J.K., Nepstad, D.C. *et al.* (2014) Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought–fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 6347–6352.
- Brando, P.M., Nepstad, D.C., Balch, J.K., Bolker, B., Christman, M.C., Coe, M. & Putz, F.E. (2012) Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology*, **18**, 630–641.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R. & Guisan, A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.

- Brotons, L., Aquilué, N., de Cáceres, M., Fortin, M.-J. & Fall, A. (2013) How fire history, fire suppression practices and climate change affect wildfire regimes in Mediterranean landscapes. *PLoS ONE*, **8**, e62392.
- Calinski, T. & Harabasz, J. (1974) A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics*, **3**, 1–27.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P. *et al.* (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.
- Carcaillet, C., Ali, A.A., Blarquez, O., Genries, A., Mourier, B. & Bremond, L. (2009) Spatial variability of fire history in subalpine forests: from natural to cultural regimes. *Ecoscience*, **16**, 1–12.
- Carcaillet, C. & Muller, S.D. (2005) Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? *Boreas*, **34**, 468–476.
- Carvalho, A., Flannigan, M.D., Logan, K., Miranda, A.I. & Borrego, C. (2008) Fire activity in Portugal and its relationship to weather and the Canadian Fire Weather Index System. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 328–338.
- Catry, F.X., Moreira, F., Pausas, J.G., Fernandes, P.M., Rego, F., Cardillo, E. & Curt, T. (2012) Cork oak vulnerability to fire: the role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors. *PLoS ONE*, **7**, e39810.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. & Bazzaz, F.A. (2004) Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, **74**, 635–662.
- Chauchard, S., Beilhe, F., Denis, N. & Carcaillet, C. (2010) An increase in the upper tree-limit of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Alps since the mid-20th century: a land-use change phenomenon. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1406–1415.
- Chauchard, S., Carcaillet, C. & Guibal, F. (2007) Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems*, **10**, 936–948.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, **82**, 3295–3308.
- Christopoulou, A., Fulé, P.Z., Andriopoulos, P., Sarris, D. & Arianoutsou, M. (2013) Dendrochronology-based fire history of *Pinus nigra* forests in Mount Taygetos, Southern Greece. *Forest Ecology and Management*, **293**, 132–139.

- Chuvieco, E., Giglio, L. & Justice, C. (2008) Global characterization of fire activity: toward defining fire regimes from Earth observation data. *Global Change Biology*, **14**, 1488–1502.
- Cleveland, R.B., Cleveland, W.S., McRae, J.E. & Terpenning, I. (1990) STL: a seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *Journal of Official Statistics*, **6**, 3–73.
- Colombaroli, D., Henne, P.D., Kaltenrieder, P., Gobet, E. & Tinner, W. (2010) Species responses to fire, climate and human impact at tree line in the Alps as evidenced by palaeo-environmental records and a dynamic simulation model. *Journal of Ecology*, **98**, 1346–1357.
- Colombaroli, D., Marchetto, A. & Tinner, W. (2007) Long-term interactions between Mediterranean climate, vegetation and fire regime at Lago di Massaciuccoli (Tuscany, Italy). *Journal of Ecology*, **95**, 755–770.
- Conedera, M., Cesti, G., Pezzatti, G.B., Zumbrunnen, T. & Spinedi, F. (2006) *Lightning-induced fires in the Alpine region: an increasing problem. Proceedings of the V International Forest Fire Research Conference* (ed. by D.X. Viegas), Elsevier, Amsterdam.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302–1310.
- Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X. & Cordonnier, T. (2011) Quel futur pour les services écosystémiques de la forêt alpine dans un contexte de changement climatique? *Journal of Alpine Research/Revue de géographie alpine*, **98-4**. doi: 10.4000/rga.1308
- Cowan, P.D. & Ackerly, D.D. (2010) Post-fire regeneration strategies and flammability traits of California chaparral shrubs. *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 984–989.
- Cruz, M.G., Alexander, M.E. & Wakimoto, R.H. (2003) Assessing canopy fuel stratum characteristics in crown fire prone fuel types of western North America. *International Journal of Wildland Fire*, **12**, 39–50.
- Curt, T., Adra, W. & Borgniet, L. (2009) Fire-driven oak regeneration in French Mediterranean ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **258**, 2127–2135.
- Dai, A. (2011) Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, **2**, 45–65.
- Daniau, A.-L., Bartlein, P.J., Harrison, S.P. *et al.* (2012) Predictability of biomass burning in response to climate changes. *Global Biogeochemical Cycles*, **26**, GB4007.
- Dantas, V. de L. & Pausas, J.G. (2013) The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology*, **101**, 1265–1272.

- Debain, S., Chadœuf, J., Curt, T., Kunstler, G. & Lepart, J. (2007) Comparing effective dispersal in expanding population of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* in calcareous grassland. *Canadian Journal of Forest Research*, **37**, 705–718.
- Debussche, M., Lepart, J. & Dervieux, A. (1999) Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 3–15.
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K. *et al.* (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, **15**, 295–304.
- Dickinson, M.B. & Johnson, E.A. (2004) Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 546–559.
- Didier, L. (2001) Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management*, **145**, 67–77.
- Dimitrakopoulos, A.P. & Papaioannou, K.K. (2001) Flammability assessment of Mediterranean forest fuels. *Fire Technology*, **37**, 143–152.
- Dirnböck, T., Dullinger, S. & Grabherr, G. (2003) A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*, **30**, 401–417.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Dodge, M. (1972) Forest fuel accumulation—A growing problem. *Science*, **177**, 139.
- Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Elith, J., Leathwick, J.R. & Hastie, T. (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 802–813.
- Fernandes, P.M., Davies, G.M., Ascoli, D., Fernández, C., Moreira, F., Rigolot, E., Stoof, C.R., Vega, J.A. & Molina, D. (2013) Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, e4–e14.
- Fernandes, P.M., Vega, J.A., Jiménez, E. & Rigolot, E. (2008) Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*, **256**, 246–255.
- Finney, M.A. (2006) *An overview of FlamMap fire modelling capabilities*. *Fuels management – how to measure success* (ed. by P.L. Andrews and B.W. Butler), pp. 213–220. Proceedings RMRS-P41, USDA Forest Service, Fort Collins.
- Flannigan, M.D., Krawchuk, M.A., de Groot, W.J., Wotton, B.M. & Gowman, L.M. (2009) Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 483–507.

- Fortuny, X., Carcaillet, C. & Chauchard, S. (2014) Land use legacies and site variables control the understorey plant communities in Mediterranean broadleaved forests. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **189**, 53–59.
- Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**, art466.
- Fulé, P.Z., Ribas, M., Gutiérrez, E., Vallejo, R. & Kaye, M.W. (2008) Forest structure and fire history in an old *Pinus nigra* forest, eastern Spain. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1234–1242.
- Fulé, P.Z., Yocom, L.L., Montañó, C.C., Falk, D.A., Cerano, J. & Villanueva-Díaz, J. (2012) Testing a pyroclimatic hypothesis on the Mexico-United States border. *Ecology*, **93**, 1830–1840.
- Ganteaume, A., Camia, A., Jappiot, M., San-Miguel-Ayán, J., Long-Fournel, M. & Lampin, C. (2013) A review of the main driving factors of forest fire ignition over Europe. *Environmental Management*, **51**, 651–662.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G. *et al.* (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gellrich, M. & Zimmermann, N.E. (2007) Investigating the regional-scale pattern of agricultural land abandonment in the Swiss mountains: A spatial statistical modelling approach. *Landscape and Urban Planning*, **79**, 65–76.
- Genries, A., Mercier, L., Lavoie, M., Muller, S.D., Radakovitch, O. & Carcaillet, C. (2009a) The effect of fire frequency on local cembra pine populations. *Ecology*, **90**, 476–486.
- Genries, A., Morin, X., Chauchard, S. & Carcaillet, C. (2009b) The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest. *Journal of Ecology*, **97**, 728–741.
- Gignoux, J., Clobert, J. & Menaut, J.C. (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, **110**, 576–583.
- Girardin, M.P., Ali, A.A., Carcaillet, C., Blarquez, O., Hély, C., Terrier, A., Genries, A. & Bergeron, Y. (2013) Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, **199**, 1001–1011.
- González, J.R., Palahí, M., Trasobares, A. & Pukkala, T. (2006) A fire probability model for forest stands in Catalonia (north-east Spain). *Annals of Forest Science*, **63**, 169–176.
- Granström, A. (2001) Fire management for biodiversity in the European boreal forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **16**, 62–69.

- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169–1194.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R. *et al.* (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259–281.
- Groven, R. & Niklasson, M. (2005) Anthropogenic impact on past and present fire regimes in a boreal forest landscape of southeastern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2719–2726.
- Hallik, L., Niinemets, Ü. & Wright, I.J. (2009) Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytologist*, **184**, 257–274.
- Hamed, K.H. & Ramachandra Rao, A. (1998) A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, **204**, 182–196.
- Harmon, M.E. (1984) Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National-Park. *Ecology*, **65**, 796–802.
- Harrington, M.G. (2012) Duff mound consumption and cambium injury for centuries-old western larch from prescribed burning in western Montana. *International Journal of Wildland Fire*, **22**, 359–367.
- Hättenschwiler, S. & Körner, C. (1995) Responses to recent climate warming of *Pinus sylvestris* and *Pinus cembra* within their montane transition zone in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 357–368.
- Hellberg, E., Niklasson, M. & Granström, A. (2004) Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 332–338.
- Hély, C., Flannigan, M., Bergeron, Y. & McRae, D. (2001) Role of vegetation and weather on fire behavior in the Canadian mixedwood boreal forest using two fire behavior prediction systems. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 430–441.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M. & Franco, A.C. (2012a) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, **15**, 759–768.

- Hoffmann, W.A., Jaconis, S.Y., Mckinley, K.L., Geiger, E.L., Gotsch, S.G. & Franco, A.C. (2012b) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology*, **37**, 634–643.
- Hood, S.M., McHugh, C.W., Ryan, K.C., Reinhardt, E. & Smith, S.L. (2007) Evaluation of a post-fire tree mortality model for western USA conifers. *International Journal of Wildland Fire*, **16**, 679–689.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton University Press, Princeton.
- Ibanez, T., Curt, T. & Hely, C. (2013) Low tolerance of New Caledonian secondary forest species to savanna fires. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 177–188.
- Im, E.S., Coppola, E., Giorgi, F. & Bi, X. (2010) Local effects of climate change over the Alpine region: a study with a high resolution regional climate model with a surrogate climate change scenario. *Geophysical Research Letters*, **37**, L05704.
- IPCC (2013) *Climate change 2013: the physical science basis: working group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, New York.
- Jackson, J.F., Adams, D.C. & Jackson, U.B. (1999) Allometry of constitutive defense: a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *American Naturalist*, **153**, 614–632.
- Joannin, S., Magny, M., Peyron, O., Vannière, B. & Galop, D. (2014) Climate and land-use change during the late Holocene at Lake Ledro (southern Alps, Italy). *Holocene*, **24**, 591–602.
- Jones, J.L., Webb, B.W., Butler, B.W., Dickinson, M.B., Jimenez, D., Reardon, J. & Bova, A.S. (2006) Prediction and measurement of thermally induced cambial tissue necrosis in tree stems. *International Journal of Wildland Fire*, **15**, 3–17.
- Keane, R.E. (2008) Biophysical controls on surface fuel litterfall and decomposition in the northern Rocky Mountains, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 1431–1445.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Keeley, J.E. (2012) Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of forest science*, **69**, 445–453.
- Keeley, J.E. (2009) Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 116–126.

- Keeley, J.E. (2004) Impact of antecedent climate on fire regimes in coastal California. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 173–182.
- 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.
- Kharuk, V.I., Ranson, K.J., Dvinskaya, M.L. & Im, S.T. (2011) Wildfires in northern Siberian larch dominated communities. *Environmental Research Letters*, **6**, 045208.
- Kobziar, L., Moghaddas, J. & Stephens, S.L. (2006) Tree mortality patterns following prescribed fires in a mixed conifer forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**, 3222–3238.
- Krawchuk, M.A., Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Van Dorn, J. & Hayhoe, K. (2009) Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. *PLoS ONE*, **4**, e5102.
- Krivtsov, V., Vigy, O., Legg, C., Curt, T., Rigolot, E., Lecomte, I., Jappiot, M., Lampin-Maillet, C., Fernandes, P. & Pezzatti, G.B. (2009) Fuel modelling in terrestrial ecosystems: an overview in the context of the development of an object-orientated database for wild fire analysis. *Ecological Modelling*, **220**, 2915–2926.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. & Coomes, D.A. (2011) Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, **99**, 300–312.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Kattge, J. & Coomes, D.A. (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, **15**, 831–840.
- Kunstler, G., Thuiller, W., Curt, T., Bouchaud, M., Jouvie, R., Deruette, F. & Lepart, J. (2007) *Fagus sylvatica* L. recruitment across a fragmented Mediterranean Landscape, importance of long distance effective dispersal, abiotic conditions and biotic interactions. *Diversity and Distributions*, **13**, 799–807.
- Laforest-Lapointe, I., Martínez-Vilalta, J. & Retana, J. (2014) Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, **175**, 1337–1348.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.

- Lawes, M.J., Adie, H., Russell-Smith, J., Murphy, B. & Midgley, J.J. (2011) How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, **2**, art42.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P. & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768–1771.
- Leys, B., Finsinger, W. & Carcaillet, C. (2014) Historical range of fire frequency is not the Achilles’ heel of the Corsican black pine ecosystem. *Journal of ecology*, **102**, 381–395.
- Linares, J.C., Camarero, J.J. & Carreira, J.A. (2010) Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology*, **98**, 592–603.
- Linn, R., Reisner, J., Colman, J.J. & Winterkamp, J. (2002) Studying wildfire behavior using FIRETEC. *International journal of wildland fire*, **11**, 233–246.
- Loehman, R.A., Reinhardt, E. & Riley, K.L. (2014) Wildland fire emissions, carbon, and climate: seeing the forest and the trees – a cross-scale assessment of wildfire and carbon dynamics in fire-prone, forested ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **317**, 9–19.
- Lombardi, F., Lasserre, B., Chirici, G., Tognetti, R. & Marchetti, M. (2012) Deadwood occurrence and forest structure as indicators of old-growth forest conditions in Mediterranean mountainous ecosystems. *Ecoscience*, **19**, 344–355.
- MacArthur, R.H. (1984) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*, Princeton University Press, Princeton.
- De Magalhães, R.M.Q. & Schwilk, D.W. (2012) Leaf traits and litter flammability: evidence for non-additive mixture effects in a temperate forest. *Journal of Ecology*, **100**, 1153–1163.
- Van Mantgem, P.J., Nesmith, J.C.B., Keifer, M. & Brooks, M. (2013) Tree mortality patterns following prescribed fire for *Pinus* and *Abies* across the southwestern United States. *Forest Ecology and Management*, **289**, 463–469.
- Van Mantgem, P.J. & Schwartz, M. (2003) Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests: testing some model assumptions. *Forest Ecology and Management*, **178**, 341–352.

- Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Carcaillet, C., Gavin, D.G., Harrison, S.P., Higuera, P.E., Joos, F., Power, M.J. & Prentice, I.C. (2008) Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nature Geoscience*, **1**, 697–702.
- Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Danianu, A.-L., Harrison, S.P., Maezumi, S.Y., Power, M.J., Tinner, W. & Vanni  re, B. (2013) Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews*, **65**, 5–25.
- Mart  nez-Vilalta, J., Lloret, F. & Breshears, D.D. (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology letters*, **8**, 689–691.
- Mart  nez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Vayreda, J. & Retana, J. (2010) Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology*, **98**, 1462–1475.
- Mart  nez-Vilalta, J. & Pi  ol, J. (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, **161**, 247–256.
- Meentemeyer, V., Box, E.O. & Thompson, R. (1982) World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, **32**, 125–128.
- Michalet, R., Cadel, G., Joud, D., Pache, G., Pautou, G. & Richard, L. (1998) Synth  se phyto  cologique des for  ts de l’Arc Alpin. *Ecologie*, **29**, 99–104.
- Michalet, R., Gandoy, C., Joud, D., Pag  s, J.-P. & Choler, P. (2002) Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **34**, 102–113.
- Michalet, R., Rolland, C., Joud, D., Gafta, D. & Callaway, R.M. (2003) Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology*, **165**, 145–160.
- Michaletz, S.T. & Johnson, E.A. (2007) How forest fires kill trees: a review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **22**, 500–515.
- Michaletz, S.T., Johnson, E.A. & 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**, 254–263.

- Moreira, F., Viedma, O., Arianoutsou, M. *et al.* (2011) Landscape – wildfire interactions in southern Europe: implications for landscape management. *Journal of Environmental Management*, **92**, 2389–2402.
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C. & Corte-Real, J. (2006) Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research*, **31**, 85–95.
- Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Batllori, E., Krawchuk, M.A., Van Dorn, J., Ganz, D.J. & Hayhoe, K. (2012) Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere*, **3**, art49.
- Moser, B., Temperli, C., Schneiter, G. & Wohlgemuth, T. (2010) Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps. *European Journal of Forest Research*, **129**, 625–633.
- Motta, R., Berretti, R., Lingua, E. & Piussi, P. (2006a) Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, **235**, 155–163.
- Motta, R. & Lingua, E. (2005) Human impact on size, age, and spatial structure in a mixed European larch and Swiss stone pine forest in the Western Italian Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 1809–1820.
- Motta, R., Morales, M. & Nola, P. (2006b) Human land-use, forest dynamics and tree growth at the treeline in the Western Italian Alps. *Annals of Forest Science*, **63**, 9.
- Motta, R. & Nola, P. (2001) Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 219–230.
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C. *et al.* (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, **11**, e1001569.
- Mouillot, D., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J.A., Wilson, J.B. & Chi, T.D. (2005) Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, **145**, 345–353.
- Mouillot, F. & Field, C.B. (2005) Fire history and the global carbon budget: a 1° × 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology*, **11**, 398–420.
- Müller, M.M., Vacik, H., Diendorfer, G., Arpaci, A., Formayer, H. & Gossow, H. (2013) Analysis of lightning-induced forest fires in Austria. *Theoretical and Applied Climatology*, **111**, 183–193.

- Naeem, S. & Wright, J.P. (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**, 567–579.
- Nieto-Lugilde, D., Lenoir, J., Abdulhak, S. *et al.* (2014) Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography*. doi: 10.1111/ecog.00954.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- Niklas, K.J. & Spatz, H.-C. (2004) Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 15661–15663.
- Nilsson, M.-C. & Wardle, D.A. (2005) Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 421–428.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Plant Ecology*, **43**, 5–21.
- Ozenda, P. (1985) *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*, Masson, Paris.
- Papió, C. & Trabaud, L. (1990) Structural characteristics of fuel components of five Mediterranean shrubs. *Forest Ecology and Management*, **35**, 249–259.
- Parisien, M.-A. & Moritz, M.A. (2009) Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, **79**, 127–154.
- Paritsis, J., Holz, A., Veblen, T.T. & Kitzberger, T. (2013) Habitat distribution modeling reveals vegetation flammability and land use as drivers of wildfire in SW Patagonia. *Ecosphere*, **4**, art53.
- Pausas, J.G. (2015) Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, **29**, 315–327.
- Pausas, J.G. (2004) Changes in fire and climate in the eastern Iberian peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change*, **63**, 337–350.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A. & Keeley, J.E. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, **85**, 1085–1100.
- Pausas, J.G. & Fernández-Muñoz, S. (2012) Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change*, **110**, 215–226.

- Pausas, J.G., Llovet, J., Rodrigo, A. & Vallejo, R. (2009) Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 713–723.
- Pausas, J.G. & Ribeiro, E. (2013) The global fire–productivity relationship. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 728–736.
- Pausas, J.G. & Schwilk, D. (2011) Fire and plant evolution. *New Phytologist*, **193**, 301–303.
- Pechony, O. & Shindell, D.T. (2010) Driving forces of global wildfires over the past millennium and the forthcoming century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 19167–19170.
- Pellizzaro, G., Cesaraccio, C., Duce, P., Ventura, A. & Zara, P. (2007) Relationships between seasonal patterns of live fuel moisture and meteorological drought indices for Mediterranean shrubland species. *International Journal of Wildland Fire*, **16**, 232–241.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614–2625.
- Peterson, D.L. & Ryan, K.C. (1986) Modeling postfire conifer mortality for long-range planning. *Environmental Management*, **10**, 797–808.
- Pezzatti, G.B., Zumbrunnen, T., Bürgi, M., Ambrosetti, P. & Conedera, M. (2013) Fire regime shifts as a consequence of fire policy and socio-economic development: an analysis based on the change point approach. *Forest Policy and Economics*, **29**, 7–18.
- Pimont, F., Prodon, R. & Rigolot, E. (2011) Comparison of postfire mortality in endemic Corsican black pine (*Pinus nigra* ssp. *laricio*) and its direct competitor (*Pinus pinaster*). *Annals of Forest Science*, **68**, 425–432.
- Pinard, M.A. & Huffman, J. (1997) Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, **13**, 727–740.
- Piñol, J., Terradas, J. & Lloret, F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change*, **38**, 345–357.
- Podani, J. (2006) Braun-Blanquet’s legacy and data analysis in vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 113–117.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**, 481–492.

- Poorter, L., McNeil, A., Hurtado, V.-H., Prins, H.H. & Putz, F.E. (2014) Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. *Functional Ecology*, **28**, 232–242.
- Possingham, H.P., Comins, H.N. & Noble, I.R. (1995) The fire and flammability niches in plant communities. *Journal of Theoretical Biology*, **174**, 97–108.
- Power, M.J., Marlon, J., Ortiz, N. *et al.* (2008) Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, **30**, 887–907.
- Power, M.J., Marlon, J.R., Bartlein, P.J. & Harrison, S.P. (2010) Fire history and the Global Charcoal Database: a new tool for hypothesis testing and data exploration. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **291**, 52–59.
- Poyatos, R., Latron, J. & Llorens, P. (2003) Land use and land cover change after agricultural abandonment. *Mountain Research and Development*, **23**, 362–368.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A. & Solomon, A.M. (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117–134.
- Prométhée (2011) La banque de données sur les incendies de forêts en région Méditerranéenne en France. <http://www.promethee.com/>
- Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*, Oxford University Press, Oxford.
- Ray, D., Nepstad, D. & Moutinho, P. (2005) Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. *Ecological Applications*, **15**, 1664–1678.
- Reichstein, M., Bahn, M., Mahecha, M.D., Kattge, J. & Baldocchi, D.D. (2014) Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 13697–13702.
- Reineking, B., Weibel, P., Conedera, M. & Bugmann, H. (2010) Environmental determinants of lightning- v. human-induced forest fire ignitions differ in a temperate mountain region of Switzerland. *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 541–557.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordóñez, J.L. & Sola-Morales, F. de (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, **9**, 89–97.
- Rey, F., Schwörer, C., Gobet, E., Colombaroli, D., van Leeuwen, J.F., Schleiss, S. & Tinner, W. (2013) Climatic and human impacts on mountain vegetation at Lauenensee

- (Bernese Alps, Switzerland) during the last 14,000 years. *The Holocene*, **23**, 1415–1427.
- Rigolot, E. (2008). *Predicting Pinus sylvestris and Pinus nigra Arn. Ssp. Nigra survival after wildfire in Southern French Alps*. Presented at PHOENIX WORKSHOP "Fire effects and post-fire restoration: lessons learned from large fires", 7-8 juillet 2008, Lisbonne. <http://prodinra.inra.fr/record/35869>
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*, Cambridge University Press, New York.
- Rothermel, R.C. (1972) *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels*, Research Paper INT-115, USDA Forest Service, Ogden.
- Rothermel, R.C. (1983) *How to predict the spread and intensity of wildfires*, Research Paper INT-143, USDA Forest Service, Ogden.
- Sannikov, S.N. & Goldammer, J.G. (1996) *Fire ecology of pine forests in northern Eurasia. Fire of ecosystems in boreal Eurasia* (ed. by J.G. Goldammer and V.V. Furyaev), pp. 151–167. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, **30**, 236–248.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R. *et al.* (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, **310**, 1333–1337.
- Schumacher, S. & Bugmann, H. (2006) The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Global Change Biology*, **12**, 1435–1450.
- Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2001) Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, **94**, 326–336.
- Schwilk, D.W. & Caprio, A.C. (2011) Scaling from leaf traits to fire behaviour: community composition predicts fire severity in a temperate forest. *Journal of Ecology*, **99**, 970–980.
- Schwilk, D.W., Gaetani, M.S. & Poulos, H.M. (2013) Oak bark allometry and fire survival strategies in the Chihuahuan Desert Sky Islands, Texas, USA. *PLoS ONE*, **8**, e79285.
- Scott, A.C. & Glasspool, I.J. (2006) The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 10861–10865.

- Shipley, B., Vile, D. & Garnier, E. (2006) From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, **314**, 812–814.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. & Navas, M.-L. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.
- Tanskanen, H., Venäläinen, A., Puttonen, P. & Granström, A. (2005) Impact of stand structure on surface fire ignition potential in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in southern Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 410–420.
- Tasser, E. & Tappeiner, U. (2002) Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science*, **5**, 173–184.
- Tatoni, T., Magnin, F., Bonin, G. & Vaudour, J. (1994) Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I: Vegetations and soil. *Acta Oecologica*, **15**, 431–447.
- Thuiller, W., Lavorel, S. & Araújo, M.B. (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347–357.
- Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O. *et al.* (2013) The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, **83**, 419–439.
- Tinner, W., Conedera, M., Ammann, B. & Lotter, A.F. (2005) Fire ecology north and south of the Alps since the last ice age. *The Holocene*, **15**, 1214–1226.
- Tinner, W., Hubschmid, P., Wehrli, M., Ammann, B. & Conedera, M. (1999) Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology*, **87**, 273–289.
- Trabaud, L. (1976) Inflammabilité et combustibilité des principales espèces des garrigues de la région méditerranéenne. *Ecologia Plantarum*, **11**, 117–136.
- Trauernicht, C., Murphy, B.P., Portner, T.E. & Bowman, D.M.J.S. (2012) Tree cover–fire interactions promote the persistence of a fire-sensitive conifer in a highly flammable savanna. *Journal of Ecology*, **100**, 958–968.
- Trouet, V., Taylor, A.H., Wahl, E.R., Skinner, C.N. & Stephens, S.L. (2010) Fire-climate interactions in the American West since 1400 CE. *Geophysical Research Letters*, **37**, L04702.

- Turco, M., Llasat, M.-C., Hardenberg, J. von & Provenzale, A. (2014) Climate change impacts on wildfires in a Mediterranean environment. *Climatic Change*, **125**, 369–380.
- Valese, E., Conedera, M., Held, A.C. & Ascoli, D. (2014) Fire, humans and landscape in the European Alpine region during the Holocene. *Anthropocene*, **6**, 63–74.
- Vannière, B., Power, M.J., Roberts, N. *et al.* (2011) Circum-Mediterranean fire activity and climate changes during the mid-Holocene environmental transition (8500-2500 cal. BP). *The Holocene*, **21**, 53–73.
- Venäläinen, A., Korhonen, N., Hyvärinen, O., Koutsias, N., Xystrakis, F., Urbiet, I.R. & Moreno, J.M. (2014) Temporal variations and change in forest fire danger in Europe for 1960–2012. *Natural Hazards and Earth System Science*, **14**, 1477–1490.
- Verdú, M. & Pausas, J.G. (2007) Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, **95**, 1316–1323.
- Vidal, J., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M. & Soubeyroux, J. (2010) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, **30**, 1627–1644.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Galiano, L. & Retana, J. (2013) Patterns of Forest Decline and Regeneration Across Scots Pine Populations. *Ecosystems*, **16**, 323–335.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Vayreda, J. & Retana, J. (2011) Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, **21**, 1162–1172.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C. & Körner, C. (2012) Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography*, **39**, 1439–1449.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.
- Van Wagner, C.E. (1977) Conditions for the start and spread of crown fire. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**, 23–34.
- Van Wagner, C.E. (1987) *Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System*, Technical Report 35, Canadian Forestry Service, Ottawa.

- Wastl, C., Schunk, C., Lüpke, M., Cocca, G., Conedera, M., Valse, E. & Menzel, A. (2013) Large-scale weather types, forest fire danger, and wildfire occurrence in the Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*, **168**, 15–25.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R. & Swetnam, T.W. (2006) Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science*, **313**, 940–943.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.
- Worton, B.J. (1995) Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *The Journal of wildlife management*, **59**, 794–800.
- Wotton, B.M. (2009) Interpreting and using outputs from the Canadian Forest Fire Danger Rating System in research applications. *Environmental and Ecological Statistics*, **16**, 107–131.
- Wotton, B.M. & Beverly, J.L. (2007) Stand-specific litter moisture content calibrations for the Canadian Fine Fuel Moisture Code. *International journal of wildland fire*, **16**, 463–472.
- Zimmermann, N.E., Gebetsroither, E., Zuger, J., Schmatz, D. & Psomas, A. (2013a) *Future climate of the European Alps. Management strategies to adapt Alpine space forests to climate change risks* (ed. by G.A. Cerbu), InTech. doi: 10.5772/56278
- Zimmermann, N.E., Jandl, R., Hanewinkel, M. *et al.* (2013b) *Potential future ranges of tree species in the Alps. Management strategies to adapt Alpine space forests to climate change risks* (ed. by G. Cerbu), InTech. doi: 10.5772/56279
- Zumbrunnen, T., Bugmann, H., Conedera, M. & Bürgi, M. (2009) Linking forest fire regimes and climate – a historical analysis in a dry inner Alpine valley. *Ecosystems*, **12**, 73–86.
- Zumbrunnen, T., Menéndez, P., Bugmann, H., Conedera, M., Gimmi, U. & Bürgi, M. (2012) Human impacts on fire occurrence: a case study of hundred years of forest fires in a dry alpine valley in Switzerland. *Regional Environmental Change*, **12**, 935–949.

7. ANNEXES

7.1. ANNEXE 1 :

Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, **129**, 239–251. doi: 10.1007/s10584-015-1332-3

Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin)

Thibaut Fréjaville*, Thomas Curt

IRSTEA, UR EMAX, 3275 route Cézanne, F-13185 Aix en Provence, France

* Corresponding author: thibaut.frejaville@gmail.com

Abstract

The impacts of climate change on fires are expected to be highly variable spatially and temporally. In heavily anthropized landscapes, the great number of factors affecting fire regimes further limits our ability to predict future fire activity caused by climate. To address this, we develop a new framework for analysing regional changes in fire regimes from specific spatiotemporal patterns of fires and climate, so-called pyroclimates. We aim to test the trends of fire activity and climate (1973-2009) across the Mediterranean and mountain ecosystems of south-eastern France, and to define the spatial distribution of pyroclimates. Stepwise-PCA and cluster analyses reveal that three pyroclimates capture the spatiotemporal patterns associated with fire regime and climatic conditions. Trend tests indicate a high significant increase in spring temperature and fire weather severity for most of the study area. In contrast, a general decreasing pattern of fire activity is observed since the early 1990s, specifically during summer in historically burned regions. However, winter and spring fires are becoming more frequent and extensive in less fire-prone mountains. Cross-correlation analyses indicate that inter-annual variations in extreme fire weather and fire activity were highly correlated. However, the intensity of relationships is pyroclimate-dependent. Our findings reveal that fire-climate relationships changed rapidly over space and time, presumably according to regional changes in land-use and fire policy. Assessing pyroclimates offers new perspectives for fire management and policy by delineating homogeneous zones with respect to fire, climate and their recent trends, and by revealing geographic contrasts in the underlying fire drivers.

Keywords: pyrogeography, burned area, Canadian Fire Weather Index, Mediterranean ecosystems, mountains.

Introduction

It is widely thought that a warmer climate will increase fire activity at regional (Westerling et al 2006) to global scales (Scholze et al 2006). However, recent modelling studies have

demonstrated a high spatial heterogeneity in future fire activity induced by climate changes (e.g. Moritz et al 2012). Thus, identifying the regional determinants of changes in fire regime (e.g. the frequency, size, intensity and seasonality of fires) remains a challenging task.

Climate is probably the main driver of fires because, at broad scales, it controls fire weather (Flannigan et al 2000), lightning-induced ignition (Price and Rind 1994) and the amount and distribution of flammable biomass (Bond and Keeley 2005; Pausas and Paula 2012). In contrast, anthropogenic pressure on ecosystems can be seen as an altering driver. For instance the human imprint on vegetation patterns and dynamics may impair the interplay between climate and plant community composition and, as such, the properties of vegetation fuels. Otherwise, the density and timing of ignitions are largely dependent of human practices and population density, especially in Euro-Mediterranean regions (Ganteaume et al 2013), which thus strongly reshape fire regimes (Bowman et al 2011; Archibald et al 2012). In addition, the fire-climate relationship at a regional scale should be offset by temporal changes in land use and fire management policies (Mouillot and Field 2005; Marlon et al 2008). Therefore, it appears that no description or projection of the climate effects on wildfires makes sense without reference to particular climatic, ecological and human contexts. Consequently, in heavily anthropized landscapes like the European Mediterranean regions, determining the part climate effects play on fire regimes requires to design analyses within appropriate geographic units and time periods to encompass the dominant ‘switches’ (*sensu* Bradstock 2010) of the local fire regime.

A growing interest has focused on considering fire regime to be a geographic feature, because this multidimensional and complex process is fed by spatially dependent environmental gradients (Murphy et al 2011). Founded on this perspective, we developed an analytical framework for analysing regional changes in fire regimes based on spatiotemporal patterns of fires and climate, i.e. pyroclimates. We defined a ‘pyroclimate’ as a geographic entity that presents homogeneous attributes with respect to fire regime, climatic conditions and the temporal trends of both. In relation to the pyroclimatic hypothesis (Biondi et al 2011) – underpinned by an *a priori* causal relationship between climatic temporal variability and fire occurrence – we hypothesize that two areas belonging to one pyroclimate should be characterized by a specific expression and hierarchy of fire environmental drivers including climate, vegetation and human activity. In contrast, pyroclimates with different fire regimes but similar climatic conditions (or *vice versa*) should implicitly reveal differences in the type and strength of human-driven alterations of their fire regime.

We aimed to assess the diversity of pyroclimates in south-eastern France. This area offers a good case study by providing wide gradients of climate, vegetation and anthropogenic pressures within a rather small area, and because recent variations in fire activity have not yet been studied. We tested how the main components of fire regime, climate and fire danger have changed regionally over the past four decades and we described how pyroclimates draw the outlines of their spatiotemporal patterns.

Methods

Pyroclimatic space

The pyroclimatic space of south-eastern France has been quantified for the period 1973-2009 at a 2×2 km resolution from the national fire database (Prométhée 2011) and downscaled climate data from the near-surface daily atmospheric parameters of the Safran reanalysis system (8×8 km resolution) (Vidal et al 2010). We defined it on the basis of four components: i) fire regime, ii) climate (bioclimatic and fire danger indices) and iii-iv) recent temporal trends of both.

The Prométhée database includes date of ignition, size and location (2×2 km resolution) of wildfires which occurred since 1973 in the 15 departments of south-eastern France, anthropogenic (accidental, arson, agricultural burning, etc) or not (naturally ignited). To assess the fire regime, we quantified several components from 2×2 km aggregates of i) fire season length (number of days between the ignition of the first and the last fire of the year), ii) yearly and seasonal fire occurrence (fire density) and iii) yearly and seasonal cumulated size of fires (burned area) which ignited in a given pixel. In the less fire-prone areas, fire events are too scarce to occur each year within a given pixel. Consequently we applied a smoothing procedure to prevent too high spatial heterogeneity in fire regime attributes (Boulanger et al 2012). The latter were first computed by accounting for fire records within moving windows of 5 km radius. Fire attributes were then smoothed by an inverse distance weighting function using a larger moving window (30 km). In this way we focused on the deterministic part of the regional fire regime by reducing the stochasticity inherent in the fire process and in local-scale factors such as urbanization or micro-topography.

Bioclimatic indices include annual statistics of daily mean temperatures and daily precipitation. Fire danger was assessed using the components of the Canadian Fire Weather Index System, which rate the initiation, spread and control of forest fires (Wotton 2009). Calculations of the Fire Weather Index (FWI) and of its drought components (Fine fuel Moisture Code FPMC, Duff Moisture Code DMC and the Drought Code DC) were carried

out from daily mid-day parameters of temperature, relative humidity, wind speed and daily rainfall (Van Wagner 1987), using the equations given by Van Wagner and Pickett (1985). It has recently been noted that using conditions at noon (12h GMT) instead of daily means achieves more reliable estimates of mean and extreme conditions of fire danger (Herrera et al 2013). Long-term mean values of both bioclimatic and fire danger indices (hereafter referred to as ‘climate indices’) – from monthly, seasonal and yearly averages to annual extreme values (70th and 95th percentiles) – were computed at an 8 × 8 km resolution over the period 1960-2009 (the ‘reference period’).

Climate indices were then interpolated to 1 × 1 km resolution with the help of regional statistical modelling using lapse rates (Schumacher and Bugmann 2006; Zimmermann and Kienast 2009; Wang et al 2012). Specifically, regionalized linear regressions were employed to model, *per* homogeneous climatic zone ('symposium', Vidal et al 2010), the relationships between long-term mean values of climate indices ('reference' period) and elevation (Safran data, 8 km resolution). Regression intercepts and lapse rates were spatially interpolated between ‘symposiums’ using an inverse distance weighting function with a buffer of 30 km. We constrained the interpolation from well fitted vertical gradients of climatic indices, i.e. for a determination coefficient threshold of 0.7. We used a 0.5 × 0.5 km Digital Elevation Model (DEM) supplied by the National Geographic Institute to construct fine-scale climatic maps from spatially interpolated regression intercepts and lapse rates. Finally using an ‘anomaly approach’ (Zimmermann et al 2013), we applied the anomalies – computed at 8 km resolution between the ‘reference’ period and shorter ones (monthly to annual scale) – to the fine-scale maps, after interpolating anomalies by inverse distance weighting. Downscaled values were then aggregated to the 2 km-resolution fire grid.

Temporal trends were quantified by the correlation coefficient of a modified Mann-Kendall trend test (Hamed and Ramachandra Rao 1998). With respect to the annual distribution of fire occurrence (Online Resource Fig. S1), fire spatiotemporal patterns were separately mapped for the two peaks of the fire season: winter-spring (December to May) and summer-autumn (June to November). Among all the variables used to partition south-eastern France into pyroclimatic regions, the most discriminating ones are presented in Table 1, i.e. those that presented significant differences ($p < 0.05$) amongst pyroclimates. To limit autocorrelation between seasonal and annual values of a given variable we normalized seasonal variables into annual ratio:

$$Y'_{si} = Y_{si}/Y_{yi} . \quad (1)$$

Where the value of the variable Y for the season s at the cell i was normalized by its annual value Y_{yi} .

Pyroclimatic regions

Partitioning the pyroclimate space of south-eastern France into areas with regional affinities was achieved by ordination and cluster analyses without the explicit use of spatial constraints (i.e. spatial coordinates). Specifically, we first independently synthesized each of the four dimensions of the pyroclimate space (fire, climate and their temporal trends) from Principal Component Analysis (PCA) using a backward selection procedure. Backward selection was applied to remove the variables that contributed least when the three first orthogonal components of the PCA did not account for 80% of the variation for a given dimension. In this way, the variability of fire regime, climate and their temporal trends was described by only 10 ‘super-variables’ (two or three principal components *per* dimension) which explain most of the pyroclimatic variability. Secondly, we performed hierarchical agglomerative clustering (HAC) on the ‘super-variables’ based on a Euclidean distance matrix and the Ward criterion (Ward 1963). An independent k-means clustering with Monte Carlo simulations (Makarenkov and Legendre 2001) was first carried out in order to obtain statistically optimal numbers of groups. Specifically we applied the Calinski-Harabasz criterion (Caliński and Harabasz 1974) using the ‘cascadeKM’ function of the R package ‘vegan’ (Oksanen et al 2013). Because using this decision tool resulted in dual spatial partitioning from supra-regional trends and inside variability of pyroclimates, only the broader classification is detailed here for simplicity; indeed, it captures most of the information.

Discrimination of pyroclimates based on fire and climate gradients was analysed using a bootstrap resampling procedure. Specifically, for each variable we ran 1000 random samplings of observations *per* pyroclimatic region (70 % of pixels) and we tested the deviation between their arithmetic mean and the mean value for the study area. The significance of alternatives to the null hypothesis (i.e. upper or lower mean value of the i^{th} pyroclimate compared to that expected by chance on the k^{th} variable) was computed using the number of times a positive or negative deviation (respectively) was observed.

Relationships between inter-annual variation in fire parameters and extreme fire weather (FWI 95th percentile) were assessed *per* pyroclimate from cross-correlation analyses (Venables and Ripley 2002). Cross correlations were computed on detrended time series using LOESS fitting (Cleveland et al 1990), i.e. after removing potential effects of climatic-independent fire drivers (Turco et al 2014). All analyses and calculations were performed in

the R environment (R Core Team 2013), with the help of the ‘fume’ package for FWI calculations and trend tests (Santander Meteorology Group 2012).

Results

Pyroclimates

Partitioning analyses indicated that spatiotemporal patterns of fire regime, fire weather and climate divided south-eastern France into three main pyroclimatic regions with 10 sub-regions (Fig. 1). These regions have contrasting combinations of climate and fires, from high fire-prone maritime mountains (PCr-1: Corsica sPC-1 and maritime Alps sPC-2) to moderate fire-prone Mediterranean plains and foothills (PCr-2: Provence sPC-3, Ardèche plateau sPC-4, Rhône valley sPC-5-6 and western Mediterranean coast sPC-7) and low fire-prone temperate mountains (PCr-3: eastern Pyrenees, Cévennes and southern Alps, sPC-8 to 10). Analyses of pyroclimate distribution along the most discriminating spatiotemporal gradients of climate and fire are reported hereafter and in Table 1.

Mean seasonal patterns of fire density and burned area for the period 1973-2009 exhibit large spatial gradients in fire activity (Fig. 2a-d). Fire activity is stronger in the most thermophilic ecosystems, i.e. around the Mediterranean coast, with the exception of wetlands (Rhône delta, central coast) and largely urbanised and cultivated areas (plains of the western coast). We also found high fire-prone areas in north-western elevated inland areas (Ardèche plateau, sPC-4, Fig. 1). In winter-spring, burned areas were the most extensive in elevated areas (Eastern Pyrenees, Ardèche plateau and Maritime Alps from west to east, Fig. 2c) in contrast to the situation in summer-autumn (Fig. 2d). These general trends are partly corroborated by spatial patterns of fire danger and fuel dryness indices from the Canadian Fire Weather Index System (Fig. 3a-d). Indeed, high annual extreme values are found close to the sea for FWI and are associated with indices that estimate the moisture of moderate and deep organic layers (DMC and DC respectively) (Fig. 3b-c). Contrastingly, low levels of moisture for fine dead and cured surface fuels (FFMC) occurred further inland (Fig. 3a).

Consequently, burned areas and fire season length were higher in PCr-1 ($p < 0.05$) whereas PCr-3 has the lowest averages of both fire density, size and season length ($p < 0.05$), and PCr-2 an intermediate fire activity (Table 1). The least fire-prone pyroclimate PCr-3 is also the moistest and the coldest ($p < 0.05$) with the lowest fire danger and the greatest, in terms of annual proportion, spring and summer rainfall ($p < 0.05$) (Table 1). In contrast, the most fire-prone pyroclimate PCr-1 has the lowest annual ratio of spring and summer rainfall ($p < 0.05$, Table 1).

Spatiotemporal heterogeneity

Mann-Kendall trend tests indicated strong spatial heterogeneities in the temporal dynamic of these features (Fig. 2e-h, Fig. 3e-h). Surprisingly, fire activity has not changed in recent decades or has strongly decreased in the most fire-prone regions and increased within the less fire-prone mountains (Fig. 2e-h). In particular, PCr-2 has experienced the greatest decrease in fire density and burned area ($p < 0.05$) with significant trends in almost all seasons ($p < 0.05$ except for density of spring fires, Table 1). In contrast, PCr-1 has experienced the highest increase in fire density with significant trends in winter and spring (Table 1, Fig. 2e) while fire density and burned area have both decreased in summer (Table 1, Fig. 2f, h). On average, fire activity has not changed in recent decades in the less fire-prone pyroclimate PCr-3 ($p > 0.05$, Table 1) despite the fact that some areas have experienced a significant increase in fire density (Fig. 2e, f), especially in winter, spring and summer in the sub-region sPC-9 (Fig. 1 ; $\tau = 0.41, 0.20$ and 0.32 respectively, $p < 0.05$).

On the other hand, fire danger has greatly increased during the past four decades within all pyroclimates (Table 1, Fig. 3h, Fig. 4) and especially where the 1973-2009 average values range from low to moderate levels (Fig. 3d). We note that increasing trends in underlying dryness conditions were more likely for the fast-reacting FFMC and DMC (Fig. 3e, f) than for DC (Fig. 3g). In summary, PCr-1 has experienced the greatest increase in fire danger ($p < 0.05$), although both the spring temperature, 95th percentile of FFMC and FWI, and spring and summer FWI have also significantly increased within the other two pyroclimates (Table 1).

Fire *versus* climate change

Trajectories over the 1973-2009 period for mean annual fire density and burned area *versus* the FWI 95th percentile suggest two interesting points (Fig. 4). First, cross-correlation analyses on detrended time series indicated moderate to strong relationships between inter-annual variability of fire activity and the 95th percentile of FWI. Second, temporal trends in fire activity and climatic fire danger have recently diverged in the most fire-prone pyroclimates. In PCr-1, annual fire density has followed the trend of climatic fire danger before fire density begins to fall since the early 1990's (Fig. 4a) and since the early 1980's for burned area (Fig. 4d). These trends were also found in PCr-2 with a shift between FWI and fire trends since the early 2000s (Fig. 4b, c). Despite the fact that burned area trends were not significant within low fire-prone mountains (PCr-3, Table 1), annual burned area has increased during the two last decades in the same way as annual extreme FWI (Fig. 4e).

Discussion

Spatiotemporal scales and pyroclimatic classification

The pyrogeography concept implies that fire activity can be predicted from climatic spatial gradients at global (Krawchuk et al 2009; Moritz et al 2012) to supra-regional scales (i.e. the Mediterranean biome, Batllori et al 2013). These studies are based on satellite-derived fire statistics that focus their analyses on short temporal windows (e.g. one decade) and thus do not account for temporal variability of fire and climate. In contrast, our study analysed the spatiotemporal trends of several components of fire regime and climate at high spatial resolution over the four past decades. We found a high variability in these features across the rather small area of SE France. Our findings also emphasized that fire-climate relationships change over space and time.

Our pyroclimatic classification revealed contrasting geographic units that correspond to biogeographic units. The most fire prone areas correspond to two Mediterranean pyroclimates with high summer fire activity and dry summers: the maritime mountains with a productive climate (PCr-1) and the thermophilic hills and plains (PCr-2). A third pyroclimate (PCr-3) comprises temperate mountains which are less fire-prone and where fires occurred both in winter and summer (Table 1, Online Resource Fig. S1). Fire regime zonation has recently been emphasized because it has strong implications for fire protection agencies, sustainable forest management and conservation planning (Boulanger et al 2012). The authors of that study suggested that taking into account the temporal variability in fire activity (as we did) should provide a better representation of fire zones by refining homogeneity in both time and space. Therefore, our classification offers a new perspective on fire management and policy by delineating homogeneous zones in terms of fire danger, seasonal fire activity and recent temporal trends of both. This provides a first step towards an optimization of fire management in SE France through adaptive regional strategies for fire prevention, fuel management and fire-fighting. Moreover, as fire and climate are rapidly changing in south-eastern France (Fig. 2-4), our current pyroclimatic classification is well suited for detecting changes in the future by providing a reference map of recent fire-climate features.

Fire and climate changes

We found that extreme conditions in fire weather (fire danger indices) have greatly increased in south-eastern France over the past four decades as has already been reported in the

Mediterranean Basin (Piñol et al 1998; Moriondo et al 2006; Bedia et al 2013). Strong variations in fast-reaction moisture indices (FFMC, DMC) and weak variations in long-reaction DC suggest that there have been more frequent or intense droughts but of moderate duration. As suggested by calibration studies in the Mediterranean Basin, these changes in drought indices could be translated into a decreasing trend in the moisture associated with litter and cured herbaceous fuels (Aguado et al 2007) with, however, no clear potential changes in live woody fuel moisture (Pellizzaro et al 2007). Nonetheless, this implies that the flammability of ecosystems in south-eastern France has probably increased in these recent decades. This may have been associated with an increase in fire intensity, a fire regime component that we have not taken into account.

The increase in fire activity has been correlated to a rise in spring temperatures in the south-western United States (Westerling et al 2006) and to increases in annual or summer temperatures in other Mediterranean areas (Piñol et al 1998; Pausas 2004). In the heavily anthropized landscapes of south-eastern France, changes in fire regime appear more heterogeneous despite a highly significant warming, in particular in spring. Indeed, we found that fire density and burned area have increased in some regions and decreased in others, with season-specific trends. Significant increases in fire density and burned area correspond to either less fire-prone seasons (winter, spring and autumn in PCr-1) or less fire-prone areas (increase in burned area within PCr-3). In contrast, regions with historically high fire activity (PCr-1, PCr-2) have experienced a significant decrease in fire activity in summer although fire danger has increased during all seasons. These results mirror recent findings in north-eastern Spain (Catalonia) where summer fire activity has also decreased (Turco et al 2014), but they seem to differ somewhat from those reported in other Mediterranean areas (Pausas 2004; Pausas and Fernández-Muñoz 2012). This may stem from human-driven changes in fire regimes through enhanced fire suppression strategies (Mouillot and Field 2005; Brotons et al 2013) or land use changes (Mouillot et al 2003).

Fire-climate tipping points

Cross-correlation analyses indicated clear relationships between inter-annual variation in fire activity and the Canadian FWI (95th percentile). The predictive ability of FWI has already been demonstrated in south-eastern France for the last decade (Bedia et al 2013) as well as in other Mediterranean areas (Carvalho et al 2008; Dimitrakopoulos et al 2011; Venäläinen et al 2014). In the light of climate projections (Bedia et al 2013), fire activity is likely to increase in the future in south-eastern France. Nevertheless, we have found that fire activity trends

have diverged from fire danger trajectories and there is evidence of tipping points for some regions. Specifically, asynchronous sudden drops in fire density and burned area have occurred in the most-fire prone pyroclimates (PCr-1 and PCr-2) within the period 1980-2000. On the other hand, the less fire prone pyroclimate (PCr-3) did not show evidence of fire-climate disruption over the period 1973-2009. Recent fire regime shifts have also been reported in the Western Mediterranean Basin where, in contrast, the annual burned area has increased since the early 1970s (Pausas and Fernández-Muñoz 2012). All these results seem to illustrate that fire drivers differ among pyroclimates and that their strength changes with time. For instance, we found that winter-spring burned areas were most extensive in several mountainous areas despite low fire danger. This fire-climate ‘anomaly’ could be related to the regional persistence of burning practices for agro-pastoral purposes (Métailié 2006). At the same time, the increase in fire density and burned area in less fire-prone mountains may have been the result, rather paradoxically, of an increase in fuel load following land abandonment (Chauchard et al 2007). In contrast, the recent reduction in summer fires over historically burned regions could have been the result of recent increased efficiency in fire suppression policies (Mouillot and Field 2005). Otherwise the observed tipping points in fire-climate relationships may be simply related to recent shifts in the way climate drives fires, as for instance through fuel limitation processes induced by drier conditions (Batllori et al 2013). These findings emphasize the fact that predictions about future fires based on climatic fire danger should be made with caution within the human-shaped landscapes of Euro-Mediterranean areas.

Conclusions

We have demonstrated that south-eastern France has experienced in recent decades a high regional variability with respect to changes in climate, fires and underlying environmental drivers. The original pyroclimatic classification that we have developed in this study offers new regional perspectives on fire management and policy because areas with similar climate and fire regime and similar evolution would benefit from specific management. In addition, our work provides a suitable framework to test how anthropogenic factors have recently altered fire-climate relationships. Thus, future studies are needed to test how different environmental drivers lead to fire regime shifts, allowing us to enhance our ability to predict how fire activity will evolve in response to global changes.

Acknowledgements

Financial support was provided by the FUME Project under the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) and by grants from the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA) to TF. The authors acknowledge the national meteorological agency Météo-France and Jean-Philippe Vidal for providing climate data. We also thank Christophe Bouillon for help in formatting the fire database.

References

- Aguado I, Chuvieco E, Borén R, Nieto H (2007) Estimation of dead fuel moisture content from meteorological data in Mediterranean areas. Applications in fire danger assessment. *Int J Wildland Fire* 16:390–397.
- Archibald S, Staver AC, Levin SA (2012) Evolution of human-driven fire regimes in Africa. *Proc Natl Acad Sci* 109:847–852. doi: 10.1073/pnas.1118648109
- Batllori E, Parisien M-A, Krawchuk MA, Moritz MA (2013) Climate change-induced shifts in fire for Mediterranean ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 22:1118–1129. doi: 10.1111/geb.12065
- Bedia J, Herrera S, Camia A, et al (2013) Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Clim Change* 1–15. doi: 10.1007/s10584-013-1005-z
- Biondi F, Jamieson LP, Strachan S, Sibold J (2011) Dendroecological testing of the pyroclimatic hypothesis in the central Great Basin, Nevada, USA. *Ecosphere* 2:art5.
- Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20:387–394.
- Boulanger Y, Gauthier S, Burton PJ, Vaillancourt M-A (2012) An alternative fire regime zonation for Canada. *Int J Wildland Fire* 21:1052–1064.
- Bowman DMJS, Balch J, Artaxo P, et al (2011) The human dimension of fire regimes on Earth. *J Biogeogr* 38:2223–2236. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x
- Bradstock RA (2010) A biogeographic model of fire regimes in Australia: current and future implications. *Glob Ecol Biogeogr* 19:145–158. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00512.x
- Brotons L, Aquilué N, de Cáceres M, et al (2013) How Fire History, Fire Suppression Practices and Climate Change Affect Wildfire Regimes in Mediterranean Landscapes. *PLoS ONE* 8:e62392. doi: 10.1371/journal.pone.0062392

- Caliński T, Harabasz J (1974) A dendrite method for cluster analysis. *Commun Stat* 3:1–27. doi: 10.1080/03610927408827101
- Carvalho A, Flannigan MD, Logan K, et al (2008) Fire activity in Portugal and its relationship to weather and the Canadian Fire Weather Index System. *Int J Wildland Fire* 17:328–338.
- Chauchard S, Carcaillet C, Guibal F (2007) Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems* 10:936–948.
- Cleveland RB, Cleveland WS, McRae JE, Terpenning I (1990) STL: A seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *J Off Stat* 6:3–73.
- Dimitrakopoulos AP, Bemmerzouk AM, Mitsopoulos ID (2011) Evaluation of the Canadian fire weather index system in an eastern Mediterranean environment. *Meteorol Appl* 18:83–93. doi: 10.1002/met.214
- Flannigan MD, Stocks BJ, Wotton BM (2000) Climate change and forest fires. *Sci Total Environ* 262:221–229.
- Ganteaume A, Camia A, Jappiot M, et al (2013) A review of the main driving factors of forest fire ignition over Europe. *Environ Manage* 51:651–662.
- Hamed KH, Ramachandra Rao A (1998) A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *J Hydrol* 204:182–196.
- Herrera S, Bedia J, Gutiérrez JM, et al (2013) On the projection of future fire danger conditions with various instantaneous/mean-daily data sources. *Clim Change* 118:827–840. doi: 10.1007/s10584-012-0667-2
- Krawchuk MA, Moritz MA, Parisien M-A, et al (2009) Global Pyrogeography: the Current and Future Distribution of Wildfire. *PLoS ONE* 4:e5102.
- Makarenkov V, Legendre P (2001) Optimal Variable Weighting for Ultrametric and Additive Trees and K-means Partitioning: Methods and Software. *J Classif* 18:245–271. doi: 10.1007/s00357-001-0018-x
- Marlon JR, Bartlein PJ, Carcaillet C, et al (2008) Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nat Geosci* 1:697–702.
- Métailié J-P (2006) Mountain landscape, pastoral management and traditional practices in the Northern Pyrenées (France). *Conserv Cult Landsc CAB Int* 108–124.
- Moriondo M, Good P, Durao R, et al (2006) Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Clim Res* 31:85–95.

- Moritz MA, Parisien M-A, Batllori E, et al (2012) Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* 3:art49.
- Mouillot F, Field CB (2005) Fire history and the global carbon budget: a 1°× 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Glob Change Biol* 11:398–420. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00920.x
- Mouillot F, Ratte J-P, Joffre R, et al (2003) Some determinants of the spatio-temporal fire cycle in a mediterranean landscape (Corsica, France). *Landsc Ecol* 18:665–674. doi: 10.1023/B:LAND.0000004182.22525.a9
- Murphy BP, Williamson GJ, Bowman DMJS (2011) Fire regimes: moving from a fuzzy concept to geographic entity. *New Phytol* 192:316–318. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03893.x
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2013) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pausas JG (2004) Changes in Fire and Climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Clim Change* 63:337–350. doi: 10.1023/B:CLIM.0000018508.94901.9c
- Pausas JG, Fernández-Muñoz S (2012) Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Clim Change* 110:215–226. doi: 10.1007/s10584-011-0060-6
- Pausas JG, Paula S (2012) Fuel shapes the fire–climate relationship: evidence from Mediterranean ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 21:1074–1082. doi: 10.1111/j.1466-8238.2012.00769.x
- Pellizzaro G, Cesaraccio C, Duce P, et al (2007) Relationships between seasonal patterns of live fuel moisture and meteorological drought indices for Mediterranean shrubland species. *Int J Wildland Fire* 16:232–241.
- Piñol J, Terradas J, Lloret F (1998) Climate Warming, Wildfire Hazard, and Wildfire Occurrence in Coastal Eastern Spain. *Clim Change* 38:345–357. doi: 10.1023/A:1005316632105
- Price C, Rind D (1994) Possible implications of global climate change on global lightning distributions and frequencies. *J Geophys Res Atmospheres* 99:10823–10831.
- Prométhée (2011) La banque de données sur les incendies de forêts en région Méditerranéenne en France. <http://www.promethee.com/>.

- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria
- Santander Meteorology Group (2012) fume: FUME package.
- Scholze M, Knorr W, Arnell NW, Prentice IC (2006) A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proc Natl Acad Sci* 103:13116–13120.
- Schumacher S, Bugmann H (2006) The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Glob Change Biol* 12:1435–1450.
- Turco M, Llasat M-C, Hardenberg J von, Provenzale A (2014) Climate change impacts on wildfires in a Mediterranean environment. *Clim Change* 1–12. doi: 10.1007/s10584-014-1183-3
- Van Wagner CE (1987) Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System. Forestry Technical Report 35, Canadian Forestry Service, Ottawa, Canada
- Van Wagner CE, Pickett TL (1985) Equations and FORTRAN program for the Canadian Forest Fire Weather Index System. Forestry Technical Report 33, Canadian Forestry Service, Ottawa, Canada
- Venables WN, Ripley BD (2002) Time Series Analysis. *Mod. Appl. Stat. S.* Springer New York, pp 387–418
- Venäläinen A, Korhonen N, Hyvärinen O, et al (2014) Temporal variations and change in forest fire danger in Europe for 1960–2012. *Nat Hazards Earth Syst Sci* 14:1477–1490. doi: 10.5194/nhess-14-1477-2014
- Vidal J, Martin E, Franchistéguy L, et al (2010) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *Int J Climatol* 30:1627–1644. doi: 10.1002/joc.2003
- Wang T, Hamann A, Spittlehouse DL, Murdock TQ (2012) ClimateWNA-high-resolution spatial climate data for western North America. *J Appl Meteorol Climatol* 51:16–29.
- Ward JH (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *J Am Stat Assoc* 58:236–244. doi: 10.1080/01621459.1963.10500845
- Westerling AL, Hidalgo HG, Cayan DR, Swetnam TW (2006) Warming and Earlier Spring Increase Western U.S. Forest Wildfire Activity. *Science* 313:940–943. doi: 10.1126/science.1128834

- Wotton BM (2009) Interpreting and using outputs from the Canadian Forest Fire Danger Rating System in research applications. *Environ Ecol Stat* 16:107–131. doi: 10.1007/s10651-007-0084-2
- Zimmermann NE, Gebetsroither E, Zuger J, et al (2013) Future Climate of the European Alps. *Manag. Strateg. Adapt Alp. Space For. Clim. Change Risks*
- Zimmermann NE, Kienast F (2009) Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *J Veg Sci* 10:469–482.

Table 1 Distribution of the three pyroclimates along seasonal and annual gradients of fire regime, climate and their temporal trends over the period 1973-2009. Variables presented here are those which best discriminated pyroclimates in the partition analyses or which showed the strongest temporal trends. For each of these gradients, average positions of pyroclimates were analysed by testing deviation from the overall mean (bootstrap resampling procedure, see Methods section): blue (lower than average, $p < 0.01$), light blue (lower than average, $p < 0.05$), orange (higher than average, $p < 0.05$), red (higher than average, $p < 0.01$), no colour ($p > 0.05$). Pyroclimate mean values for fire and climate parameters are indicated. Trend values are the correlation coefficients (τ) of the modified Mann-Kendall trend test with significant trends in bold ($p < 0.05$)

Dataset	variable	Unit	PYROCLIMATES		
			PCr-1	PCr-2	PCr-3
FIRE REGIME	fire density	$y^{-1} \cdot km^{-2}$	0.073	0.035	0.008
	fire size [†]	ha. $y^{-1} \cdot km^{-2}$	0.67	0.30	0.07
	fire season length	Days	87	67	14
	winter fire size [†]	annual ratio	0.19	0.10	0.30
	spring fire size [†]		0.05	0.11	0.18
	summer fire size [†]		0.69	0.73	0.45
FIRE TRENDS	τ winter fire density	no unit	0.27	-0.26	0.16
	τ spring fire density		0.36	-0.21	-0.01
	τ summer fire density		-0.20	-0.35	0.06
	τ autumn fire density		0.19	-0.29	-0.08
	τ winter fire size [†]		-0.18	-0.41	-0.15
	τ spring fire size [†]		-0.14	-0.27	-0.23
	τ summer fire size [†]		-0.33	-0.23	-0.16
	τ autumn fire size [†]		-0.13	-0.33	-0.14
CLIMATE	driest month precipitation	Mm	9.1	10.2	16.3
	hotter month temperature	°C	20.3	22.3	17.9
	winter precipitation	annual ratio	0.25	0.23	0.22
	spring precipitation		0.22	0.23	0.26
	summer precipitation		0.16	0.20	0.22
	autumn precipitation		0.37	0.34	0.30
	95 percentile FPMC	no unit	89.0	91.2	90.1
	95 percentile DMC		91.8	109.6	61.9
	95 percentile DC		547.5	578.0	388.0
	95 percentile FWI		25.0	37.5	22.4
CLIMATE TRENDS	τ spring temperature	no unit	0.63	0.66	0.62
	τ summer temperature		0.26	0.22	0.14
	τ winter precipitation		-0.29	-0.24	-0.16
	τ 95 percentile FPMC		0.73	0.61	0.57
	τ 95 percentile DMC		0.48	0.30	0.20
	τ 95 percentile DC		0.33	0.20	0.20
	τ 95 percentile FWI		0.71	0.29	0.40
	τ spring FWI		0.57	0.24	0.40
	τ summer FWI		0.56	0.28	0.30

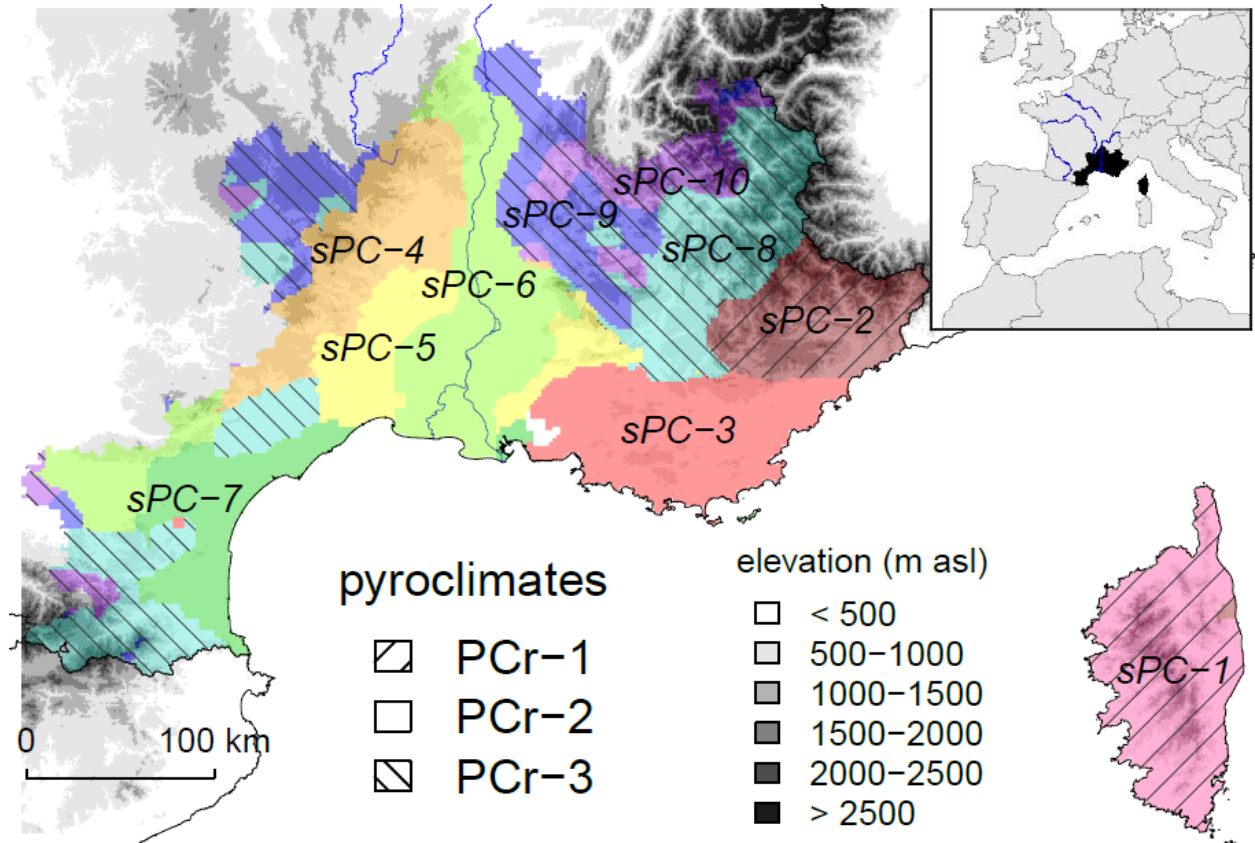


Fig. 1 Pyroclimates of south-eastern France. Pyroclimatic regions (PCr) were subdivided into 10 sub-pyroclimates (sPC). Sub-pyroclimates were represented by different colours. See Method section for details of pyroclimate partitioning, and Table 1 for pyroclimate attributes

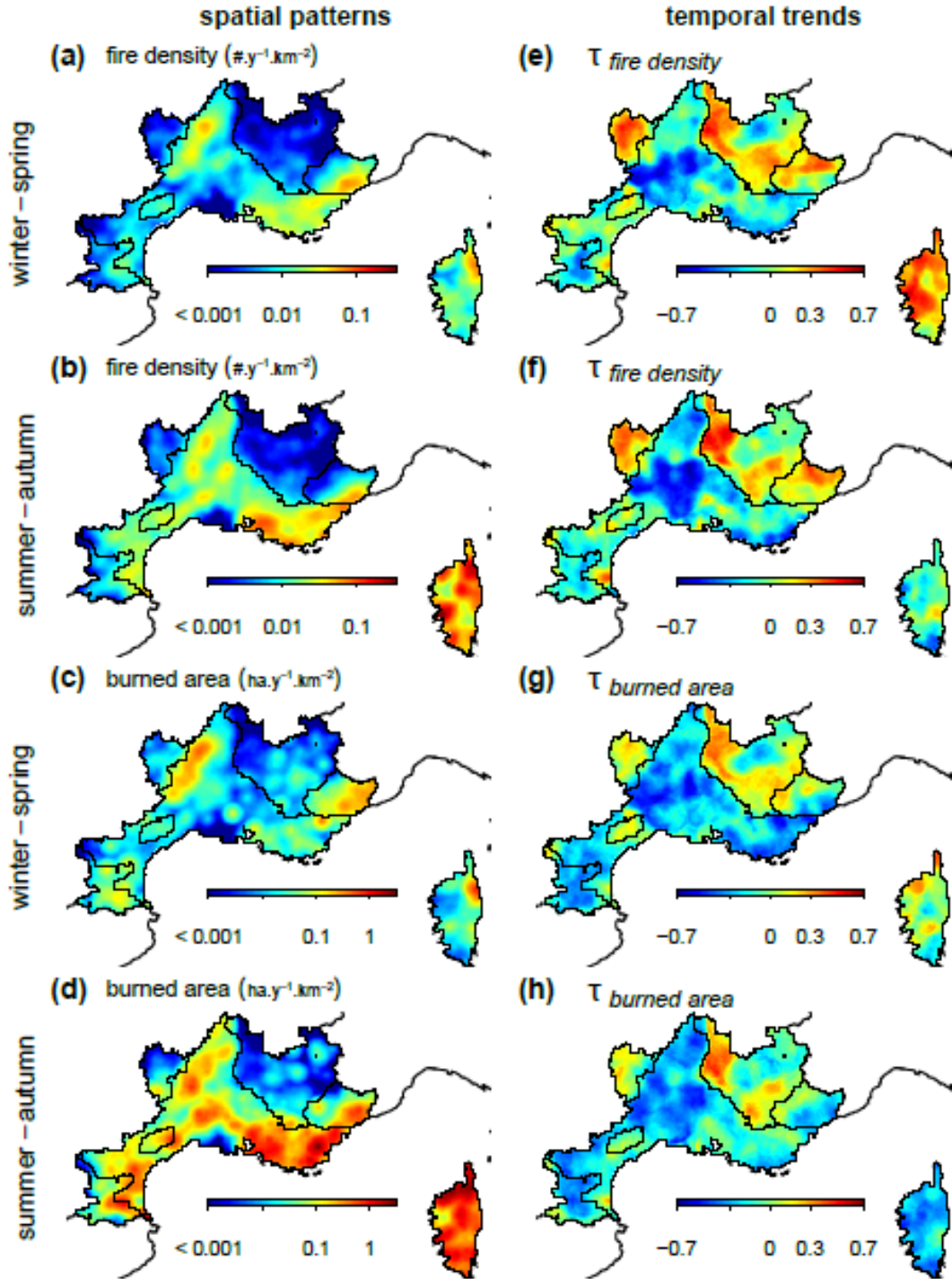


Fig. 2 Spatiotemporal trends (1973-2009) across pyroclimates for seasonal fire density (top) and burned area (bottom). The fire metrics distribution was smoothed by an inverse distance weighting function over a 30 km moving window (log-scale, a-d). Here, burned area represents the cumulative size of fires which ignited in a given square kilometre per year. Temporal trends (e-h) are mapped by computing, for each pixel, the correlation coefficient (τ) of the Mann-Kendall modified trend test

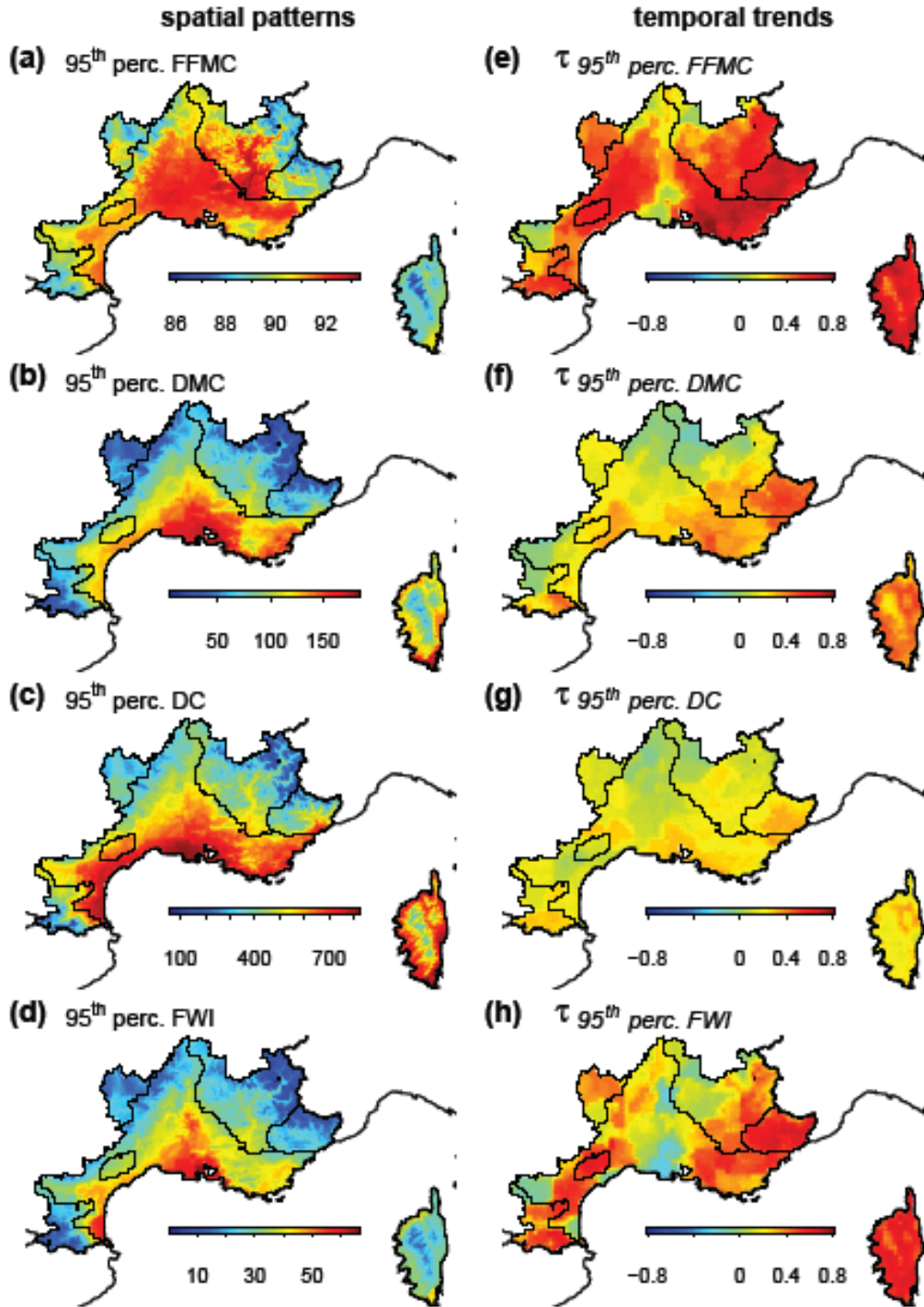


Fig. 3 Spatiotemporal trends (1973-2009) across pyroclimates for annual extreme conditions in dryness and fire danger (Canadian Fire Weather Index System). Annual extreme values (95th percentile) over the period 1973-2009 of drought indices (a-c) and fire weather index (d) were averaged *per pixel*. Their temporal trends (e-h) were mapped by computing, *per pixel*, the correlation coefficient (τ) of the Mann-Kendall modified trend test. FFMC fine fuel moisture code, DMC duff moisture code, DC drought code, FWI fire weather index

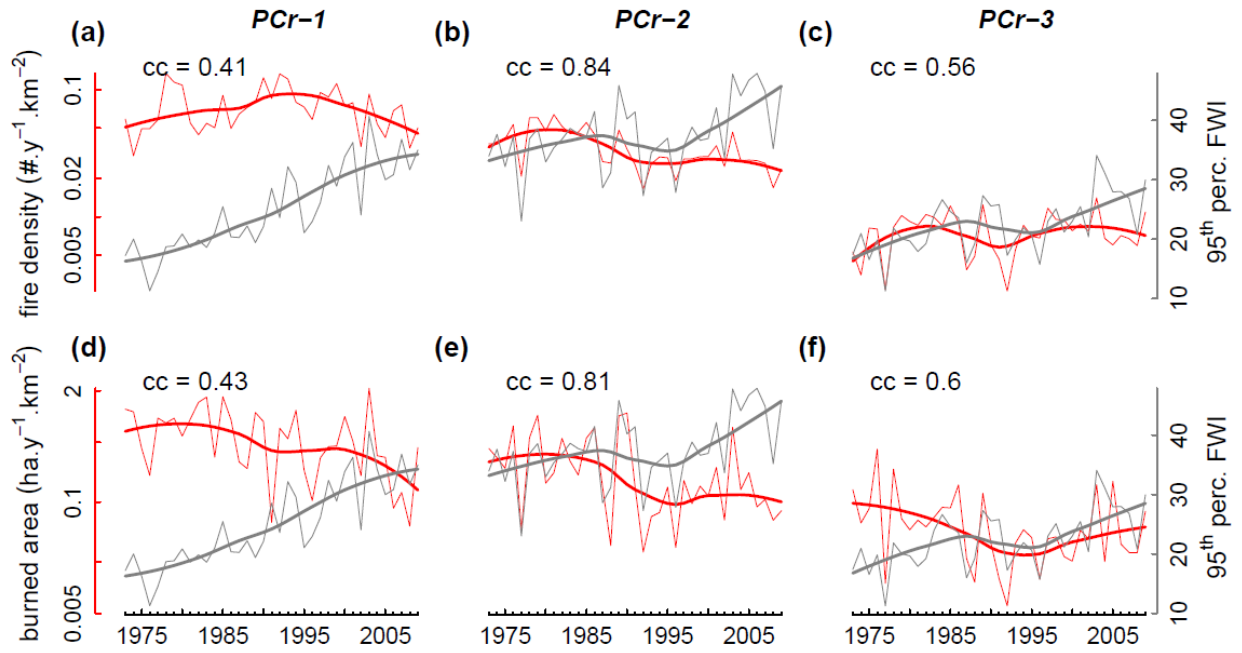


Fig. 4 Averaged temporal trends (1973-2009) in annual fire activity (log-transformed fire density and burned area, in red) and fire weather index (95th percentile, in gray) within the three pyroclimatic regions (PCr-1 to PCr-3). Cross correlations (cc) were computed for detrended time series using LOESS fitting (thick curves).

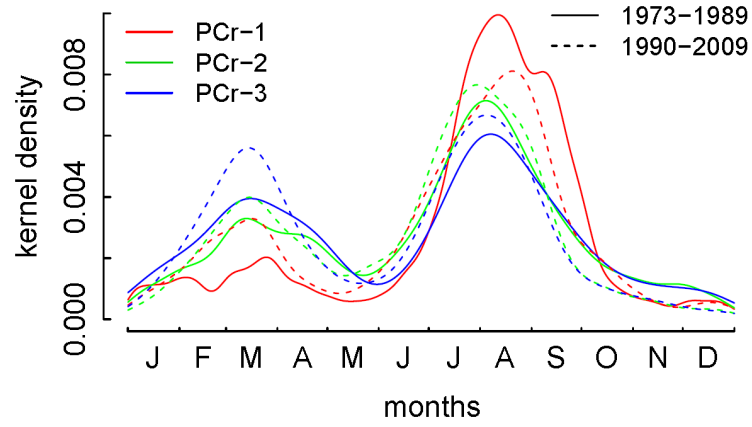


Fig. S1 Annual distribution of fire occurrence within the three pyroclimates of south-eastern France. Fire occurrence distribution was computed from kernel density estimates over the periods 1973-1989 and 1990-2009.

7.2. ANNEXE 2 :

Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability of Alpine forests

Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability syndrome of Alpine forests

Thibaut Fréjaville^{1,2*}, Thomas Curt¹, Christopher Carcaillet^{2,3}

1 - IRSTEA, Ecosystèmes Méditerranéens et risques, F-13182 Aix-en-Provence, France ;

2 - École Pratique des Hautes Études, F-75014 Paris, France

3 - LEHNA (UMR5023, CNRS), Université Lyon 1, F-69622 Villeurbanne, France

*Corresponding author: thibaut.frejaville@gmail.com

Abstract

Aim Biomass mediates the indirect influence of climate on fire. By now, little is known about the climatic determinants of its pyrogenic properties (except moisture) that govern the spread and intensity of fire. We aim to test how they vary across mountain forests and to disentangle the effects of climate, forest structure and community composition.

Location The western Alps.

Methods Fire spread and intensity were simulated under constant moisture and weather conditions (removing the direct effect of climate) for a wide range of fuel parameters measured in the litter, grass and shrub layers.

Results A co-inertia analysis defines four forest ecosystem types. The open forests are more flammable ('dry-subalpine' and 'open-Mediterranean') than the dense forests ('moist-montane' and 'close-Mediterranean'), especially those growing in dry autumns and cold springs areas. Tree cover drives the trade-off between the amount of necromass (litter) and biomass (grass and shrub) and thus the spread and intensity of fire. Otherwise, fire intensity increases with drier conditions (especially in autumn), promoting the shrub biomass and the accumulation and residence of necromass (higher litterfall and lower decomposition). Surprisingly, warm conditions in winter and spring are associated with low flammable communities. Indeed the amount of litter and grass, the surface-to-volume ratio of leaves and the shrub bulk density all decrease inversely to the temperature gradients.

Main conclusions The interrelationships between climatic conditions, tree canopy and woody species abundance govern the flammability syndrome of mountain forest ecosystems. Our findings suggest that the ongoing climate changes may likely alter their flammability by promoting short-term variations in the amount of flammable biomass and long-term changes in composition-driven flammability traits. We add further evidence that tree cover strongly

constrains fire by driving the amount and type of surface fuels, emphasizing also the strong influence of past land-use changes on current flammability patterns.

Key-words: fire intensity, flammability traits, Flammap model, mountain forest fuel, pyrogeography, redundancy analysis

INTRODUCTION

Climate is the main driver of fire, controlling both the resources (biomass) and conditions (moisture, weather) to burn (Krawchuk et al., 2009). These vectors represent respectively the indirect ("bottom-up") and direct ("top-down") influence of climate. In some parts of the world, fires are constrained more strongly by the amount and distribution of biomass than the occurrence of dry conditions (Krawchuk & Moritz, 2011). Specifically, the sensitivity of fire to weather conditions is biomass dependent (Pausas & Paula, 2012). However, for example, precipitation may influence in the same time the growth of biomass, the fuel moisture and the fire weather. Consequently, disentangling how climate acts on the overall community flammability is a challenging task (Parisien & Moritz, 2009). Yet, understanding how climate mediates its indirect influence on fire, or more generally, identifying the environmental drivers of the distribution of plant flammability traits is critical to predict ecosystem responses to global changes (Lavorel & Garnier, 2002).

Plant flammability is an important driver of fire with a fundamental role in terrestrial ecosystems (Bond & Keeley, 2005). Plant flammability is related to numerous morphological traits of plants, including canopy architecture, fine fuel biomass and surface area-to-volume ratio (Bowman et al., 2014a). Flammability traits differ between plants (Papió & Trabaud, 1991; Behm et al., 2004; Fréjaville et al., 2013) and affect the spread and intensity of fires (Santana et al., 2011; Schwilk & Caprio, 2011). Consequently, some plant communities are more likely to burn than others (Bond & Van Wilgen, 1996). Changes in flammability with the composition of plant communities substantially modify fire regimes (Engber & Varner, 2012) and, reciprocally, fire regime alters the community flammability (Curt et al., 2011; Ganteaume et al., 2011). The role of strong contrasts of vegetation flammability in determining past and future fire activity has recently been emphasized (Girardin et al., 2013; Paritsis et al., 2013). Such differences in flammability reflect the combined effects of the set of traits carried by living and dead plant material of the constituent species. This flammability syndrome is therefore determined by vegetation intrinsic properties, endogenous to the plant community, that determine the spread and intensity of fire under given moisture and weather

conditions. Therefore, we can expect that the variability in this syndrome vary biogeographically and should rely to environmental conditions shaping plant community. Because wildfire propagates through vegetation made up of multiple species, the plant community appears as the most appropriate unit of flammability analysis (Bowman et al., 2014a). At the community level, flammability should be assessed by physical characteristics of the fire behavior, i.e., the rate of fire spread and the intensity (Anderson, 1970; Gill & Zylstra, 2005), that enable scaling up, comparison and linkage with fire behavior models (Fernandes & Cruz, 2012). We used a numerical simulation approach to test whether changes in forest flammability are driven by the spatial variation of environmental conditions along several elevation gradients in the Alps. Specifically we removed the effects of fuel moisture, weather and topography on surface fire behavior to focus on the indirect effects of climate on the flammability syndrome of plant communities. Fire simulations were carried out on the basis of Rothermel's equations (1972) from a wide range of surface fuel parameters collected on the field. We aimed i) to define the forest ecosystem types of the western Alps, ii) to determine their flammability syndrome, and iii) to disentangle the effects of climate, forest structure and composition on their flammability and the underlying fuel structural traits. We hypothesize that climate drives most of the flammability syndrome of Alpine forests through (H1) the interplay with forest composition and structure (assembly rule), and (H2) by controlling the variability of fuel structural traits (ecological plasticity). Understanding the drivers of forest flammability will improve our ability to manage fire in mountains that recently experienced an increase in both weather severity and fire activity (Fréjaville & Curt, 2015).

METHODS

Ecological and flammability determinants of Alpine forests were analyzed by a set of parameters belonging to three environmental components: forest composition (FC), forest structure (FS) and climate (CL).

Data sources

Vegetation properties were obtained from the 2005-2011 annual campaigns of the French national forest inventory (*Inventaire forestier national*, hereafter IFN). The IFN comprises a network of plots established on a grid of c. 500×500 m. We excluded plots if any evidence of recent (<5 years) natural or human disturbances such as logging, fire or wind-throw was recorded. Further, we removed plots below 700 m a.s.l. and those from valley floor to focus

on mountain forests situated on slopes. Totally, parameters of forest structure and abundance of woody species were analyzed from 2609 plots evenly distributed across the French Alps.

The forest composition (FC) is described by the relative abundance of shrub and tree species and of plant functional types, i.e., based on needleleaf vs broadleaf, deciduous vs evergreen, trees vs shrubs. Prior to analyses, abundance data was transformed from Braun-Blanquet scores (phytosociological abundance) to median values of cover classes. By this way we ensured compatibility with Euclidean-distance-based ordination methods (Podani, 2006).

The forest structure component (FS) is described by the canopy characteristics (tree cover, tree density, basal area and mean tree height) and by the horizontal cover of shrubs and herbs. Parameters of the climate component (CL) were obtained from downscaled data at a 1×1 km resolution using a regional regression procedure and a 500×500 m digital elevation model (Fréjaville & Curt, 2015). Specifically, we used long-term averages (1960-2009) of monthly precipitation, monthly temperatures and the annual degree-day sum over the growing season (above 5°C , GDD_5). We also used long-term averages (annual mean, monthly mean and annual 95th percentile) of the drought indices of the Canadian fire weather index system (van Wagner, 1987): the fine fuel moisture code, the duff moisture code and the drought code (DC). Climate data computed over the latest five years (2005-2009) was preferentially used in analyzing the flammability syndrome drivers, better capturing climate-fuel relationships than longer series.

Classification of forest ecosystem types (FET)

A broad classification of mountain forest ecosystems of the French Alps was performed in order to ensure that the climate-flammability hypothesis was tested on uncut gradients of climate, forest structure and plant community composition within the western Alps. We selected few integrative parameters that described these gradients and that were expected to characterize the main dissimilarities between Alpine forests in terms of both ecological and flammability properties.

We carried out a co-inertia analysis (OMI, Dolédec et al., 2000) between the matrix of abundance of main woody species ($n=74$, see Appendix S1 in Supporting Information) and a principal component analysis performed on environmental conditions among long-term mean climate parameters (1960-2009) and structural attributes of forests. Among climatic gradients, only the most integrative ones were used: annual precipitation, precipitation of the driest month, temperature of the hottest month and GDD_5 .

From this ecosystem ordination we applied a K-means clustering with the Calinski-Harabasz criterion (Caliński & Harabasz, 1974) to separate IFN plots by FET. This criterion, similar to the F-statistic, allows to choose a set of the most compact groups (Legendre & Legendre, 2012). The geographical distribution of FET was then mapped by an inverse-distance-weighting interpolation between spatially projected IFN plots; where the belonging of each pixel (1×1 km resolution) to a given FET is given by the corresponding maximum frequency of interpolated FET values. Supplementary plots for fuel measurements were also projected into the OMI plane, and their FET attribution was based on the nearest IFN plot.

Fuel structural traits

Surface fuel parameters were measured in 96 supplementary plots across FET from standard procedures (e.g. Bessie & Johnson, 1995), by following methods of McRae (1979) and Brown et al. (1982) along an equilateral triangle with each side 20 m long (60 m total). Downed woody debris were measured by the line intersect technique (Van Wagner, 1968). Herb load and litter load (i.e. the superficial fraction of fuel particles $\phi < 6$ mm not yet decayed) were measured in quadrates evenly spaced along the sides of the triangle. Surface to volume ratio (SVr) was measured for litter and shrub leaves based on geometric dimensions of leaf middle cross-area (Hachmi et al., 2011). Values were averaged from five leaves randomly sampled by forest plot for each dominant species (absolute cover $>10\%$). Species composition and dimensions of shrubs (crown-base and -top heights) were measured every two meters along the 60 m transect (triangle sides) for all individuals (fuel ladders) that vertically intercepted the transect.

In the case of a multi-layered shrub stratum, considering all shrubs would distort the 'realism' of fire behavior simulations because if fire is unable to bridge gaps between strata, then the higher fuels are unavailable. Therefore, we developed a procedure to detect whether shrub individual heights follow a multi-modal distribution using kernel density functions (see Appendix S2). Fire simulations were conducted in each detected vertical arrangement of shrub layers. The belonging of each shrub layer to the fuel bed was assessed from the critical fire intensity criterion of Van Wagner (1977) and iterative fire behavior simulations (see Appendix S2). Shrub load was prior estimated from the fine fuel fraction (leaves and twigs $\phi < 6$ mm) and the crown volume of dominant species:

$$L_{Sx} = 0.25 \cdot \sum_{j=1}^S BD_j \cdot phyV_j \quad (1)$$

where L_{Sx} is the load of the shrub (multi-)layer x , BD_j the bulk density and $phyV_j$ the cubic-shape phyto-volume of the constituent dominant species j , and 0.25 a correction coefficient (see Appendix S2). Community-level values of SVr were computed by weighting the mean value of the constituent species j by its relative abundance R_j :

$$SVr = \sum_{j=1}^S SVr_j \cdot R_j / \sum_{j=1}^S R_j \quad (2)$$

In the case of shrub leaves, R_j is the relative phyto-volume of the j^{th} shrub species in the (multi-)layer, whereas in the case of tree litter leaves, R_j is the relative basal area of the j^{th} tree species in the community.

Flammability syndrome quantification

Anderson's definition (1970) of flammability encompasses three components describing the fuel ability to ignite (ignitability), the intensity of combustion (combustibility) and its sustainability. Fire line intensity (FLI in kilowatt *per* meter, kW.m⁻¹) reflects combustibility while the concept of ignitability is obvious in fire rate of spread, ROS, expressed in meter *per* minute, m.min⁻¹ (Gill & Zylstra, 2005), which idealized successive ignitions of fuel fragments from surrounding burning ones. The heat released *per* unit area, HPA, in kilojoule *per* square meter, kJ.m⁻², expresses both combustibility and sustainability because the amount of heat released depends on both intensity and duration of combustion.

The flammability syndrome of Alpine forests was quantified by the multivariate variation of ROS, FLI and HPA. Fire behavior was simulated on one virtual terrain (slope = 30%, wind blowing uphill) for different weather scenarios of dead fuel moisture and wind speed using the Flammap program (Finney, 2006). Canopy characteristics (tree cover, mean height) were used to take into account the biophysical buffering effect on surface wind speed or wind adjustment factor (Andrews, 2012). Live fuel moisture was set to 100%. Changes in dead fuel moisture and wind speed did not significantly change neither the relative differences in fire behavior between FET nor the relationships with environmental conditions (data not shown). Consequently, results relate to an intermediate severity scenario only for the sake of conciseness, i.e., under a 30 km.h⁻¹ wind speed and 7% dead fuel moisture content. Weather-constant simulations were performed independently for all fuel models (in one pixel each) built for each community. *In fine*, mean fire behavior values of selected fuel models (see Appendix S2) by the Van Wagner's criterion (1977), i.e. those that feed the fire front, were weighted by their relative cover in the community. In this way, we prevented an obvious

smoothing of the vertical heterogeneous arrangement of biomass by downscaling the spatial resolution of fire behavior simulations.

Variance partitioning

Variance partitioning by environmental components (climate, forest structure, forest composition) of the flammability syndrome and of the underlying fuel parameters was based on partial redundancy analysis (Peres-Neto et al., 2006). Significance (p -value) of testable fractions (all except 'interaction') were computed from Monte Carlo permutation tests (residuals under the 'full' model were permuted 10 000 times) (Legendre & Legendre, 2012). A forward selection of variables was prior applied on each environmental component (Blanchet et al., 2008) in the case of flammability syndrome (multivariate response); whereas we limited the three environmental components to the most parsimonious subset of ≤ 12 variables each, from stepwise model selection by the Akaike Information Criterion (AIC), in the case of fuel parameters (univariate response). Variance and p -values were averaged from 50 partial redundancy analyses with permutation tests, carried out on 70% of randomly selected sites (bootstrap procedure, see Cottenie, 2005).

From these redundancy analyses we also performed partial regressions to study to what extent and how one environmental factor drives changes in flammability and underlying fuel properties, i.e. by accounting for the influence of other drivers. Specifically the variance orthogonal to each studied variable was removed to exclude the independent effects of other variables before modeling partial relationship.

We also computed Pearson's correlation coefficients between climatic and fuel parameters. A fourth root transformation was previously applied on fuel parameters to achieve normality and variance homogeneity. All analyses and calculations were performed on R environment (R Core Team, 2013).

RESULTS

Forest ecosystem types (FET)

A co-inertia analysis on IFN plots indicated that the abundance distribution of woody species is clearly related to spatial gradients of forest structure and climate (83% of total inertia whose 64% explained by the first OMI axis, Fig. 1). A hierarchical clustering analysis discriminated four forest ecosystem types (Fig. 1 & 2). The 'dry-subalpine' type (FET-1) is characterized by tall open forests dominated by *Larix decidua*, *Pinus uncinata* or *P. cembra* over a high cover of grass and dwarf shrubs, mainly *Juniperus sibirica*, *Vaccinium* spp. and

Rhododendron ferrugineum. The ‘dry-subalpine’ type mostly occurs on the cold and relatively dry subalpine belt of the inner continental zone of the Alps (Table 1, Fig. 2). The ‘moist-montane’ type (FET-2) exhibits tall close forests dominated by *Abies alba*, *Picea abies* or *Fagus sylvatica*, and other broadleaved tree species that occur as surrogates. The ‘moist-montane’ type has poor understory due to high tree density, and covers the northern range with oceanic climatic influences characterized by abundant precipitation throughout the year. At lower elevations, two other types gather the lowland forests of *Quercus pubescens*, *Pinus nigra* or *P. sylvestris* that uncover the warm and dry southern range with Mediterranean influences, classically the supra-Mediterranean and the montane Mediterranean belts according to Ozenda (1975). The ‘open-Mediterranean’ type (FET-3) is characterized by open forests, moderate grass cover and high cover of small shrubs such as *Juniperus communis*, *Genista cinerea* and *Amelanchier ovalis*. The ‘close-Mediterranean’ type (FET-4) has higher tree cover including *Ostrya carpinifolia* or *Castanea sativa* with a more or less dense understory of tall shrubs such as *Buxus sempervirens* and *Acer* species (*A. campestre*, *A. opalus*, *A. monspessulanum*).

Flammability syndrome

Comparison of surface fuel parameters amongst FET indicated significant biogeographic contrasts (Table 1). Litter is the most important contributor to the fuel bed by accounting for the higher proportion to total fine fuel load (Fig. S1). However no significant differences in fine fuel load were detected between FET for litter, dead woody debris and thus total fuel (live and dead; $p > 0.05$, Table 1). In contrast, open FET (‘dry-subalpine’ and ‘open-Mediterranean’) show higher loads of herb ($p < 0.05$), whereas dense tall forests (‘moist-montane’) depict lower amount of live fine fuels, i.e. herb and shrub within the fuel bed ($p < 0.05$). Dwarf shrubs of ‘dry subalpine’ forests have a higher bulk density and tree litter leaves a higher SVr than other FETs ($p < 0.05$).

Considering the combined effect of these fuel structural traits, fire simulations indicated an elevated flammability for the open forests (‘dry-subalpine’ and ‘open-Mediterranean’) that exhibited the highest fire rate of spread (ROS), fireline intensity (FLI) and heat released per unit of area (HPA) for given fuel moistures and wind speed (Fig. 3). The ‘close Mediterranean’ FET-4 is characterized by an intermediate flammability syndrome with a lower mean ROS (Fig. 3a), but much more similar FLI and HPA values than open forest types (Fig. 3bc). The poor-understory forests (‘moist-montane’) are the less flammable.

Structure, composition and climate determinants of flammability

Boosted redundancy analysis indicated that composition, structure and climate parameters mostly explain the flammability variance within and between FET ($R^2_{\text{mean}} = 0.62$, $p_{\text{mean}} < 0.001$, Fig. 4). By accounting for forest structure and composition, climate parameters have low but significant pure effects ($R^2_{\text{mean}} = 0.04$, $p_{\text{mean}} = 0.05$). Overall the interaction between these three components explained the main part of flammability variance ($R^2_{\text{mean}} = 0.39$) compared to exclusive effects ($R^2_{\text{mean}} \leq 0.11$), significantly stronger for forest structure parameters ($p < 0.05$, Fig. 4).

Specifically, the variability in fine litter load or total fine fuel load was more related to climate parameters ($p < 0.01$, Table 2), whereas forest structure and composition drove the spatial variability in the load of live fine fuels (both herb and shrubs) and in the surface to volume ratio of leaves ($p < 0.05$, Table 2). Partial regressions indicated that FLI vary non-linearly with the tree cover ($p < 0.001$, Fig. 5a) that is the best structural determinant of flammability (see Appendix S3). Otherwise, partial regressions also revealed non-linear relationships between flammability and precipitation patterns (Fig. 5bc, see Appendix S3). Precisely, FLI decreased almost linearly with the amount of autumn precipitation ($p < 0.001$, Fig. 5b) and followed a humped relationship with the 95th percentile of the DC ($p < 0.001$, Fig. 5c). These climatic gradients exhibited similar relationships with total fine fuel load ($p < 0.001$, Fig. 6). Overall, we found significant correlations between fuel properties and seasonal climatic gradients (Table 3). For instance, higher load of fine litter were found in drier autumn and colder spring areas ($p < 0.01$, Table 3). Mean winter, spring and annual temperatures exhibit negative correlations with litter load, herb load, shrub bulk density and surface to volume ratio of leaves ($p < 0.05$, Table 3, see Appendix S3). As a consequence, more the winter, spring and annual temperatures are low, the highest the ROS ($p < 0.05$, Table 4). Overall, the potential flammability of Alpine forests increases significantly according to annual, summer and autumn drought gradients ($p < 0.05$, Table 4).

DISCUSSION

This study proposes the first framework to quantify and compare the intrinsic flammability properties of Alpine forests and to disentangle what climatic parameters and forest structural attributes drive their flammability syndrome. The following discussion first explains how the flammability syndrome of Alpine mountain forests is spatially controlled by the tree cover and precipitation patterns that favor the fine fuel load. Second, the discussion analyzes how

the variability of climate may alter mountain forest flammability by short-term direct effects *versus* those acting at a longer term with changes in plant community composition.

Flammability triggered by tree cover and precipitation patterns

Mountain forests exhibit a high spatial heterogeneity in climatic conditions and vegetation properties. This heterogeneity defined four broad forest ecosystem types (FET) that delineate the western Alps into biogeographic and bioclimatic affinities. Our classification separated the oceanic influence in the northern range, the continental influence in the inner range and the Mediterranean influence in the southern range. These three climatic areas follow broadly the classic biogeographic distinctions (Ozenda, 1985), which were not based on questioning on disturbances including fire, a process generally ignored. Classic ecosystem types were only based on plant composition and basic climate features (e.g. Körner et al., 2011), but not on forest structural parameters and elaborated climatic terms that are able to act on fire regimes. We found in the northern range the lowest flammable forests that are dense and tall, and dominated by spruce, fir or beech. The inner range contains the highly flammable forests that are open and tall dominated by larch, arolla pine or mountain pine. Because of winter snow conditions, the wide lateral spread of shrubs in these forests results in a highly packed biomass (Elzein et al., 2011) leading to potentially intense surface fires. The southern range is covered by low-stature forests of Scots pine, black pine or oaks, forming two distinct structures, first an open and highly flammable ecosystem and, second, a close and less ignitable one. As expected the spatial variability in environmental conditions across Alpine forests leads to different fuel properties and flammability syndromes between FET. This implies that under similar weather and fuel moisture conditions (as simulated here), fire intensity should greatly differ across Alpine forests. Interestingly, the most flammable forests are clustered in the open-forest types ‘dry-subalpine’ and ‘open-Mediterranean’. The structure and composition of these ecosystems likely mirror transient afforestation processes of abandoned pastures and eventually ploughed areas at low and high elevations (Tasser & Tappeiner, 2002; Chauchard et al., 2007). We can not ruled out that past land-use changes in European mountain forests might have governed current flammability patterns at the landscape scale (Zumbrunnen et al., 2012), notably due to the current low tree density and size resulting from selective logging or, trough modification of the fuel composition and load. Indeed, we know now that social activities were intense in forest during the 19th century modifying for instance the biomass through litter removal (Gimmi et al., 2008).

Forest structure was found to control the main part of flammability variance. Indeed, a highly significant relationship is observed between tree cover and flammability suggesting that this structural determinant of forests is able to capture most of fuel properties (Bradstock, 2010). However, we must keep in mind that tree cover is directly involved in fire behaviour simulations through the computation of the wind adjustment factor. Nonetheless, fire intensity increased with canopy closure until ca. 40% threshold of tree cover above which fire intensity decreased (Fig. 5a), a threshold that was already detected in relation to burned areas in southern Africa (Archibald et al., 2009). This was supported by a nonlinear response of grass productivity to tree cover that inflects around 35-40% cover (Scholes, 2003) in reaction to decreasing light intensity and increasing rainfall interception by deep litter layers (Anderson et al., 1969). In the western Alps, a trade-off between the amount of litter and surface fuels (herb and shrub) might optimize the fire intensity at an intermediate canopy cover (Fig. S2), i.e. for a high amount of grass and shrub fuels over a continuous litter bed. This supports observations in northern Australia tropical savanna, where tree cover decreased the probability of burning and the fire intensity by decreasing the availability of fine fuels (Trauernicht et al., 2012). This apparent link between fuel properties and fire intensity could partly explain the global relationship between tree cover and fire activity (Bowman et al., 2014b) in addition to the sheltering effect of canopy closure on microclimatic conditions (Ray et al., 2005; Hoffmann et al., 2012). Therefore we add further evidence that community flammability is controlled by the interplay of climate with canopy cover, fuel continuity and litter bed characteristics (Bowman et al., 2014a).

Flammability altered by short- and long-term processes

Otherwise, we found that precipitation patterns drive the variance of flammability syndrome whatever community structure (FS) and composition (FC). This highlights that climate largely drives the spatial variability in the pyrogenic properties of biomass. Indeed, the amount of fine litter is negatively correlated with autumn rainfall and spring temperatures. This supports the idea that climate controls the flammability syndrome of forest ecosystems by controlling the rates of litter decomposition and deposition. Indeed, at a global scale, litter decomposition rate was successfully related to actual evapotranspiration (Meentemeyer et al., 1982; Aerts, 1997) that increases with temperature and precipitation. Litter deposition rates in mountain conifer forests have been related to crown volume parameters and to species composition, both in the northern Rocky Mountains (Keane, 2008) and in the Alps (Blarquez et al., 2012). But Keane (2008) also found significant relationships with mean annual

temperature, positive for litterfall and negative for decomposition rate. These findings suggest that the great amount of litter within 'dry-subalpine' forests is primarily induced by low decomposition rates under dry autumns and cold springs. Drought may also temporarily increase litter fall from trees and shrubs (e.g. Ogaya & Penuelas, 2006). We found that forest flammability significantly increases along spatial gradients of annual dryness conditions, as in autumn and summer (Table 4). Consequently, the recent occurrence of drier conditions (Fig. S3) should increase community flammability by feedback due to higher litterfall and lower decomposition rates. This is of critical importance because surface fires fuelled by litter are predominant in Alpine ecosystems (Genries et al., 2009) like in similar mountain ecosystems in the American Rockies (Schoennagel et al., 2004).

At a global scale, the unimodal fire-productivity relationship (Pausas & Ribeiro, 2013) suggests that an increase in fire activity due to dryer conditions should be more pronounced in moist regions because flammable biomass will still abound (Batllori et al., 2013). In the Alps, droughts should promote an increase of fire risk due to a synergistic effect on the conditions (Zumbrunnen et al., 2009; Fréjaville & Curt, 2015) and resources (higher amount of fine fuels) to burn. However we also found a unimodal relationship with drought when considering the most extreme conditions during the year (95th percentile of DC). Indeed, fuel load increases until a certain threshold of evaporative demand. Therefore, the amount of flammable biomass in Alpine forests is clearly limited by too dry (e.g., 'open-Mediterranean', 'dry-subalpine') or too moist conditions ('moist-montane'). This suggests that fuel may constrain fire toward the two extremes of the global productivity gradient, i.e. not only in arid climates.

Worldwide experiments have suggested that global warming should increase leaf litter decomposition rate, especially in the colder areas (Cornelissen et al., 2007), and should thus partly reduce forest flammability by limiting litter accumulation and residence. Under a given fuel moisture, we found that forest ecosystems inhabiting the colder climates (low annual, winter and spring temperatures) burn more readily. These findings illustrate that despite temperature is recognized as the most important variable affecting wildland fire, with warmer temperatures leading to increased fire activity (Flannigan et al., 2009), a warmer climate could also inhibit the ecosystem processes that enhance the community flammability. Specifically, partial redundancy analyses indicate that the flammability traits varying with temperature are driven by interrelationships with community structure and composition. For instance, variations in surface-to-volume ratio of litter leaves significantly correlated with winter and spring temperatures (Fig. S4), because composition-driven changes in this

flammability trait (Table 2) mostly relate to these climatic gradients. Consequently, a changing climate would also alter community flammability by long-term changes in these composition-driven flammability traits. By controlling fuel dryness, biomass growth and decomposition of dead plant material, climate change has therefore the potential to strongly alter the intensity of fires in mountain ecosystems by promoting synergistic trends (e.g., higher fuel load with drier conditions) *versus* antagonist ones (e.g., temperature- or drought-induced fuel limitation).

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support was provided by the FUME Project under the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) and by grants from the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture. We acknowledge all persons who have contributed to the French national forest inventory database. We also thank Jean-Philippe Vidal for providing climate data and Jean-Michel Lopez, Roland Estève, Fabien Guerra, Christian Ripert and Annabelle Rivoal for their invaluable assistance in fieldwork.

REFERENCES

- Aerts R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**, 439–449.
- Anderson H.E. (1970) Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, **6**, 312–319.
- Anderson R.C., Loucks O.L. & Swain A.M. (1969) Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology*, **50**, 255–263.
- Andrews P.L. (2012) *Modeling wind adjustment factor and midflame wind speed for Rothermel's surface fire spread model*. General Technical Report RMRS-GTR-266, USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins.
- Archibald S., Roy D.P., Van Wilgen B.W. & Scholes R.J. (2009) What limits fire? An examination of drivers of burnt area in Southern Africa. *Global Change Biology*, **15**, 613–630.
- Batllori E., Parisien M.-A., Krawchuk M.A. & Moritz M.A. (2013) Climate change-induced shifts in fire for Mediterranean ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1118–1129.

- Behm A.L., Duryea M.L., Long A.J. & Zipperer W.C. (2004) Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 355–365.
- Bessie W.C. & Johnson E.A. (1995) The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology*, **76**, 747–762.
- Blanchet F.G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.
- Blarquez O., Carcaillet C., Elzein T.M. & Roiron P. (2012) Needle accumulation rate model-based reconstruction of palaeo-tree biomass in the western subalpine Alps. *The Holocene*, **22**, 579–587.
- Bond W.J. & Keeley J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387–394.
- Bond W.J. & Van Wilgen B.W. (1996) *Fire and Plants*. Chapman and Hall, London.
- Bowman D.M.J.S., French B.J. & Prior L.D. (2014a) Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, **5**:590.
- Bowman D.M.J.S., Murphy B.P., Williamson G.J. & Cochrane M.A. (2014b) Pyrogeographic models, feedbacks and the future of global fire regimes. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 821–824.
- Bradstock R.A. (2010) A biogeographic model of fire regimes in Australia: current and future implications. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 145–158.
- Brown J.K., Oberheu R.D. & Johnston C.M. (1982) *Handbook for inventorying surface fuels and biomass in the Interior West*. General Technical Report INT-129, USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden.
- Caliński T. & Harabasz J. (1974) A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics*, **3**, 1–27.
- Chauchard S., Carcaillet C. & Guibal F. (2007) Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems*, **10**, 936–948.
- Cornelissen J.H., Van Bodegom P.M., Aerts R., Callaghan T.V., Van Logtestijn R.S., Alatalo J., Stuart Chapin F., Gerdol R., Gudmundsson J. & Gwynn-Jones D. (2007) Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology letters*, **10**, 619–627.

- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, **8**, 1175–1182.
- Curt T., Schaffhauser A., Borgniet L., Dumas C., Esteve R., Ganteaume A., Jappiot M., Martin W., N'Diaye A. & Poilvet B. (2011) Litter flammability in oak woodlands and shrublands of southeastern France. *Forest Ecology and Management*, **261**, 2214–2222.
- Dolédec S., Chessel D. & Gimaret-Carpentier C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Elzein T., Blarquez O., Gauthier O. & Carcaillet C. (2011) Allometric equations for biomass assessment of subalpine dwarf shrubs. *Alpine Botany*, **121**, 129–134.
- Engber E.A. & Varner J.M. (2012) Patterns of flammability of the California oaks: the role of leaf traits. *Canadian Journal of Forest Research*, **42**, 1965–1975.
- Fernandes P.M. & Cruz M.G. (2012) Plant flammability experiments offer limited insight into vegetation–fire dynamics interactions. *New Phytologist*, **194**, 606–609.
- Finney M.A. (2006) An overview of FlamMap fire modeling capabilities. *Fuels management—how to measure success: conference proceedings* (ed. by P.L. Andrews and B.W. Butler), pp. 213–220. Proceedings RMRS-P 41, USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins.
- Flannigan M.D., Krawchuk M.A., de Groot W.J., Wotton B.M. & Gowman L.M. (2009) Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 483–507.
- Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, **in press**. doi: 10.1007/s10584-015-1332-3.
- Fréjaville T., Curt T. & Carcaillet C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**:466.
- Ganteaume A., Jappiot M., Lampin-Maillet C., Curt T. & Borgniet L. (2011) Effects of vegetation type and fire regime on flammability of undisturbed litter in Southeastern France. *Forest Ecology and Management*, **261**, 2223–2231.
- Genries A., Morin X., Chauchard S. & Carcaillet C. (2009) The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest. *Journal of Ecology*, **97**, 728–741.
- Gill A.M. & Zylstra P. (2005) Flammability of Australian forests. *Australian forestry*, **68**, 88–94.

- Gimmi U., Bürgi M. & Stuber M. (2008) Reconstructing anthropogenic disturbance regimes in forest ecosystems: a case study from the Swiss Rhone valley. *Ecosystems*, **11**, 113–124.
- Girardin M.P., Ali A.A., Carcaillet C., Blarquez O., Hély C., Terrier A., Genries A. & Bergeron Y. (2013) Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, **199**, 1001–1011.
- Hachmi M., Sesbou A., Benjelloun H. & Bouanane F. (2011) Alternative equations to estimate the surface-to-volume ratio of different forest fuel particles. *International Journal of Wildland Fire*, **20**, 648–656.
- Hoffmann W.A., Jaconis S.Y., Mckinley K.L., Geiger E.L., Gotsch S.G. & Franco A.C. (2012) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology*, **37**, 634–643.
- Keane R.E. (2008) Biophysical controls on surface fuel litterfall and decomposition in the northern Rocky Mountains, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 1431–1445.
- Körner C., Paulsen J. & Spehn E.M. (2011) A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, **121**, 73–78.
- Krawchuk M.A. & Moritz M.A. (2011) Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. *Ecology*, **92**, 121–132.
- Krawchuk M.A., Moritz M.A., Parisien M.-A., Van Dorn J. & Hayhoe K. (2009) Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. *PLoS ONE*, **4**, e5102.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Legendre P. & Legendre L. (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- McRae D.J., Alexander M.E. & Stocks B.J. (1979) *Measurement and description of fuels and fire behavior on prescribed burns: A handbook*. Forest Technical Report O-X-287, Canadian Forestry Service, Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie.
- Meentemeyer V., Box E.O. & Thompson R. (1982) World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, **32**, 125–128.
- Ogaya R. & Penuelas J. (2006) Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum*, **50**, 373–382.
- Ozenda P. (1975) Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Document de Cartographie Ecologique*, **16**, 1–32.

- Ozenda P. (1985) *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Papió C. & Trabaud L. (1991) Comparative study of the aerial structure of five shrubs of Mediterranean shrublands. *Forest Science*, **37**, 146–159.
- Parisien M.-A. & Moritz M.A. (2009) Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, **79**, 127–154.
- Paritsis J., Holz A., Veblen T.T. & Kitzberger T. (2013) Habitat distribution modeling reveals vegetation flammability and land use as drivers of wildfire in SW Patagonia. *Ecosphere*, **4**, art53.
- Pausas J.G. & Paula S. (2012) Fuel shapes the fire–climate relationship: evidence from Mediterranean ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1074–1082.
- Pausas J.G. & Ribeiro E. (2013) The global fire–productivity relationship. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 728–736.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614–2625.
- Podani J. (2006) Braun-Blanquet's legacy and data analysis in vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 113–117.
- Ray D., Nepstad D. & Moutinho P. (2005) Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. *Ecological Applications*, **15**, 1664–1678.
- R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rothermel R.C. (1972) *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels*. Research Paper INT-115, USDA Forest Service, Ogden.
- 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.
- Schoennagel T., Veblen T.T. & Romme W.H. (2004) The interaction of fire, fuels, and climate across Rocky Mountain forests. *BioScience*, **54**, 661–676.
- Scholes R.J. (2003) Convex relationships in ecosystems containing mixtures of trees and grass. *Environmental and Resource Economics*, **26**, 559–574.
- Schwilk D.W. & Caprio A.C. (2011) Scaling from leaf traits to fire behaviour: community composition predicts fire severity in a temperate forest. *Journal of Ecology*, **99**, 970–980.

- Tasser E. & Tappeiner U. (2002) Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science*, **5**, 173–184.
- Trauernicht C., Murphy B.P., Portner T.E. & Bowman D.M.J.S. (2012) Tree cover–fire interactions promote the persistence of a fire-sensitive conifer in a highly flammable savanna. *Journal of Ecology*, **100**, 958–968.
- Van Wagner C.E. (1968) The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest science*, **14**, 20–26.
- Van Wagner C.E. (1977) Conditions for the start and spread of crown fire. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**, 23–34.
- Van Wagner C.E. (1987) *Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System*. Forest Technical Report 35, Canadian Forestry Service, Ottawa.
- Zumbrunnen T., Bugmann H., Conedera M. & Bürgi M. (2009) Linking forest fire regimes and climate - A historical analysis in a dry inner Alpine valley. *Ecosystems*, **12**, 73–86.
- Zumbrunnen T., Menéndez P., Bugmann H., Conedera M., Gimmi U. & Bürgi M. (2012) Human impacts on fire occurrence: a case study of hundred years of forest fires in a dry alpine valley in Switzerland. *Regional Environmental Change*, **12**, 935–949.

Tables

Table 1: Fuel parameters (mean $\pm$ sd) of mountain Forest Ecosystem Types (FET) of the western Alps. Between-FET comparisons were performed from ANOVA and HSD post-hoc tests; differences ($p < 0.05$) are reported by different letters. Fuel parameters were fourth-root transformed before comparison tests. Fuel parameters involved here the set of dead and live fine biomass available for burning by the surface fire front (i.e. within the fuel bed, see Methods section). Mean annual (1960-2009) temperatures and precipitation of FET were also presented. (SVr) surface to volume ratio

		FET-1	FET-2	FET-3	FET-4
		'dry-subalpine'	'moist-montane'	'open-Med'	'close-Med'
	unit	<i>n</i> = 27	<i>n</i> = 16	<i>n</i> = 29	<i>n</i> = 24
annual temperature	(°C)	4.5 (1.5) d	6.4 (1.2) c	8.3 (1.3) b	8.6 (1.2) a
annual precipitation	(mm)	1193 (267) b	1551 (251) a	994 (112) d	1058 (133) c
fine litter load		6.68 (3.49)	5 (1.91)	5.42 (2.84)	4.68 (2.18)
dead woody load		10.46 (4.05)	11.42 (4.75)	8.75 (4.03)	9.36 (2.9)
herb load	(t.ha⁻¹)	0.52 (0.44) a	0.35 (0.89) bc	0.38 (0.43) ab	0.16 (0.25) c
shrub fine fuel load		0.56 (0.69) a	0.02 (0.07) b	0.79 (1.18) a	0.74 (1.16) ab
live fine fuel load		1.08 (0.84) a	0.37 (0.9) b	1.4 (1.61) a	0.9 (1.2) ab
total fuel load		11.54 (4.4)	11.79 (4.83)	10.15 (4.36)	10.26 (3.43)
fuel depth	(cm)	29.66 (12.01) a	17.54 (12.86) b	36.59 (28.71) a	29.52 (26.42) ab
shrub bulk density	(kg.m⁻³)	2.04 (0.96) a	0.98 (0.56) ab	0.88 (0.61) b	1.06 (0.72) b
litter leave SVr	(cm⁻¹)	77.11 (28.16) a	67.69 (12.72) ab	54.31 (14.44) b	57.42 (18.63) b
shrub leave SVr		65.77 (7.01)	76.32 (1.75)	58.58 (10.85)	64.17 (18.03)

Table 2: Variance of forest fuel parameters (fourth-root-transformed) explained by forest structure (FS), composition (FC) and climate (CL) components. These three environmental components were described by the ≤ 12 most parsimonious variables for each. Explained variance was decomposed from 50 (partial) redundancy analyses into 'total', 'interaction', 'overall' and 'pure' fractions. The 'pure' fraction describes the amount of variance that is exclusively explained by a given environmental component (i.e. after accounting for other components). Significance was based on Monte Carlo permutation tests. Variance and p -values were averaged. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	explained variance (adjusted $R^2 \times 100$)							
	FS		FC		CL		interaction	Total
	overall	pure	overall	pure	overall	pure		
fine litter load	6	1	32 ***	7 *	53 ***	27 ***	25	60 ***
dead woody load	16 **	4	28 **	5	41 ***	16 *	26	51 ***
herb load	43 ***	16 **	45 ***	18 **	10 *	0	27	60 ***
shrub fine fuel load	18 **	4	37 ***	15 *	25 **	13 *	21	52 ***
live fine fuel load	55 ***	15 **	55 ***	9 *	22 **	5	45	74 ***
total fuel load	8 *	3	23 **	5	38 ***	24 **	18	50 ***
fuel depth	34 ***	11	28 **	5	22 **	6	28	50 ***
shrub bulk density	20 *	0	37 ***	5	31 *	2	33	40 *
litter leave SVr	20 **	0	72 ***	25 ***	49 ***	7	47	78 ***
shrub leave SVr	8	1	81 ***	61 *	24	3	19	85 **

Table 3: Pearson's correlation coefficients between climatic and forest fuel parameters. Prior to analyses, a fourth-root transformation was applied to fuel parameters. (SVr) surface to volume ratio, P precipitation, DC drought code, T temperatures; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$; DJF: winter or December-January-February, MAM: spring or March-April-May, JJA: summer or June-July-August, SON: autumn of September-October-November.

	P_{DJF}	P_{MAM}	P_{SON}	DC_{JJA}	DC_{SON}	DC_{year}	T_{DJF}	T_{MAM}	T_{year}
	(mm)	(mm)	(mm)	(no unit)	(no unit)	(no unit)	(°C)	(°C)	(°C)
fine litter load	-0.26 *	-0.09	-0.57 ***	-0.02	0.25 *	0.07	-0.22 *	-0.33 **	-0.27 **
dead woody load	-0.05	0.04	-0.38 ***	-0.16	0.03	-0.1	-0.14	-0.27 **	-0.2 *
herb load	-0.07	0.03	-0.11	-0.03	0.01	-0.04	-0.3 **	-0.27 **	-0.3 **
shrub fine fuel load	-0.36 ***	-0.24 *	-0.29 **	0.25 *	0.4 ***	0.31 **	-0.02	-0.05	-0.02
live fine fuel load	-0.32 **	-0.17	-0.27 **	0.2 *	0.35 ***	0.26 *	-0.11	-0.09	-0.09
total fuel load	-0.11	-0.01	-0.42 ***	-0.1	0.12	-0.03	-0.13	-0.25 *	-0.19
fuel depth	-0.26 *	-0.1	-0.19	0.2	0.31 **	0.24 *	-0.06	-0.04	-0.05
shrub bulk density	0.07	0.09	-0.22	-0.37 **	-0.24	-0.35 *	-0.45 **	-0.53 ***	-0.5 ***
litter leave SVr	0.13	0.23 *	0.01	-0.38 ***	-0.37 ***	-0.41 ***	-0.42 ***	-0.47 ***	-0.46 ***
shrub leave SVr	0.34 *	0.4 **	0.19	-0.41 **	-0.44 **	-0.44 **	-0.33 *	-0.33 *	-0.34 *

Table 4: Pearson's correlation coefficients between climatic and log-transformed fire behaviour metrics (rate of fire spread ROS, fireline intensity FLI, heat released *per* unit area HPA). P precipitation, DC drought code, T temperatures; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	P_{DJF}	P_{MAM}	P_{SON}	DC_{JJA}	DC_{SON}	DC_{year}	T_{DJF}	T_{MAM}	T_{year}
	(mm)	(mm)	(mm)	(no unit)	(no unit)	(no unit)	(°C)	(°C)	(°C)
ROS	-0.3 **	-0.09	-0.23 *	0.14	0.25 *	0.16	-0.26 **	-0.25 *	-0.26 *
FLI	-0.38 ***	-0.16	-0.34 ***	0.22 *	0.39 ***	0.28 **	-0.18	-0.18	-0.17
HPA	-0.38 ***	-0.22 *	-0.41 ***	0.28 **	0.48 ***	0.36 ***	-0.03	-0.04	-0.03

Figure captions

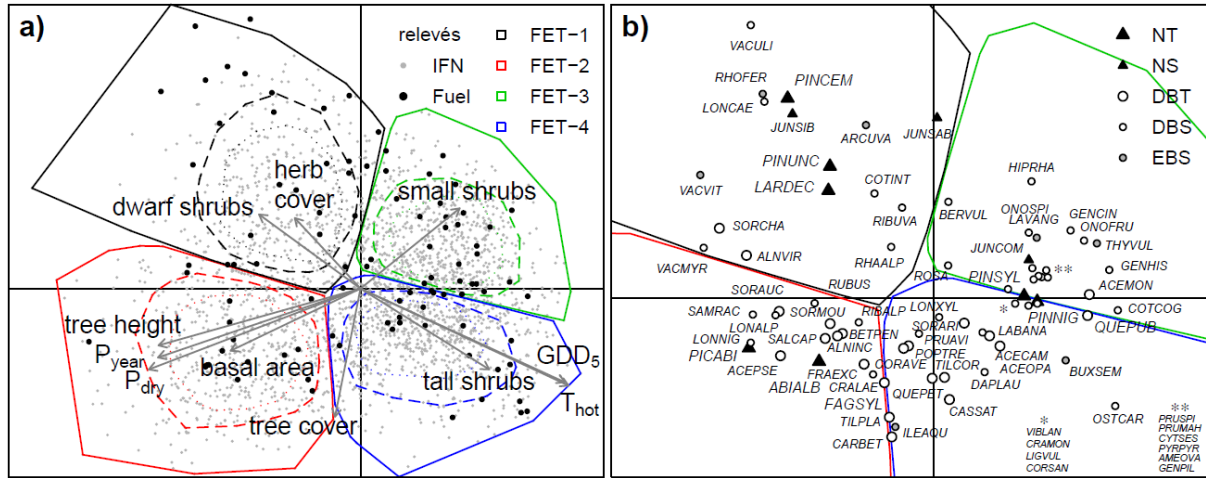


Figure 1: Forest Ecosystem Types partitioning and ecological dispersion of Alpine mountain forests (a) and main woody species (b). Ordination was carried out from a co-inertia analysis (OMI) between the abundance of main woody species and environmental conditions among climatic and structural properties of forests. IFN: French acronym for national forest inventory; P_{year} : annual precipitation; P_{dry} : precipitation of the driest month; T_{hot} : temperatures of the hottest month; GDD_5 : annual degree-day sum over the growing season (above 5°C); NT: needleleaf tree; NS: needleleaf shrub; DBT and DBS: deciduous broadleaf tree and shrub, respectively; EBS: evergreen broadleaf shrub. Species are labelled by the three first letters of the genus and the three first of the species (Appendix S1)

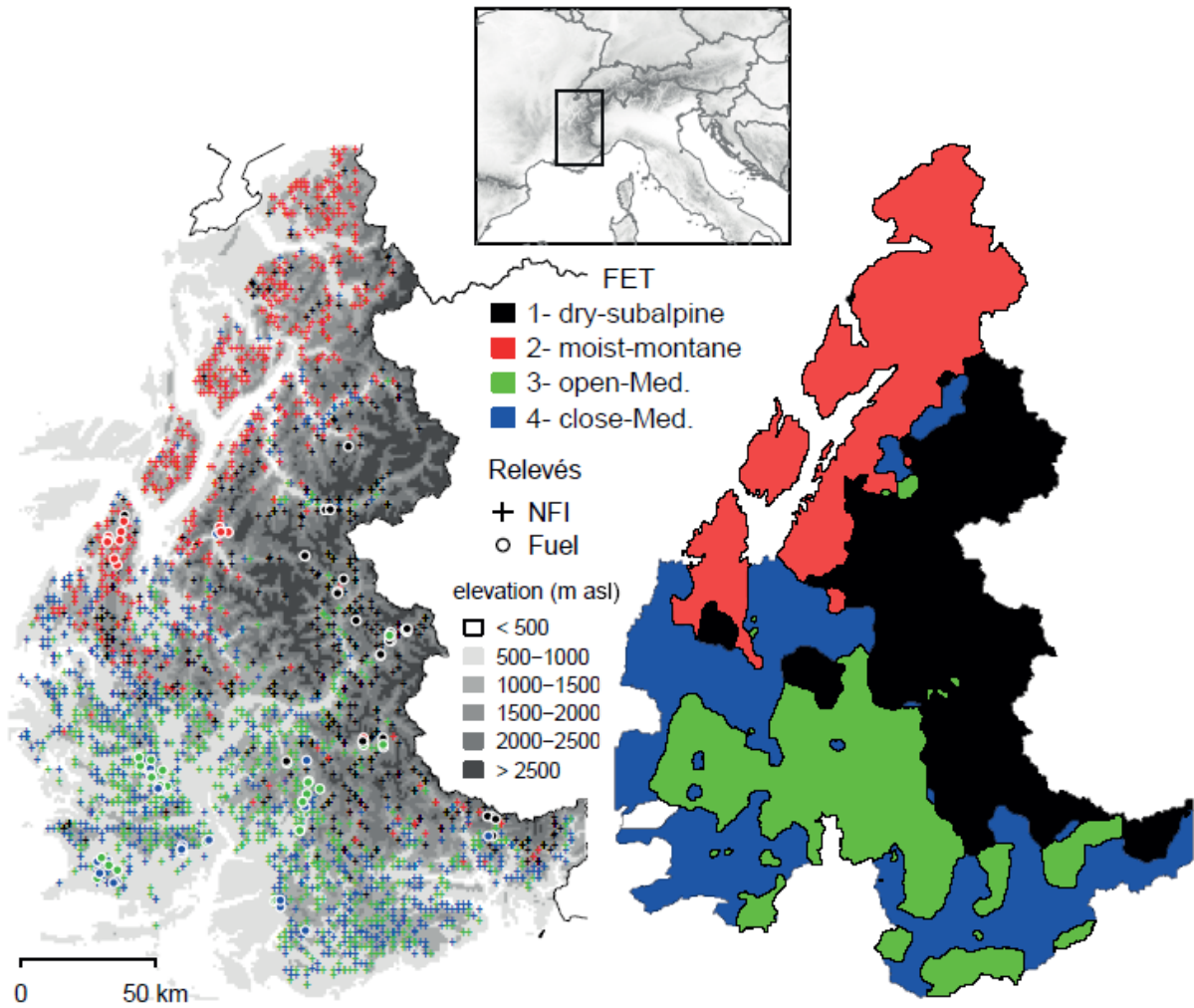


Figure 2: Map of Forest Ecosystem Types (FET) in the western Alps: location of IFN (+) and fuel sampling (o) sites (left), and contour of FET (right).

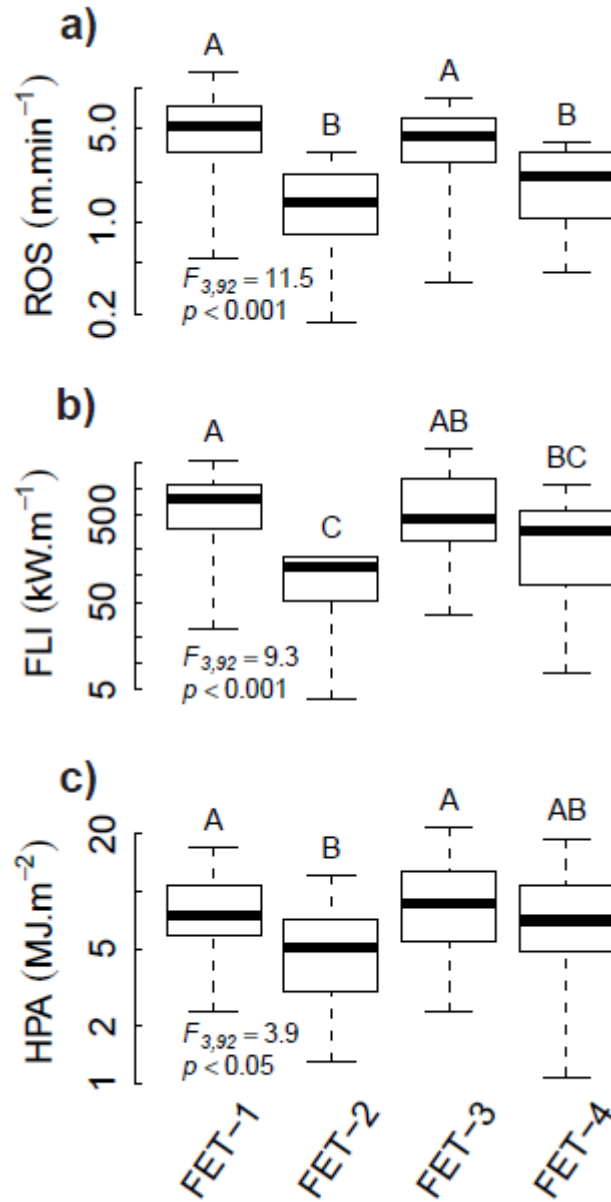


Figure 3: Flammability of Forest Ecosystem Types (FET). Weather-constant simulation outputs ($n = 96$) of fire rate of spread (ROS, **a**), fire line intensity (FLI, **b**) and heat released per unit area (HPA, **c**) were compared between FET by ANOVA and HSD post-hoc tests. Differences ($p < 0.05$) are reported by different letters. Note a log-scale for vertical axes.

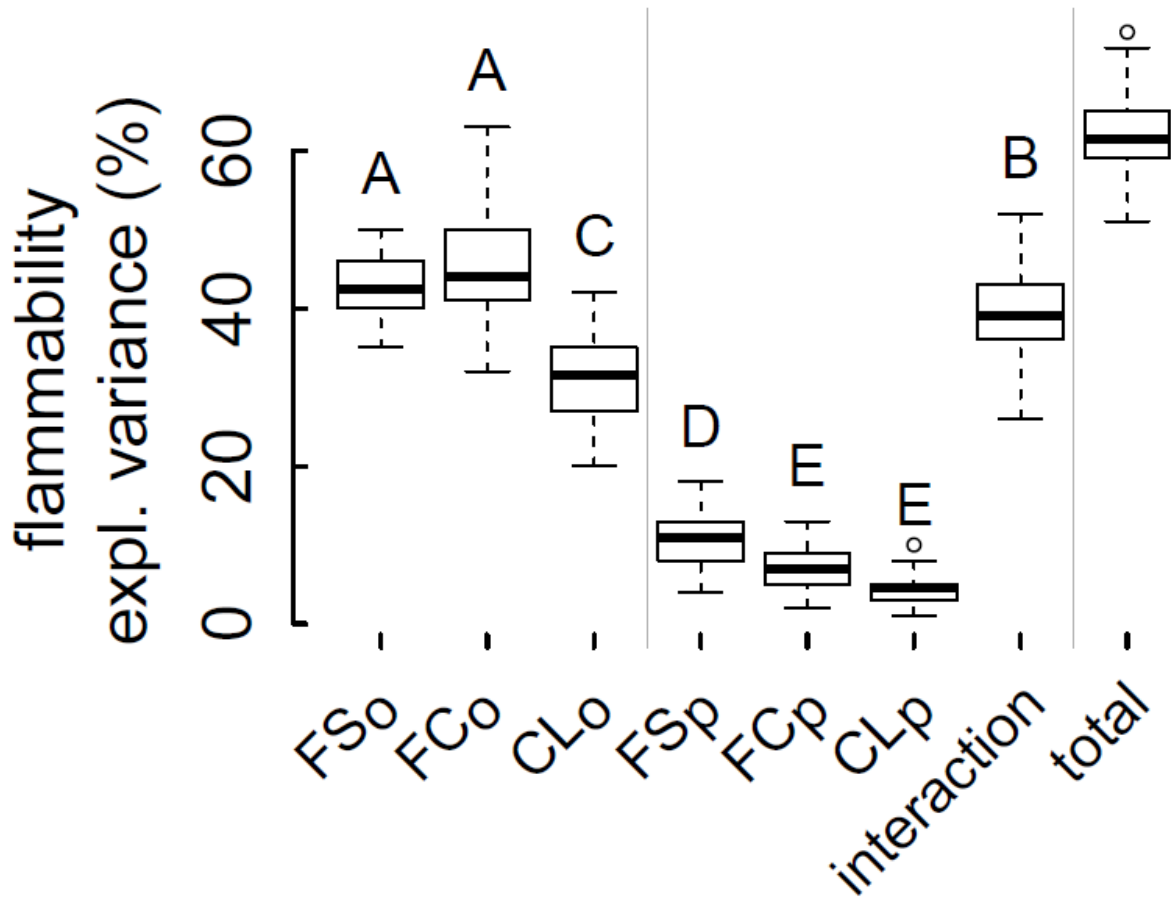


Figure 4: Variance partitioning of community flammability (log-transformed fire behaviour metrics) into forest structure (FS), composition (FC) and climate (CL) components. Each environmental component was described by a limited number of variables (forward selection). Explained variance was decomposed into 'total', 'interaction', 'overall' (o) and 'pure' (p) fractions from boosted (partial) redundancy analysis; significance was based on Monte Carlo permutation tests. The 'pure' fraction describes the amount of variance that is exclusively explained by a given environmental component (i.e. after accounting for other components). Testable fractions (all except 'interaction') are significant ($p < 0.05$). Bootstrapped values ($n = 50$) of adjusted R^2 were compared between fractions by ANOVA and HSD post-hoc tests. Significant differences ($p < 0.05$) are reported by different letters.

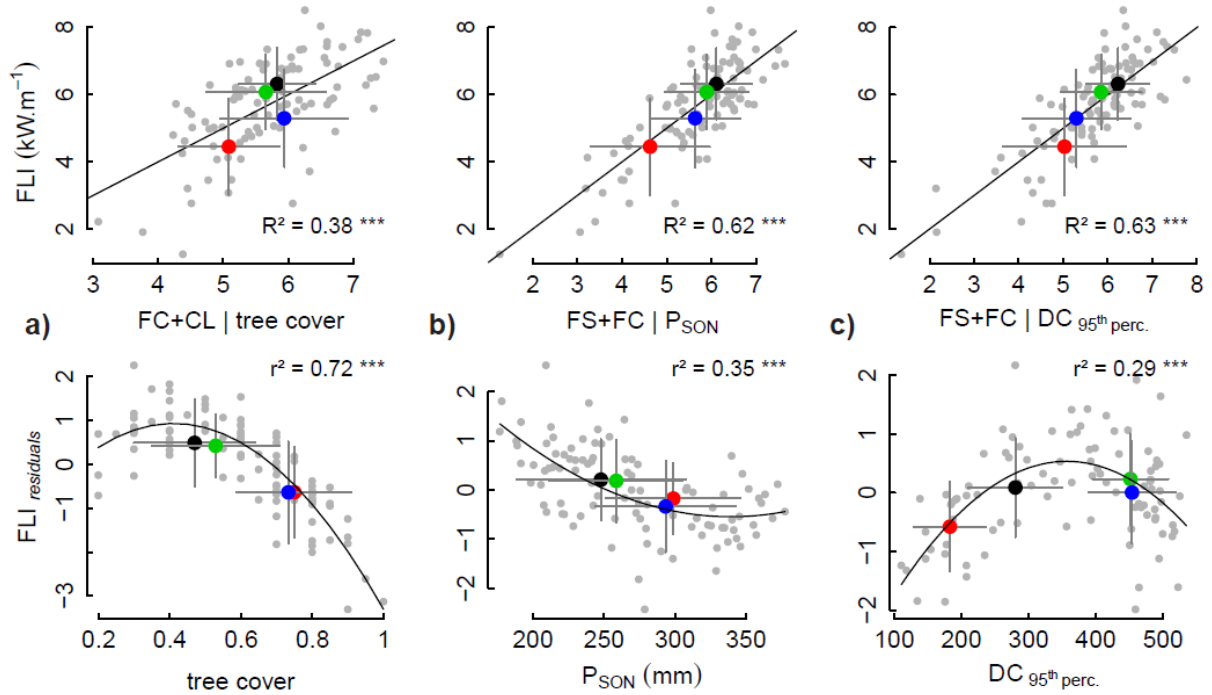


Figure 5: Partial relationships between fire line intensity (FLI, log-transformed) and tree cover (a), autumn precipitation (b) and annual 95th percentile of daily DC (c) (2005-2009 averages). The part of variance explained by the environmental components X_1 and X_2 independent to the studied variable x ($X_1+X_2 | x$) was removed from redundancy analyses (top) before modelling partial relationship (bottom). Explained variances are the adjusted ones. Means ($\pm$ sd) of FET are depicted: 'dry-subalpine' (FET-1) in black, 'moist-montane' (FET-2) in red, 'open-Mediterranean' (FET-3) in green, 'close-Mediterranean' (FET-3) in blue. Environmental components: FS forest structure, FC forest composition, CL climate

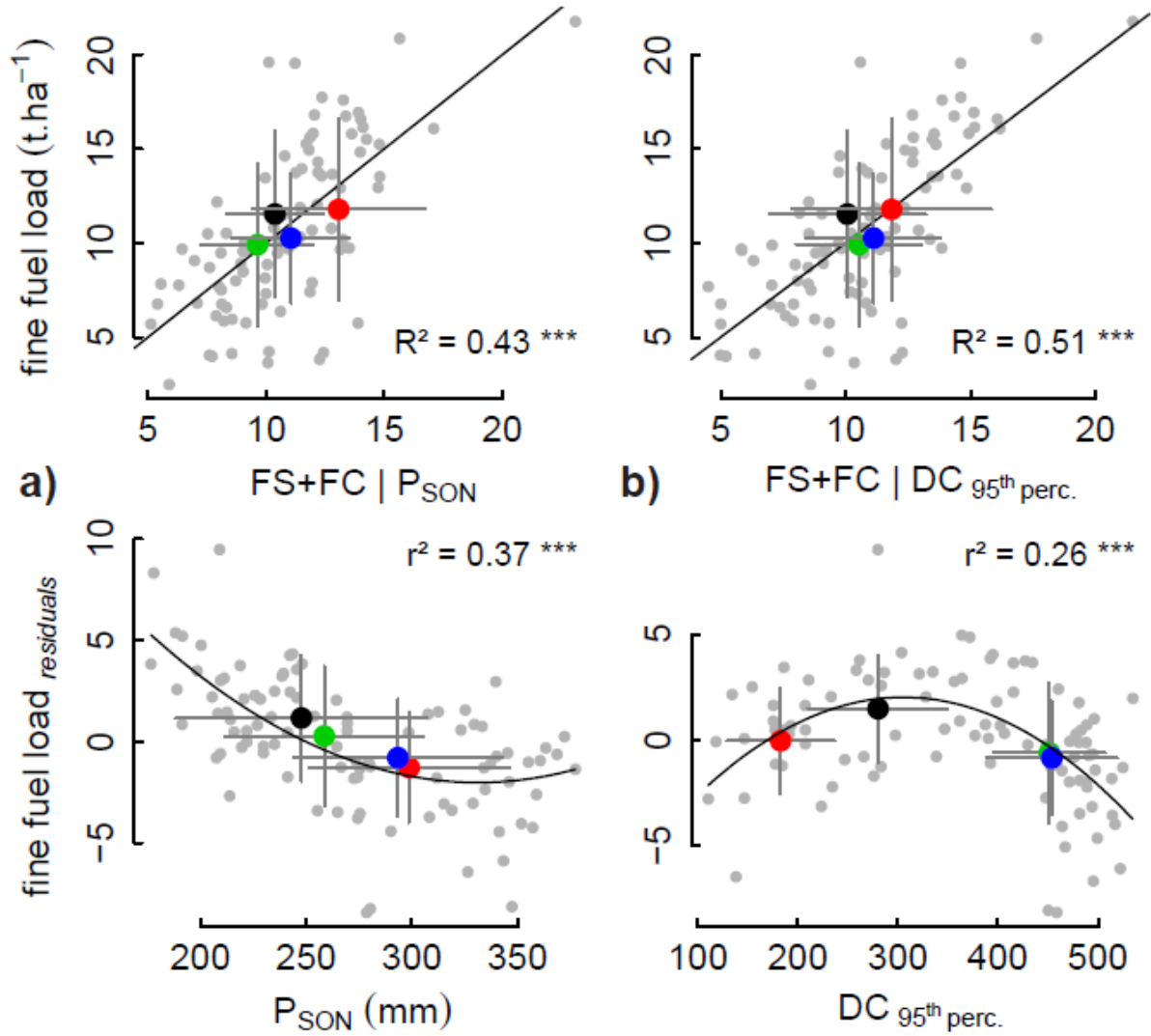


Figure 6: Partial relationships between the total amount of fine fuels and 2005-2009 means of autumn precipitation from September to November (SON, **a**) and 95th percentile of the drought code (DC, **b**). The part of variance explained by environmental components X_1 and X_2 independent to the studied variable x ($X_1+X_2 | x$) was removed from redundancy analyses (top) before modelling partial relationship (bottom). Explained variances are the adjusted ones. Means ($\pm$ sd) of FET are depicted: 'dry-subalpine' (FET-1) in black, 'moist-montane' (FET-2) in red, 'open-Mediterranean' (FET-3) in green, 'close-Mediterranean' (FET-3) in blue. Environmental components: FS forest structure, FC forest composition

Supporting Information

Appendix S1: List of woody species names and abbreviations (cf. Annexe 5)

Appendix S2: Designing homogeneous fuel models in heterogeneous forests and quantifying shrub flammable biomass from individual to community level

Measuring fuel parameters

Surface fuel parameters were measured in 96 supplementary plots across FET from standard procedures (e.g. Bessie & Johnson, 1995), by following methods of McRae (1979) and Brown et al. (1982) along an equilateral triangle with each side 20 m long (60 m total). Downed woody debris were measured by the line intersect technique (Van Wagner, 1968). Herb load and litter load (i.e. the superficial fraction of fuel particles $\phi < 6$ mm not yet decayed) were measured in quadrates evenly spaced along the sides of the triangle. Surface to volume ratio (SVr) was measured for litter and shrub leaves based on geometric dimensions of leaf middle cross-area (Hachmi *et al.*, 2011). Values were averaged from five leaves randomly sampled by forest plot for each dominant species (absolute cover $>10\%$). Woody species composition, abundance and dimensions of shrubs (crown-base and -top heights) were measured every two meters along the 60 m transect (triangle sides) for all individuals (fuel ladders) that vertically intercepted the transect. The other parameters required to run fire simulations, i.e. SVr of grass, heat content and fuel moisture of extinction of live and dead fuels were set as constant, by averaging values of Scott and Burgan's (2005) timber-understory and timber-litter fuel types.

Designing homogeneous fuel beds within plant communities

In the case of a multi-layered shrub stratum, considering all shrubs would distort the 'realism' of fire behavior simulations because if fire is unable to bridge gaps between strata, then the higher fuels are unavailable. Therefore, we developed a procedure to detect whether shrub individual heights follow a multi-modal distribution using kernel density functions. Specifically, we discriminated each plant community into homogeneous units of fuel bed (namely fuel model) when vertical fuel continuity from the ground to the shrub top-layer was too spatially heterogeneous. This procedure was applied to match the assumptions of homogeneity and isotropy in Rothermel's equations (1972). Fuel models were designed from kernel density functions by testing multimodal features in height distribution of understory woody plants (trees or shrubs within the fuel bed, shrub hereafter) (Fig. 3). The kernel smoothing bandwidth was set as a constant (17.4 cm height) for all communities and was computed from all measurements of shrub height following the method of Silvermann (1986). Fuel models were then built by associating to fuel parameters of litter and herbs (height, load and surface to volume ratio) the parameters of each significant mode (shrubs layer) computed from dominant constituent species. When vertical continuity between

different shrub layers was observed (vertical arrangement over more than five percent of shrub absolute cover, i.e. 'significant' multilayer), shrub fuel parameters of the continuum were computed by weighting values from the phyto-volume (V_{phy}) of each considered strata (constrained community-weighted-mean).

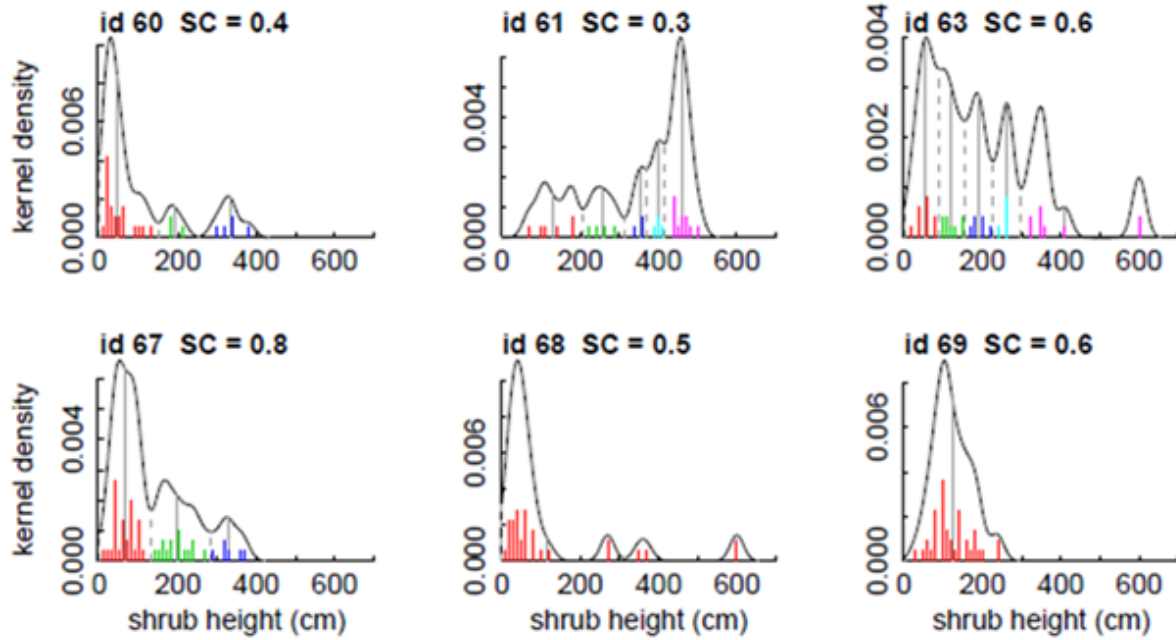


Figure 3: Assessment of shrub layers from individual height distribution using kernel density functions. Only six of the 96 sampled communities were presented here. Vertical coloured bars indicate the occurrence frequency of (sampled) shrub individuals at a given height class. Different layers are presented by different colours. Vertical gray lines indicate mean height of discriminated shrub layers, and vertical dashed lines indicate the threshold heights that separate layers. Separating layers occurs at the height associated to the lowest kernel density value between two significant layers (i.e. covering at least 5% of absolute cover each). SC shrub absolute cover

Simulating fire in homogeneous fuel beds

To assess if a shrub layer (or multilayer) was actually within the fuel bed (i.e. participate to the spread of surface fires), an iterative procedure was performed with the critical fire intensity criterion of Van Wagner (1977), following the equation of Alexander and Cruz (2012):

$$I_0 = (0.010 \cdot CBH \cdot (460 + 25.9 \cdot FMC))^{1.5} \quad (1)$$

where I_0 is the critical surface fire intensity for crown combustion ($\text{kW} \cdot \text{m}^{-1}$), CBH is the base height of the upper-layer V_{phy} (m), and FMC is the foliar moisture content (fixed at 100 %). The onset of crowning is expected to occur when fireline intensity (FLI) meets or exceeds I_0 . This criterion was used to add shrub layers of the continuum (one by one) to the litter-grass

fuel model (i.e. without shrub at t_0 and with the first layer at t_1 , etc.) if surface fire intensity of the latter exceeded the critical fire intensity (I_0) of the potential upper layer.

Fire simulations were then conducted in each detected vertical arrangement of shrub layers. Community-level values of SVr were computed by weighting the mean value of the constituent species j by its relative abundance R_j :

$$SVr = \sum_{j=1}^S SVr_j \cdot R_j / \sum_{j=1}^S R_j \quad (2)$$

In the case of shrub leaves, R_j is the relative phyto-volume of the j^{th} shrub species in the (multi-)layer, whereas in the case of tree litter leaves, R_j is the relative basal area of the j^{th} tree species in the community. Shrub load was prior estimated from the fine fuel fraction (leaves and twigs $\phi < 6$ mm) and the crown volume of dominant species:

$$L_{Sx} = 0.25 \cdot \sum_{j=1}^S BD_j \cdot V_{phyj} \quad (3)$$

where L_{Sx} is the load of the shrub (multi-)layer x , BD_j the bulk density and V_{phyj} the cubic-shape phyto-volume of the constituent dominant species j , and 0.25 a correction coefficient. In fact, our first estimations of the load of shrub fine fuels (twigs of $\phi < 6$ mm and leaves) was based on the product between species phyto-volume (species horizontal cover x crown height) and species bulk density (dry mass of one V_{phy} unit, a 25 cm × 25cm × 25cm cube). Two measures of bulk density were conducted in two randomly chosen individuals *per* dominant species in each site. This volume sampling was carried out between the ‘top’, the ‘centre’ and the ‘bottom’ of V_{phy} (Krivtsov *et al.*, 2009), i.e. for the most representative spatial distribution of fine fuel particles within the shrub. As our first estimations of shrub fine fuel load were based on a cubic-shape V_{phy} – whose the space contain vegetation and holes – we undertook supplementary measures to calibrate them. Especially, we measured for the dominant species previously inventoried i) the V_{phy} of several individuals ($n = 166$) from width, length and height measurements, ii) bulk density from one representative cube and ii) the mass of their fine biomass fraction (destructive sampling). To calibrate community-level (field) values from individual-level (supplementary field) measures, we randomly built 1000 virtual communities. Total V_{phy} and biomass were computed by the sum of individual values of 6 to 150 randomly sampled shrubs. Then we regressed observed biomass (i.e. computed for each virtual community) against community-weighted-mean predictions (sum of species $V_{phy} \times$ species bulk density, weighted by the species relative V_{phy} , as our first field estimations) to obtain a correction coefficient (regression slope = 0.25, Fig. 4). Biomass predictions were related to observations by a non-linear relationship at the individual level, whereas additive effects induced linear relationships at the community level ($p < 0.001$).

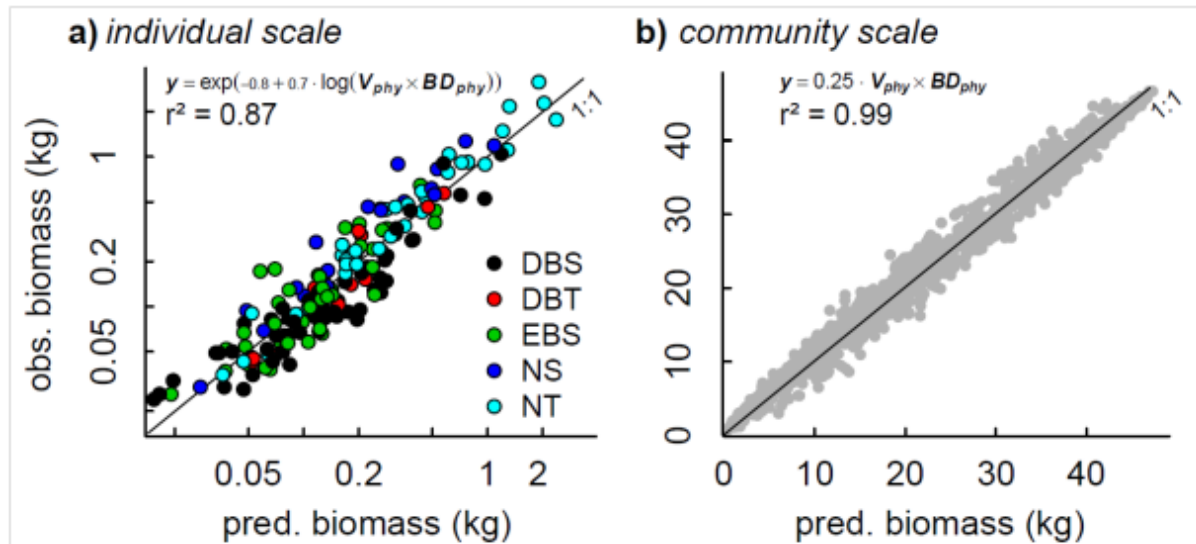


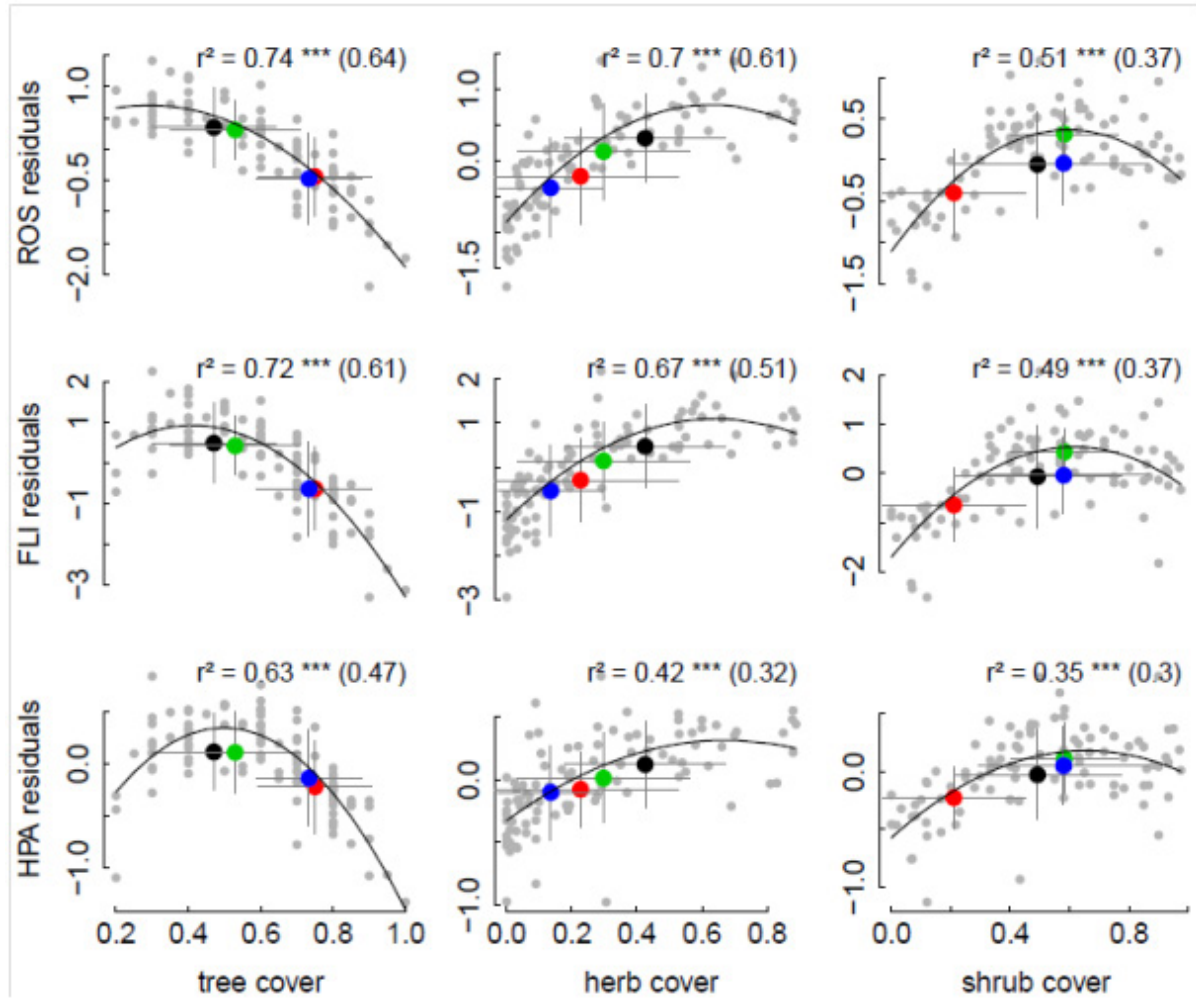
Figure 4: Modelling biomass of the fine fuel fraction (< 6.5 mm in diameter) of dominant shrub species in the western Alps at individual (a, $n = 166$) and (virtual) community level (b, $n = 1000$). DBS deciduous broadleaf shrub, DBT deciduous broadleaf tree, EBS evergreen broadleaf shrub, NS needleleaf shrub, NT needleleaf tree, V_{phy} phyto-volume, BD_{phy} crown bulk density

References:

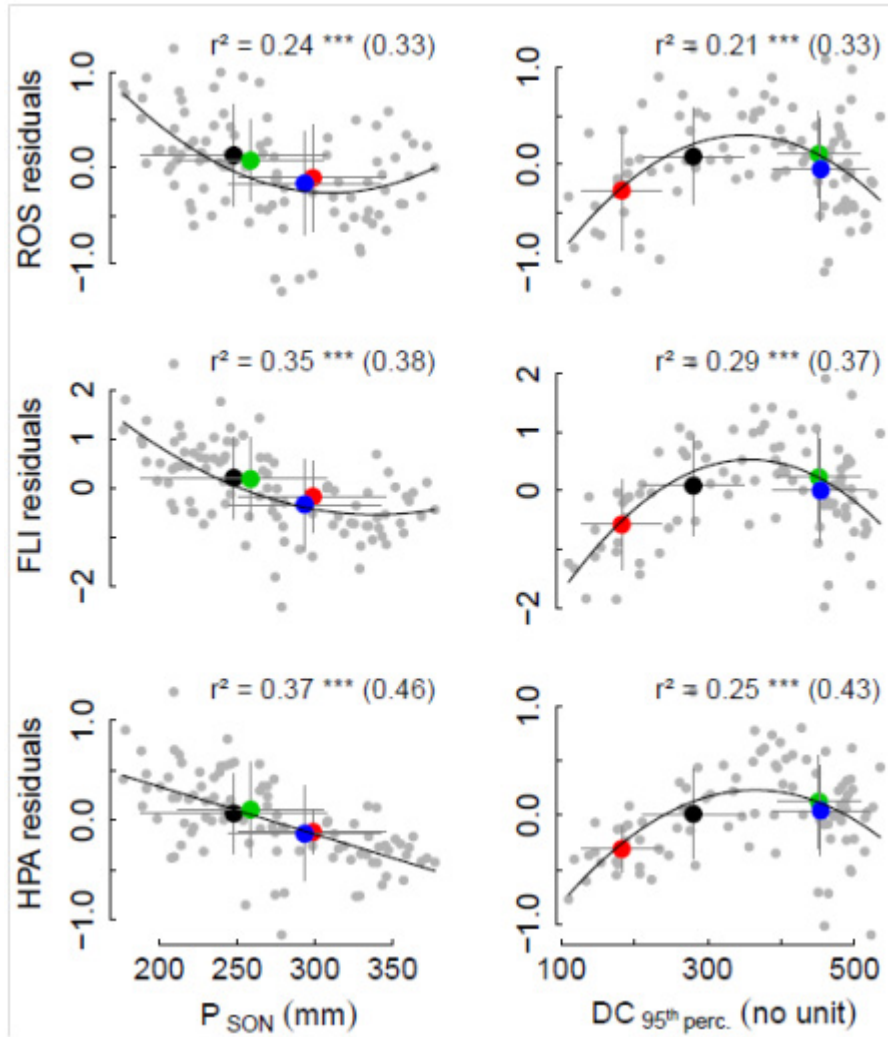
- Alexander, M.E. & Cruz, M.G. (2012) Interdependencies between flame length and fireline intensity in predicting crown fire initiation and crown scorch height. *International Journal of Wildland Fire*, **21**, 95–113.
- Bessie, W.C. & Johnson, E.A. (1995) The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology*, **76**, 747–762.
- Brown, J.K., Oberheu, R.D. & Johnston, C.M. (1982) *Handbook for inventorying surface fuels and biomass in the Interior West*, General Technical Report INT-129, USDA Forest Service, Ogden.
- Caliński, T. & Harabasz, J. (1974) A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics*, **3**, 1–27.
- Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Hachmi, M., Sesbou, A., Benjelloun, H. & Bouanane, F. (2011) Alternative equations to estimate the surface-to-volume ratio of different forest fuel particles. *International Journal of Wildland Fire*, **20**, 648–656.
- Krivtsov, V., Vigy, O., Legg, C., Curt, T., Rigolot, E., Lecomte, I., Jappiot, M., Lampin-Maillet, C., Fernandes, P. & Pezzatti, G.B. (2009) Fuel modelling in terrestrial ecosystems: An overview in the context of the development of an object-orientated database for wild fire analysis. *Ecological Modelling*, **220**, 2915–2926.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*, Third edition. Elsevier, Amsterdam.

- McRae, D.J., Alexander, M.E. & Stocks, B.J. (1979) *Measurement and description of fuels and fire behavior on prescribed burns: A handbook*, Forest Technical Report O-X-287, Canadian Forestry Service, Sault Ste. Marie.
- Rothermel, R.C. (1972) *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels*, Research Paper INT-115, USDA Forest Service, Ogden.
- Scott, J.H. & Burgan, R.E. (2005) *Standard fire behavior fuel models: a comprehensive set for use with Rothermel's surface fire spread model*, General Technical Report RMRS-GTR-153, USDA Forest Service, Fort Collins.
- Silverman, B.W. (1986) *Density estimation for statistics and data analysis*, Chapman and Hall, London.
- Van Wagner, C.E. (1968) The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest science*, **14**, 20–26.
- Van Wagner, C.E. (1977) Conditions for the start and spread of crown fire. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**, 23–34.

Appendix S3: Partial regressions of fire behaviour metrics and surface-to-volume ratio of litter leaves by forest structure and climate parameters



(a) Partial regressions of fire behavior metrics (ROS, FLI, HPA) by forest structure parameters (tree cover, herb cover, shrub cover). The amount of removed variance that was both independent to each studied parameter and related to forest structure (FC) and climate (CL) components is indicated in brackets. Means ($\pm$ sd) of FET are depicted: 'dry-subalpine' (FET-1) in black, 'moist-montane' (FET-2) in red, 'open-Mediterranean' (FET-3) in green, 'close-Mediterranean' (FET-3) in blue



(b) Partial regressions of fire behavior metrics (ROS, FLI, HPA) by climatic parameters (2005-2009 means of autumn precipitation and DC 95th percentile). The amount of removed variance that was both independent to each studied parameter and related to forest structure (FS) and composition (FC) components is indicated in brackets. Means ($\pm$ sd) of FET are depicted: 'dry-subalpine' (FET-1) in black, 'moist-montane' (FET-2) in red, 'open-Mediterranean' (FET-3) in green, 'close-Mediterranean' (FET-3) in blue

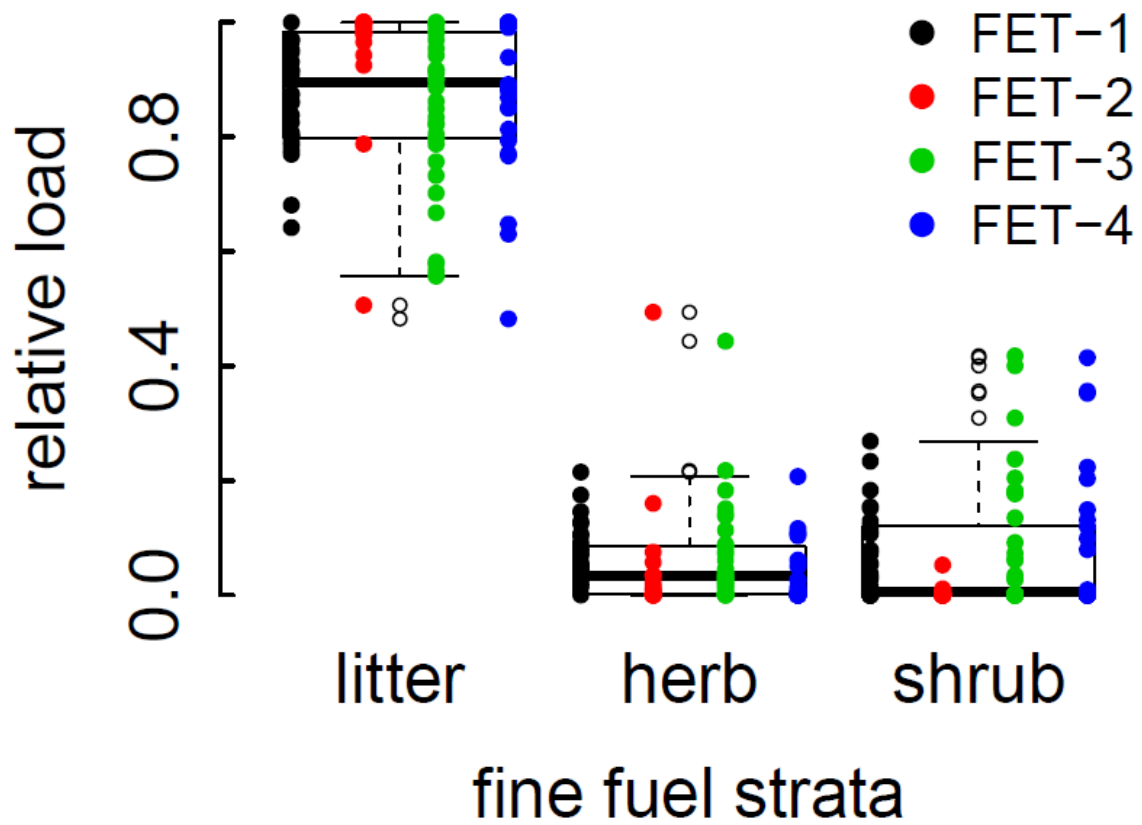


Figure S1: Relative contribution of fuel strata (litter, herb, shrub) to total fine fuel load amongst FET

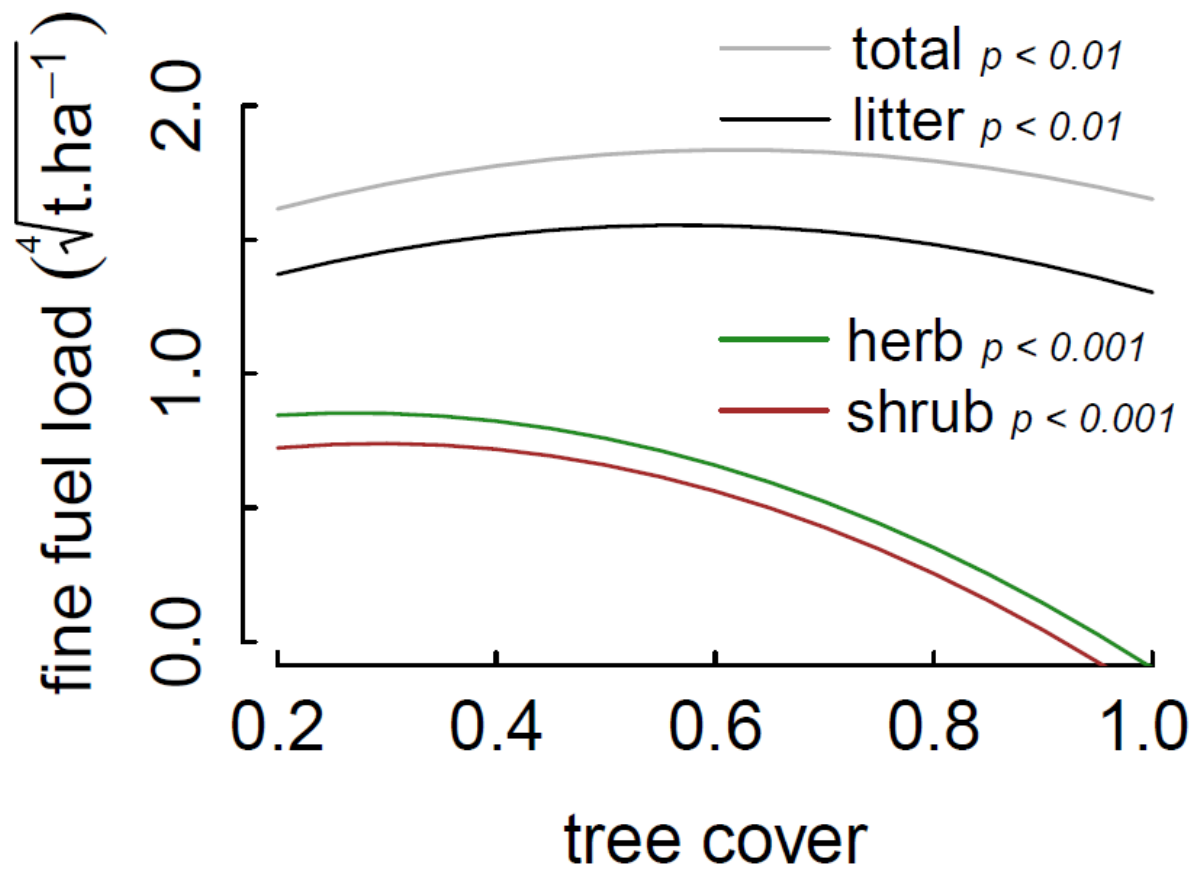


Figure S2: Second-order polynomial regressions relating litter, herb, shrub and total fine fuel load to tree cover

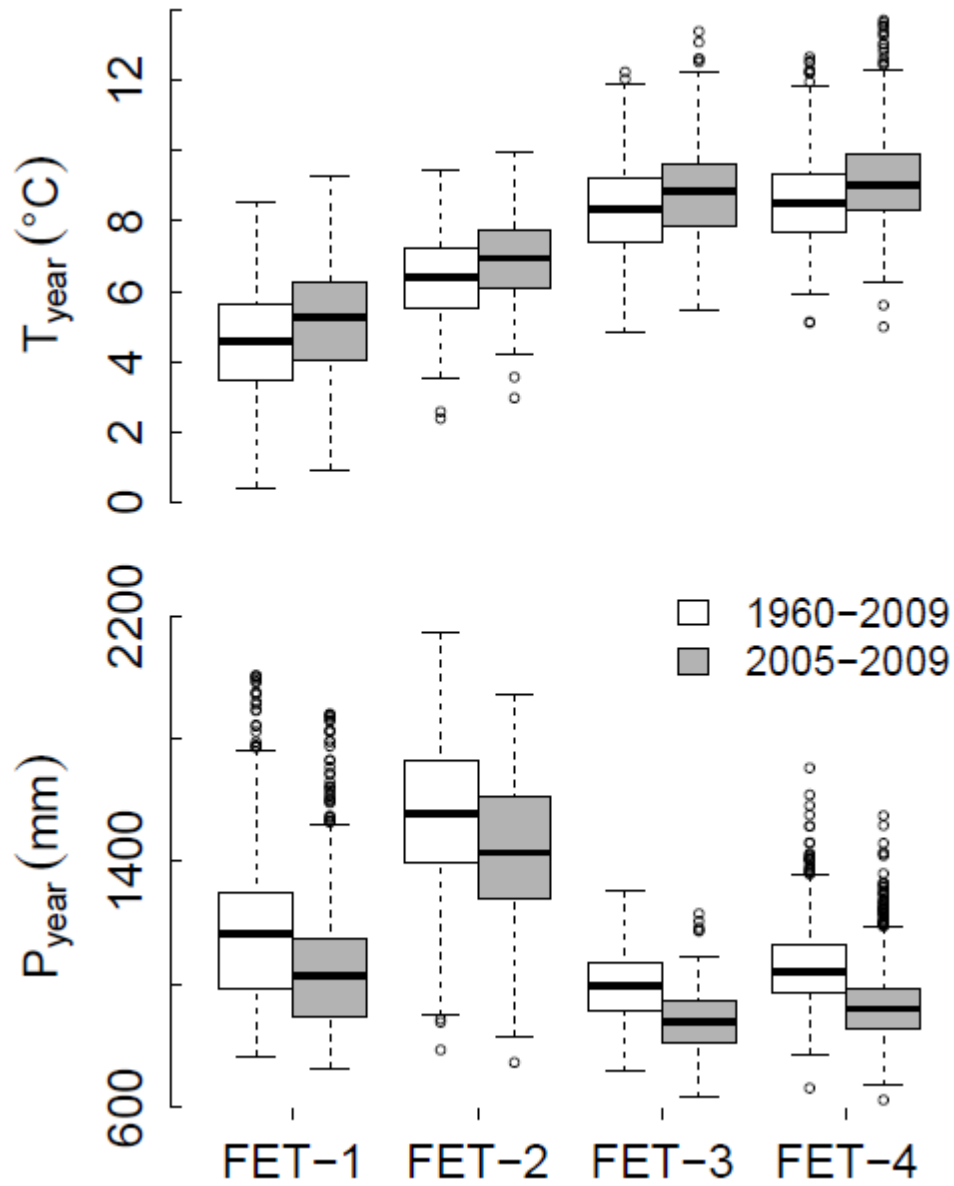


Figure S3: Distribution by FET of mean annual temperatures and precipitation over 1960-2009 *versus* 2005-2009

7.3. ANNEXE 3 :

Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (en révision) Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps

Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps

Thibaut Fréjaville^{1,2*}, Thomas Curt¹, Christopher Carcaillet^{2,3}

1 - IRSTEA, Ecosystèmes Méditerranéens et risques, F-13182 Aix-en-Provence, France ;

2 - École Pratique des Hautes Études, F-75014 Paris, France

3 – Laboratoire Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (UMR5023 CNRS), Université Lyon 1, F-69622 Villeurbanne, France

*Corresponding author: thibaut.frejaville@gmail.com

Abstract

Aim Testing the biogeographical variability of plant community flammability according to niche properties of mountain trees.

Location Western Alps, from montane to subalpine belts, Mediterranean and medio-European biozones.

Methods Community flammability is here assessed by the potential intensity of surface fires, simulated for a wide range of fuel structural traits (plant biomass and necromass) under locally extreme conditions in litter moisture levels. Boosted regression trees were used to predict fire intensity in French national forest inventory plots from climatic and structural attributes of forests. A niche separation analysis was used to model the flammability niches of Alpine trees, i.e. the variability of fire intensity within the species distribution.

Results Species-weighted mean and variance of community flammability increase with niche's position and size, respectively, along drought and canopy opening gradients. Explicitly, the most flammable forests have a low-stature and open canopy, and occur in areas that depict both rainy springs (enhancing biomass growth) and dry autumns (limiting necromass decomposition). Montane (*Quercus pubescens*, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*) and subalpine trees (*Larix decidua*, *P. uncinata*) have the highest flammable niches, especially *Pinus cembra* that has a narrow niche mostly restricted to flammable communities. On the contrary, *Abies alba*, *Picea abies* and *Fagus sylvatica* occur in flammable communities only at their drier margins within sub-Mediterranean or subalpine open forests. However, the recent changes in climate conditions during last decades suggest that forest flammability has increased, especially in the most flammable plant communities.

Main conclusions Tree cover and the seasonality of precipitation should mostly drive fire intensity gradients in south European mountain forests. Considering fuel and weather, our findings highlight that mountain trees are unequally exposed to increasing fire risk under global changes depending on both the position and size of their ecological niche, the narrow-niche subalpine pines being the most exposed and the wide-niche montane trees the less.

Key-words: boosted regression trees, community flammability, environmental niche, fine fuel moisture code, fire behaviour, species distribution models

INTRODUCTION

Plant species occur as dominant, transient or subordinate within communities depending on environmental conditions and inter-specific relationships (Grime, 1998). The distribution of plant functional traits and thereby ecosystem properties are consequently mediated by the dominant species which contribute most to total plant biomass (mass-ratio hypothesis, Grime, 1998; Garnier *et al.*, 2004). Plant flammability differs among species and life form mainly according to fuel structural traits such as surface-to-volume ratio of twigs and leaves, canopy architecture and bulk density (Papió & Trabaud, 1990; Jaureguiberry *et al.*, 2011; Santana *et al.*, 2011). Founded on this perspective the dominant plant species should determine the flammability of their habitat and, constrain the flammability environment of transient and subordinate species. The concept of flammability niche has been introduced by Possingham *et al.* (1995) to explore how fire-adapted and non fire-adapted species can coexist. However, assessing how flammability changes between plant communities and ultimately along species distribution area has not been addressed by now. Yet, assessing how flammability varies biogeographically may help to elucidate what are the ecological drivers of community-level differences in flammability (e.g. Bond & Midgley, 1995; Bowman *et al.*, 2014). Moreover, under a context of rapid global changes, it will improve our ability to quantify the degree to which ecosystems or species are exposed to fire damage in a given geographical range and, therefore, to manage fires within newly fire-prone ecosystems.

Climate warming has lead to an increase in fire activity these past decades in mountain forests of western USA (Westerling *et al.*, 2006) and south-western Europe (Fréjaville & Curt, 2015). At a global scale this trend would be reinforced in the next future (Moritz *et al.*, 2012) defining European mountain ecosystems as newly fire-prone especially since the increasing forest cover and connectivity associated to land use abandonment. In the Alps, paleoecological analyses have shown that biomass availability and climate co-determined the natural fire regimes, until human land-uses changed species composition and vegetation

structure during the last millennia (Carcaillet *et al.*, 2009; Colombaroli *et al.*, 2010). In the Alps, historical fire regimes would be typified by frequent low-intensity surface fires (Genries *et al.*, 2009b) like in other mountain regions (Schoennagel *et al.*, 2004; Rother & Grissino-Mayer, 2014), highlighting the predominant role of surface fuels (litter, herb, shrub) for the fire spread.

According to Hutchinson (1957), the duality between the physical environment and the niche infers reciprocal properties of species distribution between the geographical and the niche space (Colwell & Rangel 2009). In particular, the realized niche defines the spatial distribution of species under contemporary constraints (Austin *et al.*, 1990; Guisan & Zimmermann, 2000). We hypothesized that flammability varies among plant communities and, ultimately, with the environmental conditions that constrain plant species distribution. To address it, we aimed to analyze how the range of current climatic and forest biophysical conditions determines the flammability biogeography and, as a corollary, the flammability niches of tree species in the western Alps. Tree flammability niche was assessed by the variability of community flammability within the species abundance distribution. Community flammability was quantified by the propensity of surface fuels to burn with high intensity. Fire intensity was simulated along wide ecological gradients based on structural traits of understory fuel strata (litter, grass, shrub) and on litter moisture contents estimated under locally-extreme weather conditions. We focused on extreme weather conditions because fires in these mountains are currently constrained by the occurrence of dry conditions (Zumbrunnen *et al.*, 2009; Fréjaville & Curt, 2015), which are expected to increase in the next future (Im *et al.*, 2010).

We addressed the following questions: (1) does community flammability vary with the environmental conditions that shape community composition? (2) Does community flammability differ between and within species distribution according to their niche properties? (3) How does flammability niche vary between dominant trees and, what are the most exposed part from the core to the edges of their distribution?

METHODS

Data set

The abundance distribution of the most frequent woody plant species ($n = 74$) was analysed across the four forest ecosystem types of the western Alps (-see Appendix S1 in Supporting Information). Specifically, the southern range under Mediterranean influence - met in France, Italy, Slovenia and Switzerland - gathers low-elevation forests that display a low stature

canopy with high cover of small to tall shrubs under open ('open-Mediterranean' type) to close canopies ('close-Mediterranean'). The 'moist-northern' type - classically occurring in the northern Alpine areas in France, Germany, Switzerland and Austria - gathers the dense and tall forests of the northern montane belt with oceanic influence and therefore abundant precipitation. Open canopy subalpine forests of the inner continental range (e.g. in France, Switzerland, Germany, Italy, Austria) constitute the 'dry-subalpine' type with higher cover of grass or dwarf shrubs.

Community composition and forest structural attributes (tree cover, mean tree height, tree basal area, tree density, herb cover, shrub cover) were both obtained from 2609 plots of the annual campaigns (2005-2011) of the French national forest inventory (*Inventaire Forestier National*, hereafter IFN plots). Climate data at 1×1 km resolution was computed by Fréjaville and Curt (2015) and includes 2005-2009 averages of (1) monthly precipitation, (2) monthly mean temperatures, (3) the annual degree-day sum above 5°C over the growing season (GDD_5) and (4) monthly mean values and the annual 95th percentile of both the drought code and the fine fuel moisture code, two components of the Canadian Fire Weather Index System (van Wagner, 1987) varying with daily temperature, precipitation, relative humidity and wind speed.

Species niches

To relate woody species assemblages to their environment we used a niche separation method, the outlying mean index analysis (OMI, Dolédec *et al.*, 2000). This method makes no assumption about the shape of species response curves to the environment, gives equal weight to species-rich and species-poor sites and has demonstrated better explanatory performance than both canonical correspondence analysis (CCA) and redundancy analysis (RDA) (Dolédec *et al.*, 2000; Thuiller *et al.*, 2004). The environmental space, defined by both climatic (abiotic) and forest structure (biotic) attributes of IFN plots, was reduced in two dimensions using the first two axes of the OMI analysis (hereafter OMI space), which both explain 83% of species niche separation (Appendix S1). Niche position of a given species is defined by its abundance-weighted mean coordinates (species centroid) on the first two OMI dimensions. Niche size is defined by the relative area of the OMI space in which the species has more than 95% probability of being located, quantified by kernel-based probability density contours (Worton, 1995). In this way, niche size equals one for a theoretically ubiquitous species that performs similarly under the whole range of observed environmental conditions (i.e. uniformly distributed among habitats). Pair-wise niche overlaps of the most

frequent tree species ($n = 29$) were computed from their abundance-weighted distribution on each dimension using kernel density functions (Mouillot *et al.*, 2005) to cluster species by their ecological affinity (Appendix S2).

Simulating fire intensity

Fuel parameters

Fine fuel parameters ($\phi < 6$ mm) were measured in 96 forest plots (hereafter “fuel plots”) across latitudinal and altitudinal gradients of the western Alps for live and dead plant material constituting the fuel bed, i.e., litter, herb and shrub (Appendix S1). Surface-to-volume ratio of leaves (litter and shrub) and the bulk density, load, arrangement and dimensions (phyto-volume) of shrub layers were computed from the dominant species (absolute cover $> 10\%$). In contrast, the load and depth of litters and grass were measured in quadrats evenly spaced along the 60-m perimeter of a triangle. Fuel parameters were computed for each moisture $\times$ wind scenario (i.e. weather-dependant computations) because the vertical continuity between ground (litter and herb) and aboveground fuels (shrub layers) was considered specific to the flame dimension. Vertical continuity was tested using the crown-fire transition criteria of van Wagner (1977) to consider only the shrub layers that theoretically participate to the spread of surface fires (Appendix S1).

Fire simulations

Fire-line intensity (FLI, in kW.m^{-1}) was simulated within the Fuel plots under a range of dead fuel moisture (5-14%, moisture *scenarii*) using the program Flammap (Finney, 2006). Litter moisture was predicted from the daily fine fuel moisture code (e.g. Bessie & Johnson, 1995), specifically from its annual 95th percentile (hereafter ffmc) to estimate litter moisture content under locally (1×1 km) extreme weather conditions (i.e., the mean threshold value of the 15 driest days of the year). Living fuel moisture was set to 100%. We assume that the spatial variability in the direct influence of weather on fire intensity is primarily related to the moisture content of litter rather than living fuels, the combustion of live fuels relying to the combustion of dead fuels (Davies & Legg, 2011), which have much lower minimal moisture levels. Simulations were repeated for three levels of above-canopy wind speed (10, 30, 50 km.h^{-1} , wind *scenarii*). Adjustment of mid-flame wind speeds by canopy dimensions (Andrews, 2012) were performed under the Flammap program (Finney, 2006). For brevity and because changes in wind speed did not alter the findings of this study, we only described the simulation outputs for the intermediate scenario (30 km.h^{-1}).

Predicting fire intensity

Modelling environment-flammability relationships

We performed boosted regression trees (BRT, Elith *et al.*, 2008) to model the spatial variation in fire intensity (simulated values) from environmental predictors (climate and forest structure parameters) using litter moisture (ffmc) as a covariable. The predictive performance of the BRT model was tested by cross-validations using the procedure of Hastie *et al.* (2009). The relative influence of environmental predictors was assessed from the BRT model. We prior used Multi-Linear Regression models (MLR) to select for the best environmental predictors and test their significance.

Fire intensity projections (FLIp)

To analyse the spatial variation of flammability over the range of the western Alps, we predicted the fire-line intensity in the 2609 IFN plots (FLIp) using the non-parametric model (BRT) and locally-estimated litter moisture under extreme conditions (ffmc). This machine learning procedure has already been used to model with high performances either environmental niches (Elith *et al.*, 2008) or fire distribution as a function of environmental conditions (Parisien & Moritz, 2009).

Finally, the variation of community flammability within the geographical range of the western Alps or within the niche space (OMI space) was quantified by the variation of FLIp between IFN plots. In this way we could analyse how community flammability varies along the variability of habitats in which each species may likely occur.

Inter-specific comparison tests

To detect significant differences in litter moisture between dominant tree species, fuel parameters and flammability, we used ANOVA and post-hoc HSD's tests under a bootstrap procedure. For each dominant tree species, community-level values were weighted by the abundance of the species in the community. Inter-specific comparisons of (1) ffmc, (2) temporal trend of ffmc over 1960-2009, and (3) FLIp were carried out on IFN plots ($n = 2609$). Temporal trends were quantified by the coefficient (τ) of Mann-Kendall modified trend tests (Hamed & Ramachandra Rao, 1998) conducted in each IFN plot. In contrast, inter-specific comparisons of fuel parameters were carried out on Fuel plots. Finally, we repeated HSD tests 1000 times on 100 randomly sampled values *per* species. Significant differences

between species were achieved if the HSD's p -value – corrected for the number of groups, i.e. species – was < 0.05 in more than 95% of cases.

Figures that describe inter-specific comparisons are designed as follow, dominant tree species are clustered by their ecological affinity (Appendix S2) and are ranked on the right axis according to elevation (increasing elevation from left to right). All analyses and calculations were realized under the R environment (R Core Team, 2013).

RESULTS

Fuel and weather

Inter-specific comparison of community-level fuel parameters indicated significant differences in forest fuel properties (Table 1). Subalpine forests (*Larix decidua* Mill., *Pinus uncinata* Mill., *P. cembra* L.) exhibit the highest levels in fine litter load, herb load, shrub fine fuel load, shrub bulk density and surface-to-volume ratio of leaves (litter and shrub), especially in forests (co-)dominated by *P. cembra*. In contrast, the lower levels (except for litter) were found in mid-elevation closed forests dominated by *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karst.) and, especially *Fagus sylvatica* L., whereas sub-Mediterranean forests (*Quercus pubescens* Willd., *Pinus nigra* Arn., *P. sylvestris* L.) exhibit more contrasted flammability levels depending on the fuel parameters or the dominant species. Specifically, community flammability is enhanced by high loads of live fuels (herb or shrub) in *P. nigra*, as well in *P. sylvestris* forests which also display higher and heavier fuel beds of litter and shrubs. On the contrary, flammability is reduced by low shrub bulk densities and low surface-to-volume ratio of litter leaves, or e.g. by a low amount of fine fuels in forests dominated by *Q. pubescens*.

The recent climatology (2005-2009) of the 95th percentile of the fine fuel moisture code (ffmc, Fig. 1a) indicates highly significant differences in the severity of weather conditions to which the dominant trees are subjected (Fig. 1b). Under annual extreme conditions, species from lowest altitudes (*Q. pubescens*, *Pinus nigra*, *P. sylvestris*) have lower estimated contents of fine litter moisture than other dominant trees growing at higher elevation ($p < 0.05$, Fig. 1b). Temporal trend analyses indicated that fine litter moisture contents have greatly decreased these past decades for annual extreme conditions (1960-2009, Fig. 1b), and that changes were more pronounced for *Q. pubescens*, *P. nigra* and *P. sylvestris* (Fig. 1c).

Stand-scale prediction of fire-line intensity

Boosted Regression Trees (BRT) indicated that variation in fire-line intensity (FLI) according to forest fuel and extreme weather conditions are mostly explained by a few number of environmental predictors ($R^2 = 0.88$, $p < 0.001$, Fig. 2a ; Appendix S3). BRT indicated that herb cover, tree cover and autumn precipitation have the highest relative influence in explaining FLI (30, 17 and 17% respectively, Table 2). An independent Multi Linear Regression model (MLR, $R^2 = 0.69$, $p < 0.001$) indicated significant ($p < 0.01$) positive effects for spring precipitation, herb cover and stand basal area ($t = 5.7$, 4.5 and 2.9 respectively, Table 2), and negative effects for autumn precipitation ($t = -5.9$), tree cover ($t = -4.5$), mean tree height ($t = -3.3$) and precipitation of the driest month ($t = -2.9$). Cross-validation tests indicated that the BRT model has a high predictive power ($R^2 = 0.58$, $p < 0.001$, Fig. 2a). Indeed, the distribution of FLI between dominant trees shows good agreement between simulated and predicted values (Fig. 2b).

Inter-specific comparison tests detected significant differences in FLIp between dominant tree species ($p < 0.05$, Fig. 2b), despite of a high intra-specific variability. In average, species from the northern moist range (*Fagus*, *Abies*, *Picea*) abound in the less flammable forests ($p < 0.05$); lowest-elevation trees (*Q. pubescens*, *Pinus nigra*, *P. sylvestris*) growth in forests with similar flammability to that of highest-elevation trees (*Larix decidua*, *Pinus uncinata*). However, the highest flammability level is exhibited by *Pinus cembra* (Fig. 2b).

Macroecological patterns of fire-line intensity

Regression analyses indicated that the variability of FLIp between and within the most frequent tree species is largely explained by their niche properties (i.e. size and position). Specifically, mean values of species FLIp distributions are clearly discriminated by the tree niche's position ($R^2 = 0.92$, $p < 0.001$, Fig. 3a). In particular, FLIp increases linearly with the niche position along the first and second OMI axes ($t = 7.6$ and 17.1 respectively, $p < 0.001$): the more the species occurs within low open canopy forests in hot and dry climate, the more flammable the niche (Table 3). In addition, standard deviation (σ) of species FLIp distributions increases with the niche size ($r^2 = 0.16$, $p = 0.02$, Fig. 3b): the larger the niche, the higher the flammability range. These results illustrate that the first two axes of the OMI analysis mostly explained the between-community variation in FLIp ($R^2 = 0.54$, $p < 0.001$, Fig. S1).

Consequently, FLIp variation across the western Alps indicated strong spatial patterns of flammability (Fig. 4). Flammability ranges from low values in forests of the external northern

Alps ('moist-montane' type) to high values in elevated forests of the inner Alps ('dry-subalpine'). The southern part exhibit low-to-moderate ('close-Mediterranean') and high flammability clusters ('open-Mediterranean'). The variation of FLIp within the environmental space of climatic and forest structural attributes (Fig. 5, OMI space) illustrates their strong influence on community flammability (Table 2). Specifically, the distribution of *Q. pubescens*, *P. nigra* and *P. sylvestris* trees is centred between the highly flammable 'open-Mediterranean' forests (top-right subset of the niche space, Fig. 5) and the moderately flammable 'close-Mediterranean' forests (bottom-right subset). Therefore their niches are moderately flammable in the core and highly flammable only within the open-canopy margin (Fig. 5 top). Species niches of *Fagus*, *Abies*, *Picea* are centred in the least flammable environments ('moist-montane' type, bottom-left subset); with an increasing exposition toward the dry margins at low- ('close-Mediterranean' and 'open-Mediterranean', right subset) and high-elevation ('dry-subalpine', top-left subset) (Fig. 5 middle). The extent of highly flammable environments over the niche's core and margins of subalpine species is the highest for *Pinus cembra*, then *P. uncinata* and *Larix decidua* (Fig. 5 bottom). The current narrow niches of *Pinus cembra* and *P. uncinata* are the most constrained within open canopy forests leading to the relative smallest extend and proportion of low-flammability margins (Fig. 5).

DISCUSSION

This study highlighted that the spatial variation of community flammability in the western Alps is determined by a multivariate set of biotic (biomass) and abiotic (climate) conditions that can be represented in an n-dimensional environmental space, in the same way than wildfire distribution (Parisien & Moritz, 2009). The pyrogeography, or the spatial distribution of fire, attempts to quantify observed variability in fire activity as a function of a complex interplay of environmental factors (Krawchuk *et al.*, 2009; Parisien & Moritz, 2009). However this general framework, which is generally based on satellite observations, is still restrained to fire occurrence that fails to reveal the complete picture of the fire regime. Indeed, despite describing the way fire energy affects ecosystems, assessing the spatial variation of fire intensity at broad scales remains a challenging task (Keeley, 2009). Based on fire behaviour simulations across wide ecological gradients, we first modelled the macroecological variation of potential fire intensity in both geographical and environmental spaces. Because the diversity of biogeographical patterns in European mountains is almost fully represented in the western Alps (Ozenda, 1985), the variability of community flammability we quantified should be representative of most of European mountain forests

under a similar range of climatic conditions, as for instance the Pyrenees. However, the sole major exception to this last assertion would be one subalpine community of the eastern Alps (northeastern Italy, Austria, Slovenia) characterized by dense dwarf pine, *Pinus mugo* Turra, understory those fuel structural distribution and quality is unique and almost inexistent in the central and western Alps.

Defining the flammability niche of mountain trees

We found that community flammability exhibits strong biogeographic patterns in the western Alps in terms of both extreme weather conditions and fuel properties. In particular, flammability varies biogeographically in relation to a combination of environmental factors that are related to the distribution of woody plant assemblages (Table 2 & 3), strengthening our hypothesis. Apart from the litter moisture, the intensity of surface fires increases with decreasing tree cover, tree height and autumn precipitations and with increasing stand basal area and spring precipitations (Table 2). These findings illustrate the strong indirect effect of canopy dimensions, in particular the tree cover, on fire intensity through the availability of fine understory fuels (Trauernicht *et al.*, 2012). While flammability is lower in moist and dense productive forests (bottom-left quarter of the niche space, Fig. 5), we found that an increase in tree basal area (from low to moderate values, Appendix S3) enhances community flammability as already been found for fire probability in the Catalanian Pyrenees, Spain (González *et al.*, 2006). Similarly, species distribution is strongly associated with these forest biophysical properties and with climatic gradients of temperature and precipitation (Table 3). Indeed, the latter represents the main drivers of plants distribution (e.g. Prentice *et al.*, 1992) and fires (e.g. Krawchuk *et al.*, 2009) whereas the former represents the sheltering effect on understory microclimatic conditions (Ray *et al.*, 2005; Hoffmann *et al.*, 2012).

Surprisingly, we did not found significant effect of temperature gradients on fire intensity although forests with Mediterranean influences exhibit lower estimated content of litter moisture (Fig. 1). In fact, community fuel properties that enhance flammability in Alpine forests are negatively correlated with annual, winter and spring temperatures through interrelationships with species composition (Fréjaville *et al.*, in review). This is likely due to the high expression of these flammability traits in the cold but therefore highly flammable subalpine forests (Table 2, Fig. 2b). On the contrary, the amount of precipitation showed two contrasting significant effects on fire intensity, negative in autumn and positive in spring. A higher residence time and accumulation of fine litter under dry autumns (limited decomposition) may explain the former (Meentemeyer *et al.*, 1982). On the contrary, the

latter should be related to a higher amount and continuity of flammable biomass under rainy springs (enhancing productivity) that favours fire in the following dry summer, as shown for Mediterranean (Pausas, 2004), mountain and subalpine fires (Zumbrunnen *et al.*, 2009). These findings emphasize that fires in Alpine forests should be primarily driven by changes in precipitation and not temperature as already suggested for the past millennia (Blarquez *et al.*, 2010).

Consequently, the flammability niches of Alpine tree species are defined by the species distribution properties along precipitation and canopy closure gradients, accounting for the variability of fire intensity to which the species is exposed.

Flammability niches and species exposure

These findings emphasize flammability as a complex and emergent ecosystem property (Whelan, 1995) that varies biogeographically and, in a predictable manner, within the environmental niches of tree species. In the Alps, lower elevation species dominate the hotter and drier environments that display high shrub loads conferring them a high flammability. In contrast the shade tolerant montane species display both the lowest amount of fine fuels and the highest litter moisture levels leading to the lesser intense fires. At similar litter moisture levels, the subalpine species dominate the most flammable forests, especially for *Pinus cembra* (Fig. 2b), by presenting the highest load of dead (fine litter) and living fuels (grass), the highest shrub bulk density and the highest surface-to-volume ratio of litter leaves. Species dominance in a given subset of conditions thus determines their average exposure to intense fires. In particular, we found that niche position and size both determine the degree of species exposure to flammable conditions (Fig. 3). Indeed, the more the niche is centred towards dry and low-stature forests (right subset of the niche space) and especially towards open canopy forests (top subset), the higher the mean flammability of communities in which the species growth. Further, we found that the extent of flammability conditions to which species are exposed increases with their niche size. This points out that the degree of species exposure to potential fire damage changes from the core to the edges of its distribution, in a greater extent for ubiquitous species. For instance, the supra or montane-Mediterranean trees (*Q. pubescens*, *P. nigra*, *P. sylvestris*) benefit from favourable margins in association with shade tolerant species over closer canopy forests (Fig. 5 bottom subset). The latter may suffer intense fires only at their dry margins in association with open-canopy species at both low and high elevation (Fig. 5 top subset). Finally the subalpine species may benefit lower fire intensity

within dense forests at lower elevation, in particular in the moist montane belt of shade tolerant species (Fig. 5 bottom-left subset).

Similarly, species niche properties were found to be powerful indicators of species' sensitivity to climate change (Thuiller *et al.*, 2005). Specifically, the authors demonstrated that under a warmer climate, the extent of remaining habitats that are suitable for European plants increases with the species' niche position on temperature gradients and also with the niche breadth. In addition they found that marginal species (inhabiting a narrow range of environmental conditions) from the coldest habitats (mountain and boreal regions) are expected to be more sensitive than species in the warmest environment (Mediterranean) due to lower remaining or gained habitats. These findings suggest that marginal subalpine species (top-left subset of the niche space) such as *Pinus uncinata* and especially *P. cembra* are the most exposed to both climate change and fire damage under a warmer climate and an extreme fire weather, respectively.

Flammability niches and global changes

By accounting for canopy dimensions, our niche analysis directly considered the species interactions because, in the western Alps, the latter are mostly driven by species differences in the ability to compete for light (Kunstler *et al.*, 2012). Further, a recent increase in the dominance of shade tolerant species with increasing forest maturation (canopy closure with stand age) has recently been detected at low and middle elevation in response to land-use changes (Bodin *et al.*, 2013), leading to a higher functional similarity (low leaf mass per area, Kunstler *et al.*, 2012). This implies that low flammable forests dominated by shade tolerant trees (bottom-left) should be less available as a favourable margin for pines (high leaf mass per area, Kunstler *et al.*, 2012), preferring more open canopies compared to larch that may better co-dominated these forests (low leaf mass per area, Kunstler *et al.*, 2012) partly due to their long life expectancy (500-1000 years) and despite a recruitment deficit since the 1960s (Battipaglia *et al.* 2014). On the other hand this trend would reinforce the geographical extent of this few flammable subset (bottom-left) dominated by spruce, fir and beech and thus decrease the fire exposure of transient or subordinates shade tolerant species. In the same time, the recent progressive and spontaneous afforestation of low productive pastures at higher elevation, in addition to climate warming effects (Lenoir *et al.*, 2008), has favoured the abundance of subalpine trees, especially *Pinus cembra* (Motta & Lingua, 2005; Battipaglia *et al.*, 2014). The combination of these ongoing global changes may thus promote an increase in the geographical extent of highly flammable environments (top-left subset),

and especially by favouring the return of dominance of flammable subalpine species such as *Pinus cembra*. In fact this species still occurs across fragmented populations while it abounded during the Holocene in the western Alps (Ali *et al.*, 2005) favouring fire (Genries *et al.*, 2009a; Blarquez & Carcaillet, 2010; Blarquez *et al.*, 2012).

These findings rise the issue of the species vulnerability to fire across their distribution range that put in scene another kind of plant traits, such as those that infer fire resistance. A previous fire experiment study has shown that young trees of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Abies alba* have a thicker and less flammable bark than *Pinus cembra* which appears as the less resistant dominant tree to fire, while its co-dominant species *Larix* in subalpine woodlands exhibit the highest resistance (Fréjaville *et al.*, 2013). This suggests potential contrasted response to fire both within and between the flammability subsets of the niche space, that need further evaluation to test whether fire and tree communities can be at equilibrium as for the past millennia (Leys *et al.*, 2014) thus questioning the resistance and the resilience of communities facing the natural range of variability of fire regime.

The direct influence of climate on fire intensity (e.g. fuel moisture) was taken into account using the fine fuel moisture code which integrates the influence of daily variations in temperature, humidity, precipitation and wind speed (van Wagner, 1987). In Euro-Mediterranean areas, this drought index appears as a good predictor of monthly burned areas (Amatulli *et al.*, 2013). We demonstrated that the annual extreme values of this index have greatly increased these past decades and in a greater extent for the most flammable communities (Fig. 1b). These findings imply that the recent increase in the severity of weather conditions have led to a rise in fire activity (Fréjaville & Curt, 2015) and potentially fire intensity over mountains ecosystems. Otherwise, evidence from recently observed trends shows that changing climate has a profound influence on species' range expansion and contraction leading to community shifts (Walther *et al.*, 2002). In addition to land use changes phenomenon that appears to be the main driver of forest expansion in European mountains (Chauchard *et al.*, 2007; Améztegui *et al.*, 2010), these global change induced shifts in vegetation can amplify or override the direct influence of climate change on fire regimes. By defining non-overlapping regions in the niche space, it is possible to classify and map ecoregions on geographical scales and project them for past and future climates (Hargrove & Hoffman, 2004; Saxon *et al.*, 2005). Our framework analysis appears as a powerful way to analyse the macroecological patterns of community flammability while being able to test they fluctuation in response to global changes phenomenon.

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support was provided by the FUME Project under the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) and by grants from the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA). We thanks all the contributors of the French national forest inventory database, Jean-Philippe Vidal for providing climate data and Jean-Michel Lopez, Roland Estève, Fabien Guerra, Christian Ripert and Annabelle Rivoal for their invaluable assistance in fieldwork.

REFERENCES

- Ali, A.A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P. & Terral, J.-F. (2005) *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *Journal of Biogeography*, **32**, 1659–1669.
- Amatulli, G., Camia, A. & San-Miguel-Ayanz, J. (2013) Estimating future burned areas under changing climate in the EU-Mediterranean countries. *Science of The Total Environment*, **450–451**, 209–222.
- Améztegui, A., Brotons, L. & Coll, L. (2010) Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 632–641.
- Andrews, P.L. (2012) *Modeling wind adjustment factor and midflame wind speed for Rothermel's surface fire spread model*, General Technical Report RMRS-GTR-266, USDA Forest Service, Fort Collins, CO.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. & Margules, C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, **60**, 161–177.
- Battipaglia, G., Büntgen, U., McCloskey, S.P., Blarquez, O., Denis, N., Paradis, L., Brossier, B., Fournier, T. & Carcaillet, C. (2014) Long-term effects of climate and land-use change on larch budmoth outbreaks in the French Alps. *Clim Res*, **62**, 1–14.
- Bessie, W.C. & Johnson, E.A. (1995) The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology*, **76**, 747–762.
- Blarquez, O., Bremond, L. & Carcaillet, C. (2010) Holocene fires and a herb-dominated understorey track wetter climates in subalpine forests. *Journal of Ecology*, **98**, 1358–1368.

- Blarquez, O. & Carcaillet, C. (2010) Fire, fuel composition and resilience threshold in subalpine ecosystem. *PLoS ONE*, **5**, e12480.
- Blarquez, O., Carcaillet, C., Elzein, T.M. & Roiron, P. (2012) Needle accumulation rate model-based reconstruction of palaeo-tree biomass in the western subalpine Alps. *The Holocene*, **22**, 579–587.
- Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R. & Dupouey, J.-L. (2013) Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, **24**, 269–283.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (1995) Kill thy neighbor - an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos*, **73**, 79–85.
- Bowman, D.M.J.S., French, B.J. & Prior, L.D. (2014) Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, **5**, art590.
- Carcaillet, C., Ali, A.A., Blarquez, O., Genries, A., Mourier, B. & Bremond, L. (2009) Spatial variability of fire history in subalpine forests: from natural to cultural regimes. *Ecoscience*, **16**, 1–12.
- Chauchard, S., Carcaillet, C. & Guibal, F. (2007) Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems*, **10**, 936–948.
- Colombaroli, D., Henne, P.D., Kaltenrieder, P., Gobet, E. & Tinner, W. (2010) Species responses to fire, climate and human impact at tree line in the Alps as evidenced by palaeo-environmental records and a dynamic simulation model. *Journal of Ecology*, **98**, 1346–1357.
- Davies, G.M. & Legg, C.J. (2011) Fuel moisture thresholds in the flammability of *Calluna vulgaris*. *Fire Technology*, **47**, 421–436.
- Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Elith, J., Leathwick, J.R. & Hastie, T. (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 802–813.
- Finney, M.A. (2006) An overview of FlamMap fire modeling capabilities. *Proceedings of the Fuels Management-How to Measure Success*, 213–220.
- Fréjaville, T. & Curt, T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, **129**, 239–251.

- Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (in review) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability syndrome of Alpine forests.
- Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**, art466.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. & others (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Genries, A., Mercier, L., Lavoie, M., Muller, S.D., Radakovitch, O. & Carcaillet, C. (2009a) The effect of fire frequency on local cembra pine populations. *Ecology*, **90**, 476–486.
- Genries, A., Morin, X., Chauchard, S. & Carcaillet, C. (2009b) The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest. *Journal of Ecology*, **97**, 728–741.
- González, J.R., Palahí, M., Trasobares, A. & Pukkala, T. (2006) A fire probability model for forest stands in Catalonia (north-east Spain). *Annals of Forest Science*, **63**, 169–176.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.
- Hamed, K.H. & Ramachandra Rao, A. (1998) A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, **204**, 182–196.
- Hargrove, W.W. & Hoffman, F.M. (2004) Potential of multivariate quantitative methods for delineation and visualization of ecoregions. *Environmental management*, **34**, S39–S60.
- Hastie, T., Tibshirani, R. & Friedman, J. (2009) *The Elements of Statistical Learning - Data Mining, Inference, and Prediction, Second Edition*, Springer-Verlag, New York.
- Hoffmann, W.A., Jaconis, S.Y., Mckinley, K.L., Geiger, E.L., Gotsch, S.G. & Franco, A.C. (2012) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology*, **37**, 634–643.
- Hutchinson, G.E. (1957) *Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, pp. 415–427. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Im, E.S., Coppola, E., Giorgi, F. & Bi, X. (2010) Local effects of climate change over the Alpine region: A study with a high resolution regional climate model with a surrogate climate change scenario. *Geophysical Research Letters*, **37**, L05704.

- Jaureguiberry, P., Bertone, G. & Diaz, S. (2011) Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecology*, **36**, 821–829.
- Keeley, J.E. (2009) Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 116–126.
- Krawchuk, M.A., Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Van Dorn, J. & Hayhoe, K. (2009) Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. *PLoS ONE*, **4**, e5102.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Kattge, J. & Coomes, D.A. (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, **15**, 831–840.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P. & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768–1771.
- Leys, B., Carcaillet, C., Blarquez, O., Lami, A., Musazzi, S. & Trevisan, R. (2014) Resistance of mixed subalpine forest to fire frequency changes: the ecological function of dwarf pine (*Pinus mugo* ssp. *mugo*). *Quaternary Science Reviews*, **90**, 60–68.
- Meentemeyer, V., Box, E.O. & Thompson, R. (1982) World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, **32**, 125–128.
- Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Batllori, E., Krawchuk, M.A., Van Dorn, J., Ganz, D.J. & Hayhoe, K. (2012) Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere*, **3**, art49.
- Motta, R. & Lingua, E. (2005) Human impact on size, age, and spatial structure in a mixed European larch and Swiss stone pine forest in the Western Italian Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 1809–1820.
- Mouillot, D., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J.A., Wilson, J.B. & Chi, T.D. (2005) Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, **145**, 345–353.
- Ozenda, P. (1985) *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*, Masson, Paris.
- Papió, C. & Trabaud, L. (1990) Structural characteristics of fuel components of five Mediterranean shrubs. *Forest Ecology and Management*, **35**, 249–259.
- Parisien, M.-A. & Moritz, M.A. (2009) Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, **79**, 127–154.

- Pausas, J.G. (2004) Changes in fire and climate in the eastern Iberian peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change*, **63**, 337–350.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A. & Solomon, A.M. (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117–134.
- Ray, D., Nepstad, D. & Moutinho, P. (2005) Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. *Ecological Applications*, **15**, 1664–1678.
- R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rother, M.T. & Grissino-Mayer, H.D. (2014) Climatic influences on fire regimes in ponderosa pine forests of the Zuni Mountains, NM, USA. *Forest Ecology and Management*, **322**, 69–77.
- 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.
- Saxon, E., Baker, B., Hargrove, W., Hoffman, F. & Zganjar, C. (2005) Mapping environments at risk under different global climate change scenarios: Mapping risk under climate change scenarios. *Ecology Letters*, **8**, 53–60.
- Schoennagel, T., Veblen, T.T. & Romme, W.H. (2004) The interaction of fire, fuels, and climate across Rocky Mountain forests. *BioScience*, **54**, 661–676.
- Thuiller, W., Lavorel, S. & Ara'ujo, M.B. (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347–357.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S. & Rebelo, T. (2004) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, **85**, 1688–1699.
- Trauernicht, C., Murphy, B.P., Portner, T.E. & Bowman, D.M.J.S. (2012) Tree cover–fire interactions promote the persistence of a fire-sensitive conifer in a highly flammable savanna. *Journal of Ecology*, **100**, 958–968.
- Van Wagner, C.E. (1977) Conditions for the start and spread of crown fire. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**, 23–34.
- Van Wagner, C.E. (1987) *Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System*, Technical Report 35, Canadian Forestry Service, Ottawa, ON.

- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R. & Swetnam, T.W. (2006) Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science*, **313**, 940–943.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*, Cambridge University Press.
- Worton, B.J. (1995) Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *The Journal of wildlife management*, 794–800.
- Zumbrunnen, T., Bugmann, H., Conedera, M. & Bürgi, M. (2009) Linking forest fire regimes and climate - A historical analysis in a dry inner Alpine valley. *Ecosystems*, **12**, 73–86.

Table 1: Species weighted community-level properties of understory fuels (mean $\pm$ standard deviation of fuel parameters weighted by the relative species abundance). Between-species comparisons were performed from an analysis of variance (ANOVA) and boosted post-hoc tests; significant differences ($p < 0.05$) are reported by different letters. Fuel parameters involve here the set of dead and live fine biomass available to burning by surface fires. (nw) weighted sample size, (BD) bulk density, SVr (surface-to-volume ratio of leaves)

		QUEPUB	PINNIG	PINSYL	FAGSYL	ABIALB	PICABI	LARDEC	PINUNC	PINCEM
unit		n _w = 105	n _w = 97	n _w = 276	n _w = 75	n _w = 69	n _w = 79	n _w = 101	n _w = 76	n _w = 35
fine litter load		3.43 (0.92) c	4.24 (2.24) bc	6.35 (2.44) a	3.67 (1.31) c	6.68 (3.53) a	4.7 (1.65) b	7.05 (3.83) a	6.2 (3.13) a	6.84 (2.61) a
dead woody		7.14 (2.37) c	7.56 (3.79) c	10.57 (3.43) a	8.7 (3.31) bc	11.33 (4.07) a	9.87 (4.55) ab	11.26 (4.38) a	9.92 (4.01) ab	10.76 (2.93) ab
herb load	t.ha⁻¹	0.22 (0.17) bc	0.29 (0.31) d	0.36 (0.45) c	0.03 (0.06) e	0.22 (0.36) cd	0.59 (1.18) cd	0.62 (0.5) a	0.38 (0.21) ab	0.64 (0.45) a
shrub fine fuel		0.32 (0.51) cd	0.92 (1.16) b	1.06 (1.33) ab	0.11 (0.59) e	0.14 (0.22) cd	0.08 (0.18) de	0.39 (0.43) bc	0.64 (0.92) b	0.72 (0.3) b
live fine fuel		0.54 (0.53) b	1.45 (1.62) a	1.58 (1.56) a	0.14 (0.62) d	0.36 (0.52) bc	0.67 (1.19) c	1.01 (0.72) a	1.01 (0.96) a	1.36 (0.52) a
total fuel load		7.69 (2.26) d	9.01 (4.12) cd	12.15 (3.68) a	8.84 (3.47) cd	11.69 (4.32) ab	10.54 (4.81) bc	12.27 (4.69) ab	10.94 (4.31) ab	12.12 (3.02) ab
fuel bed depth	cm	23.4 (8.7) bc	35.7 (28.7) ab	40.5 (30.5) a	13.5 (17.6) d	18.6 (7.5) c	22.4 (16.3) c	27.8 (9.2) ab	29.7 (12.4) ab	33.2 (9.5) ab
shrub BD	kg.m⁻³	0.68 (0.19) d	0.85 (0.49) bcd	1.25 (0.91) bc	0.39 (0.04) cd	1.28 (0.53) b	1.01 (0.59) bcd	1.92 (0.84) a	2.17 (1.19) a	2.14 (0.54) a
litter SVr	cm⁻¹	60.6 (10.9) d	40.8 (8.4) f	53.7 (11.3) e	80.4 (16.2) b	71.5 (19.2) c	61.5 (9.5) d	96.3 (24.8) a	57.6 (16.8) de	88.0 (23.2) ab
shrub SVr		70.1 (10.4) a	49.3 (6.1) c	60.4 (13.9) b	84.5 (19.4) a	71.4 (2.4) a	74.3 (3.8) a	68.9 (7.7) a	60.1 (2.4) b	68.3 (4.2) a

Table 2: Relative influence of environmental predictors on the between-community variation in fireline intensity. Relative influence (RI) was provided by Boosted Regression Trees. Significance of selected parameters was tested from a multi linear regression model (adjusted $R^2 = 0.69$); all predictors are significant at $p = 0.01$. The fine fuel moisture code (ffmc), which was used to infer litter moisture in fire simulations, was integrated as a covariable in the models

Predictors	unit	range	RI (%)	t-value
herb cover	none	0 - 8.9	29.7	4.5
tree cover	none	2 - 10	17.3	-4.5
autumn precipitation	mm	177 - 377	16.5	-5.9
tree basal area *	m ² . ha ⁻¹	7.4 - 115.5	9.0	2.9
mean tree height *	m	4.0 - 26.3	8.7	-3.3
driest month precipitation	mm	7 - 46	8.6	-2.9
spring precipitation	mm	208 - 385	5.9	5.7
ffmc	%	7 - 13	4.2	-3.7

* Computed for trees larger than dbh- $\varnothing \geq 7.5$ cm

Table 3: Canonical correlations between climate and forest structure variables *versus* the two axes of the niche separation analysis (OMI)

Variables	abbr.	OMI axis-1	OMI axis-2
precipitation of the driest month	Pdry	-0.81	-0.27
annual precipitation	Pmoy	-0.79	-0.29
temperatures of the hotter month	Thot	0.77	-0.4
sum of growing degree-days >5°C	GDD5	0.74	-0.43
mean tree height	TH	-0.7	-0.37
tree basal area	BA	-0.54	-0.51
cover of tall shrubs	St	0.41	-0.36
cover of dwarf shrubs	Sd	-0.3	0.32
cover of small shrubs	Ss	0.36	0.39
herb cover	HC	-0.28	0.38
tree cover	TC	-0.13	-0.74

Figure captions

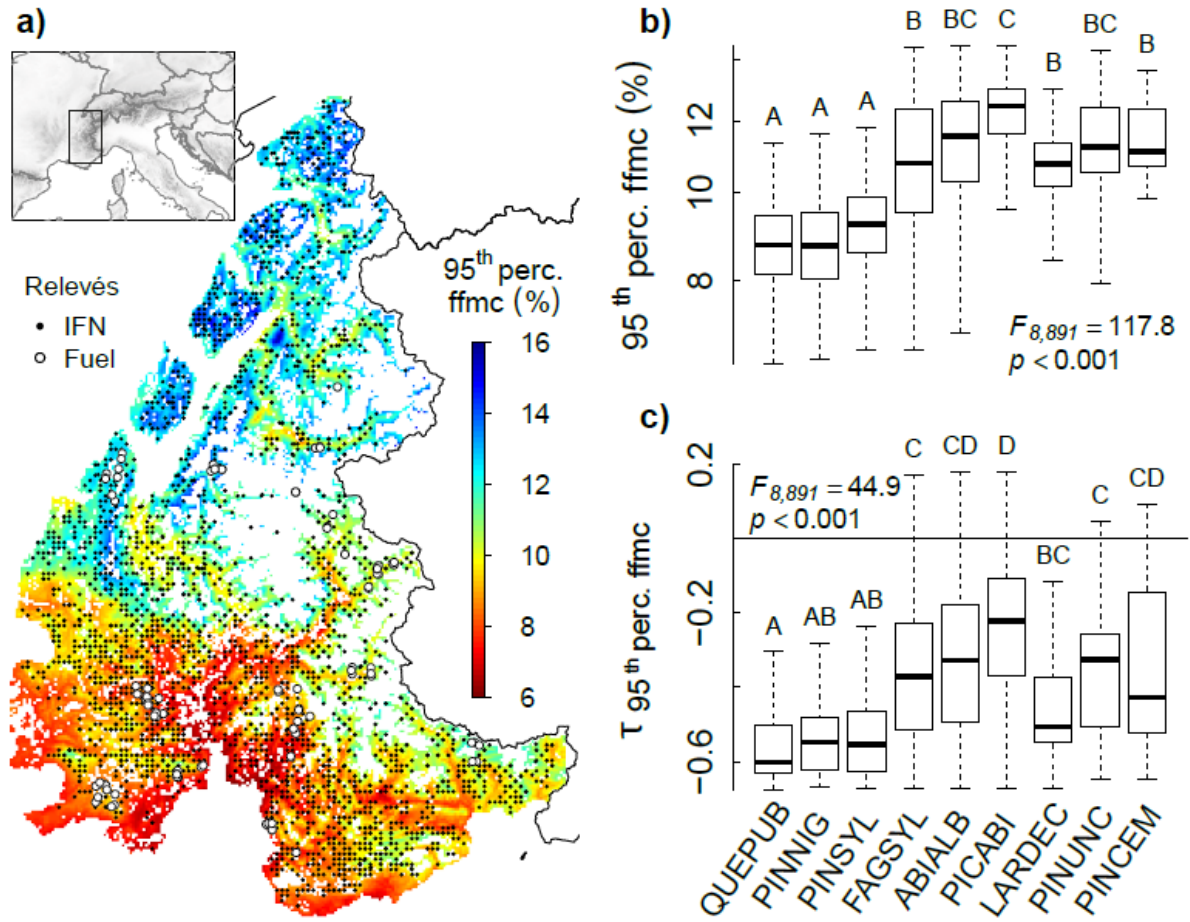


Figure 1: Estimated litter moisture (ffmc) under extreme weather conditions, 95th-percentile (2005-2009, means) in the western Alps (**a**), among dominant trees for 2005-2009 means (**b**), and for 1960-2009 temporal trends (coefficient of Mann-Kendall modified trend tests (**c**)). Scores of analysis of variance (ANOVA) and boosted post-hoc comparison tests between dominant trees are shown, with significant differences ($p < 0.05$) indicated by different letters. *Quercus pubescens* (QUEPUB), *Pinus nigra* (PINNIG), *P. sylvestris* (PINSYL), *P. uncinata* (PINUNC), *P. cembra* (PINCEM), *Fagus sylvatica* (FAGSYL), *Abies alba* (ABIALB), *Picea abies* (PICABI), *Larix decidua* (LARDEC)

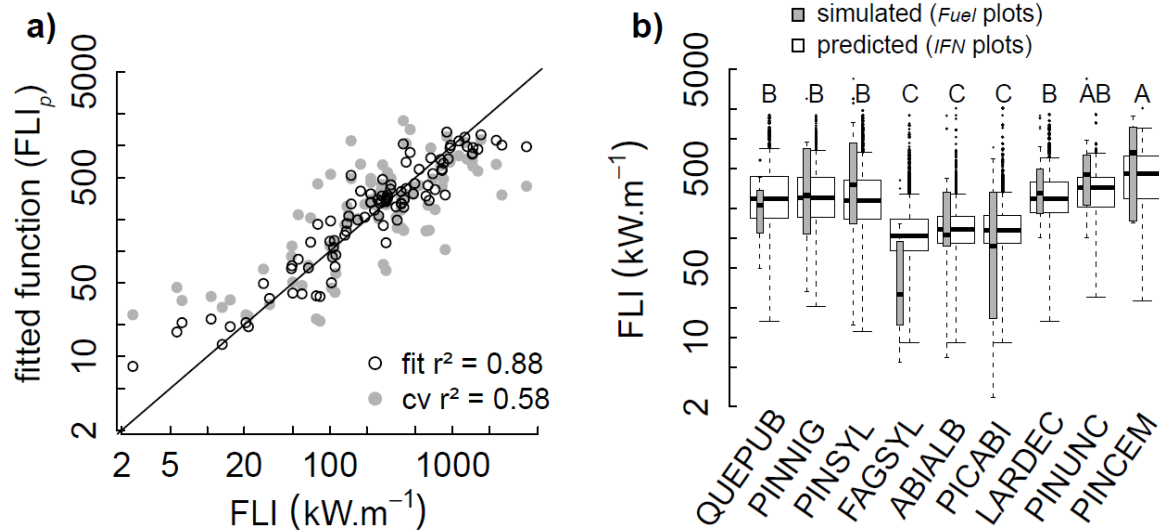


Figure 2: Agreement between simulated (FLI) and predicted fireline intensity (FLIp) over fuel inventory plots (a) and between tree species distribution (b). Open circles show the fit quality of the BRT model and shaded circles the goodness of cross-validation predictions (cv). Predicted values are then compared between dominant trees using analysis of variance (ANOVA) and boosted post-hoc comparison tests; significant differences ($p < 0.05$) are indicated by different letters

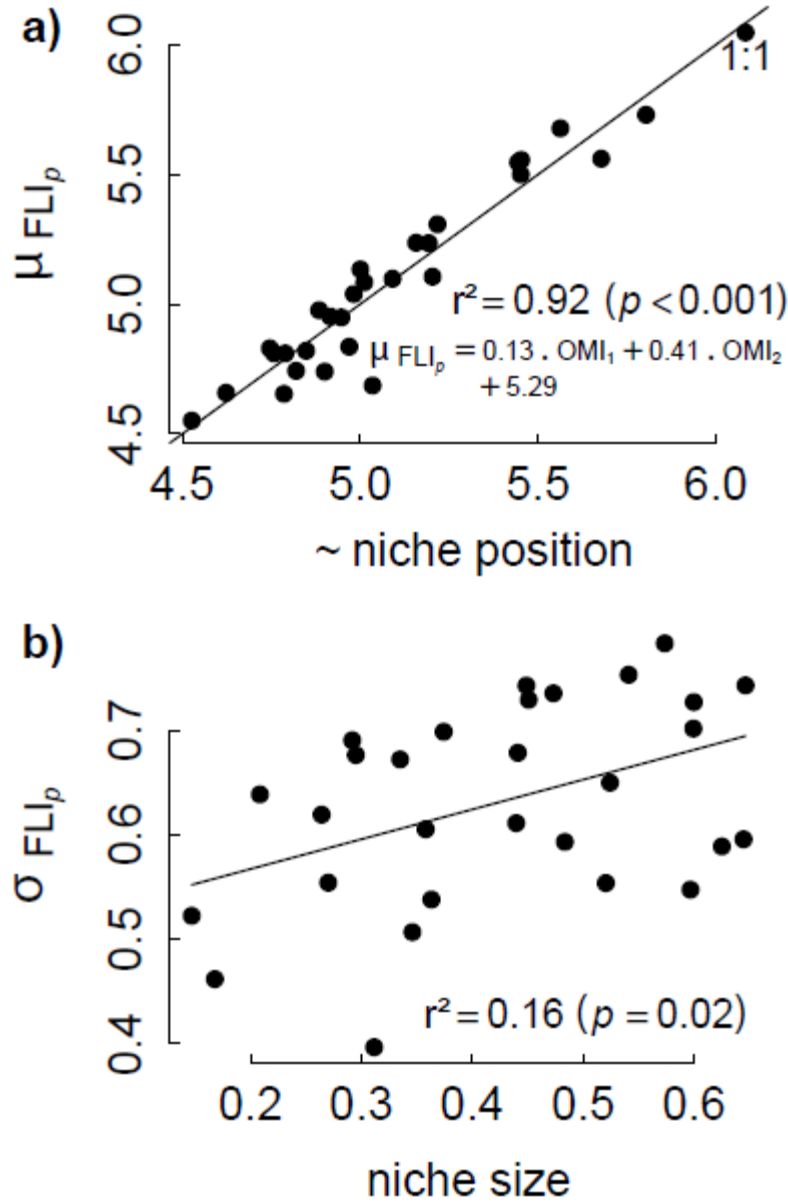


Figure 3: Relationships between niche properties of the most frequent trees and predicted values of fireline intensity (FLIp). **(a)** Niche position (coordinates on the two OMI axes) was related to the mean value of species FLIp distribution using a multi-linear model. **(b)** Niche size (proportion of the niche space available for the species) was related to the standard deviation of species FLIp distribution using a (two-order) polynomial function

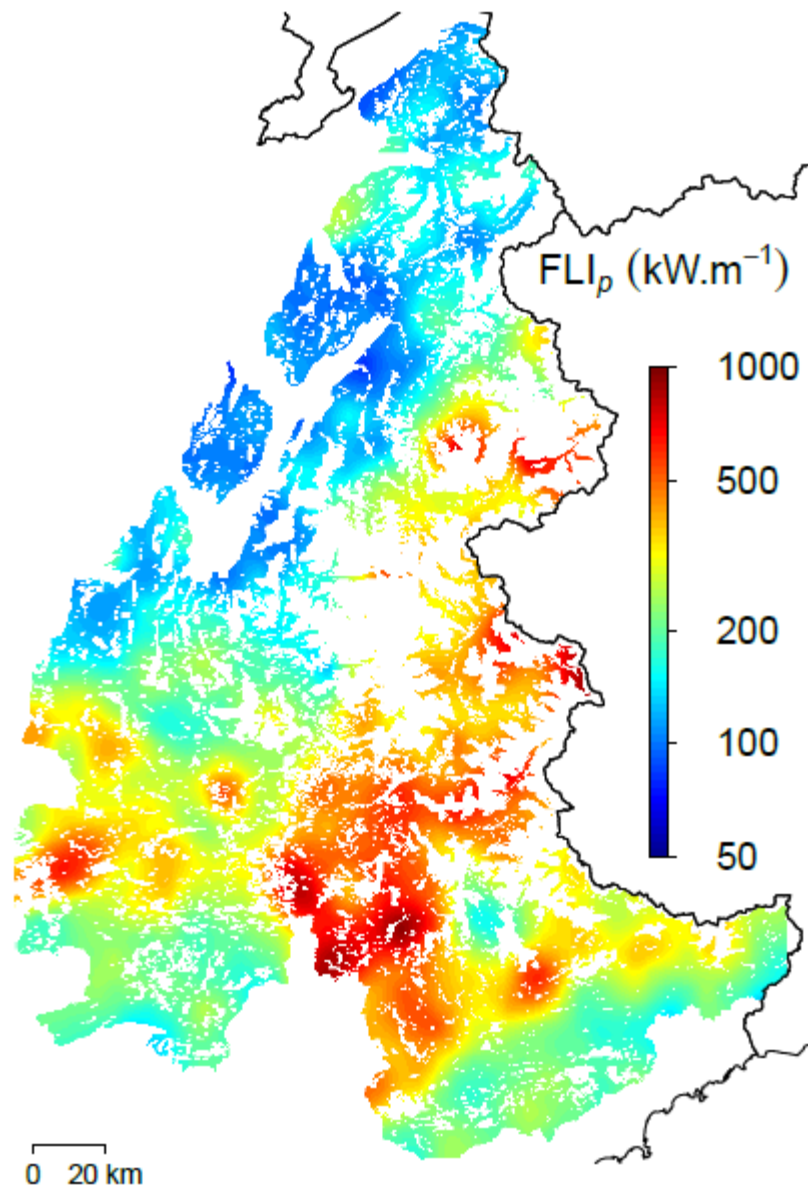


Figure 4: Geographic variation of FLI_p in the western Alps illustrated from a thin-plate spline interpolation between IFN plots

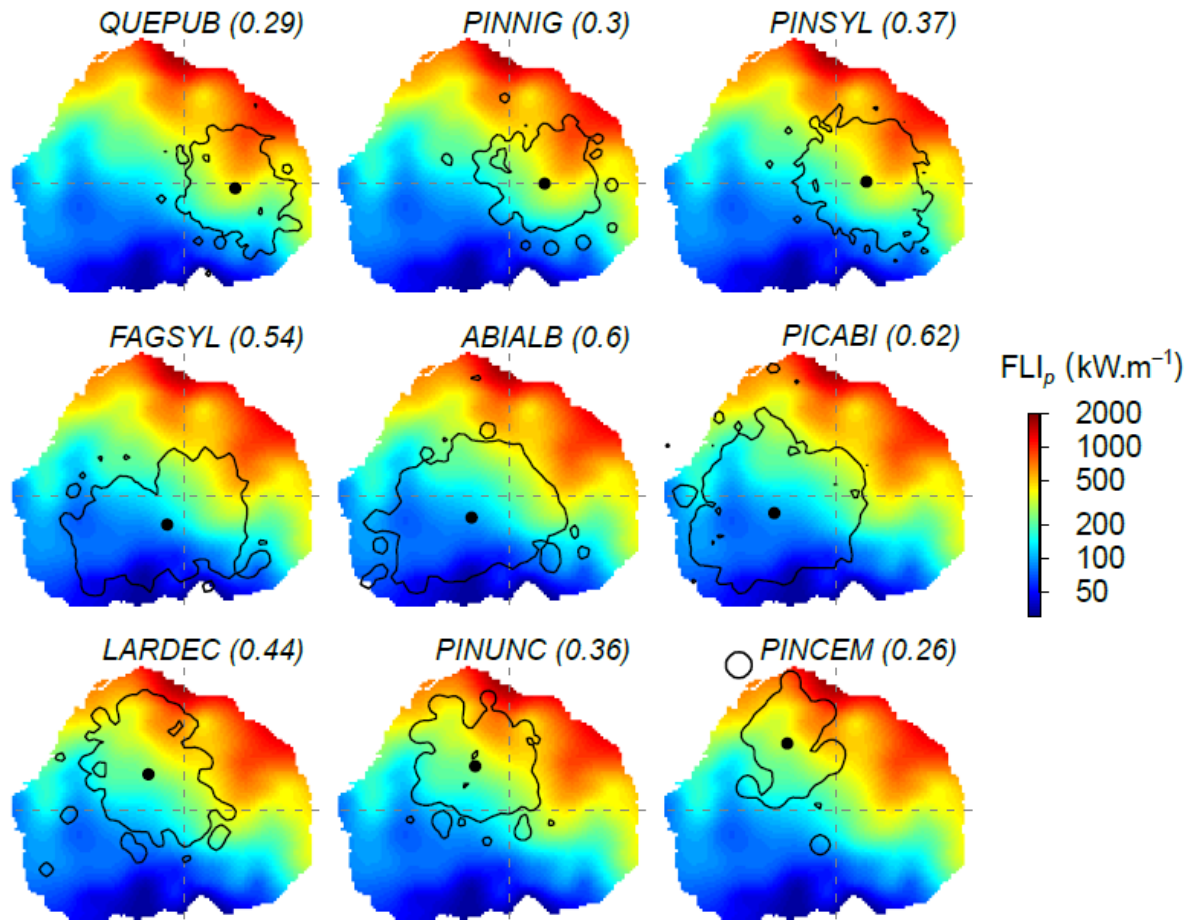


Figure 5: Variation of FLI_p across the niche space illustrated from a thin-plate spline interpolation between IFN plots. Contour, position (filled circle) and size (in brackets) of dominant species niches are indicated. Canonical correlations between environmental variables and the two axes of the niche space are depicted in the table 3

Supporting Information

Appendix S1: Description of the forest ecosystem types, measurement of surface fuel parameters and fire simulations in homogeneous fuel beds (cf. Annexe 2)

Appendix S2: Niche overlaps and ecological classification of Alpine tree species

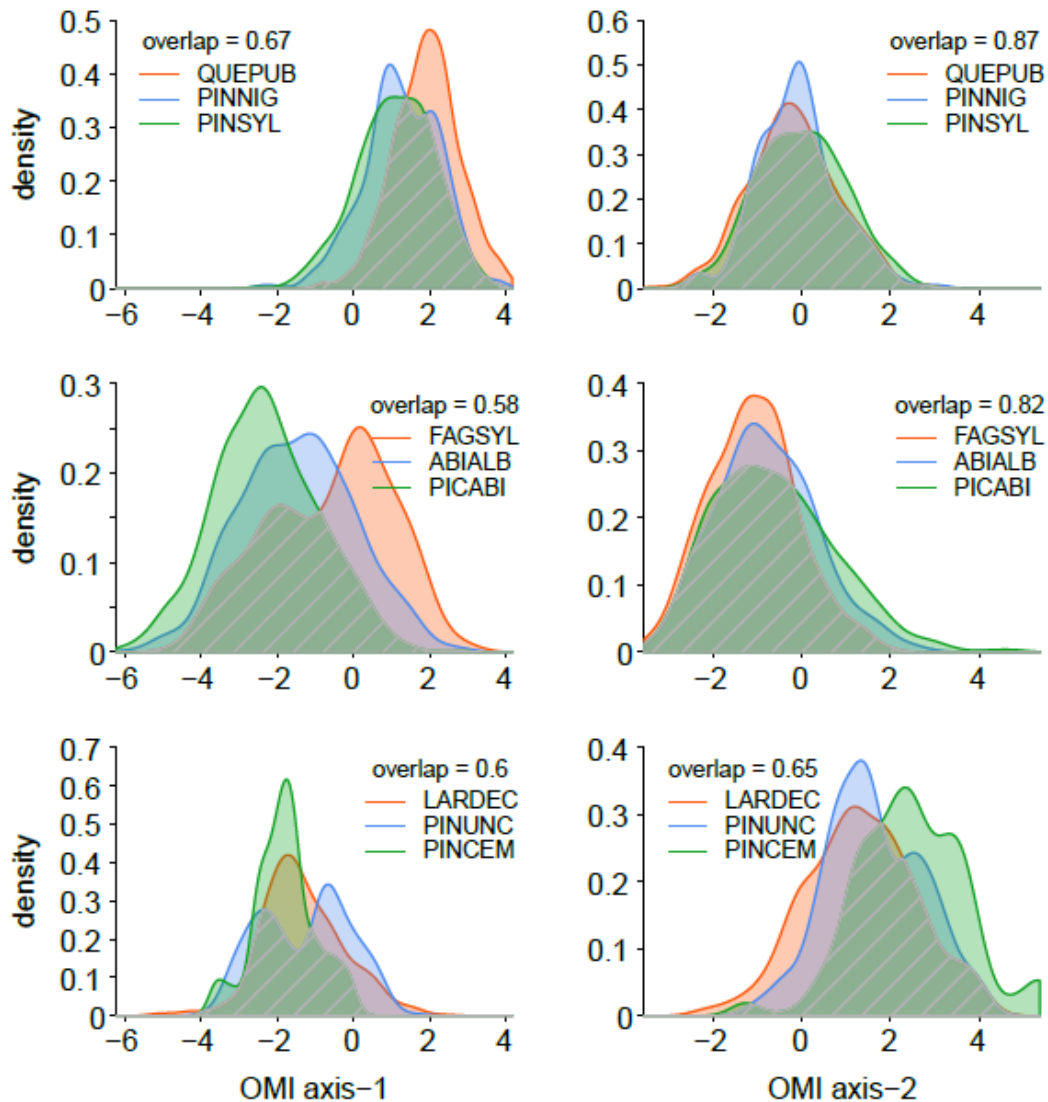


Figure 1: Niche overlap by bioclimatic group of dominant trees. The overlap was computed from species abundance-weighted distribution on the two first axes of the niche separation analysis (OMI) using kernel density functions (Mouillot et al., 2005). Bioclimatic groups: sub-Mediterranean (QUEPUB *Quercus pubescens*, PINNIG *Pinus nigra*, PINSYL *P. sylvestris*), montane (FAGSYL *Fagus sylvatica*, ABIALB *Abies alba*, PICABI *Picea abies*) and subalpine trees (LARDEC *Larix decidua*, PINUNC *Pinus uncinata*, PINCEM *P. cembra*).

Appendix S3: FLI response curves to environmental predictors fitted by the BRT model

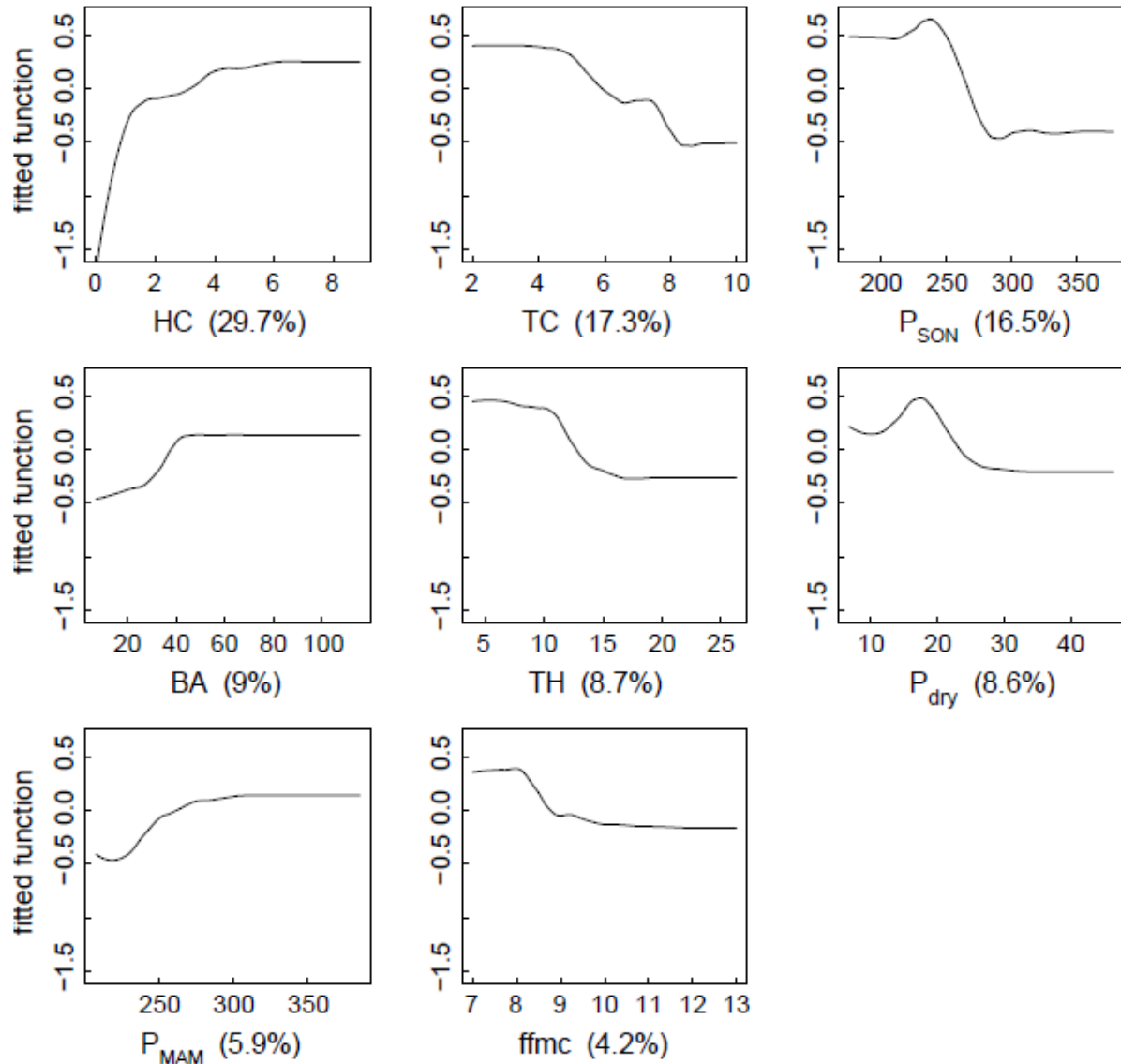


Figure 1: Response curves in the BRT model used to fit fireline intensity (standardized scale) in response environmental factors. Relative contributions of environmental factors within the BRT model are indicated in brackets. HC herb cover, TC tree cover, P_{SON} autumn precipitation (September to November), BA basal area, TH tree height, P_{dry} precipitation of the driest month, P_{MAM} spring precipitation (March to May), ffmc 95th percentile of the fine fuel moisture code

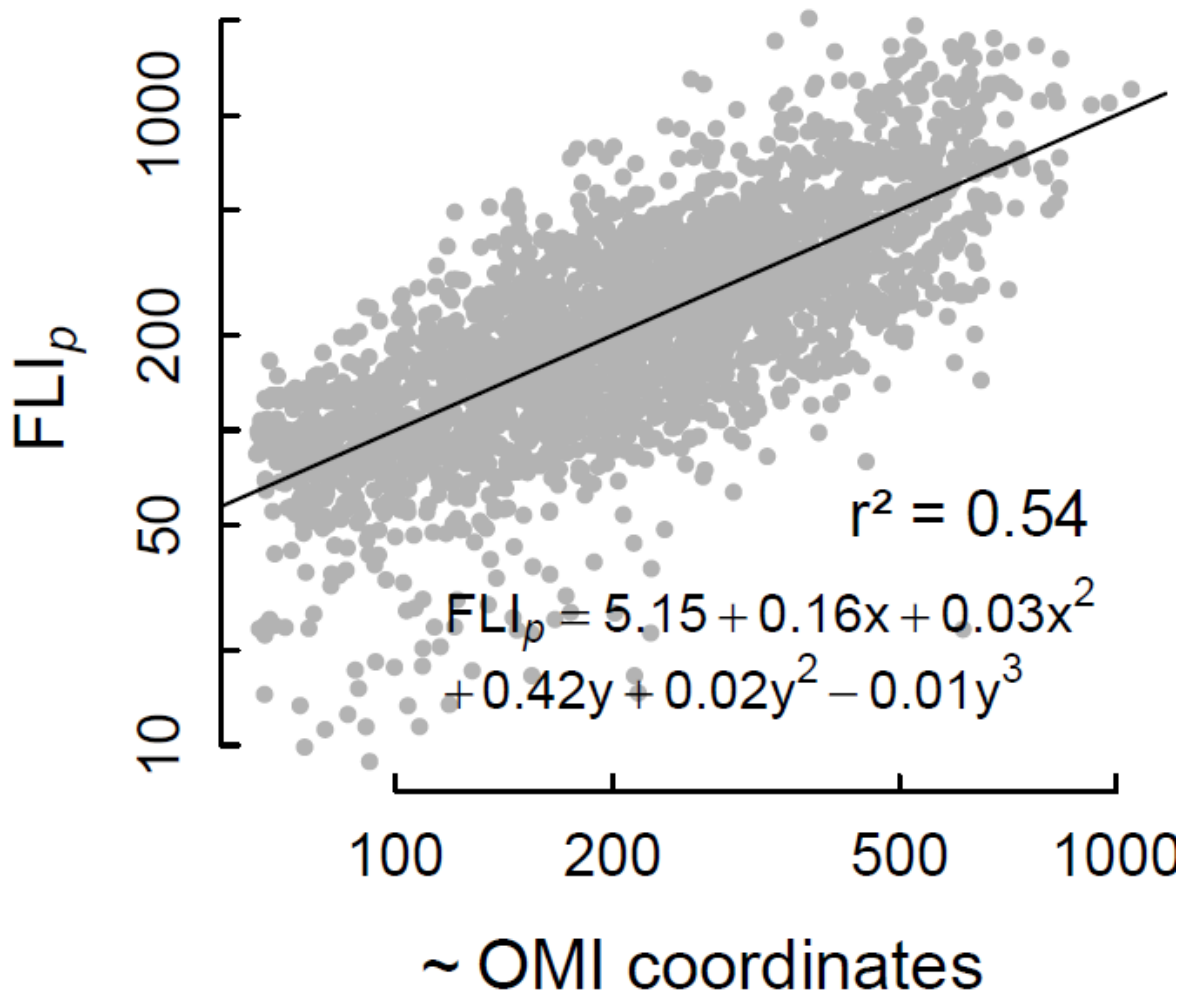


Figure S1: Polynomial relationship between FLI_p and coordinates on the niche space

7.4. ANNEXE 4 :

Fréjaville, T., Curt, T. & Carcaillet, C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**:466. doi:10.3389/fpls.2013.00466

Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees

Thibaut Frejaville^{1,2}, Thomas Curt¹ and Christopher Carcaillet^{2,3*}

1 National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA) - GR EMAX Mediterranean Ecosystems and Risks, 3275 route Cézanne, F-13182 Aix-en-Provence, France

2 Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Paleoenvironments and chronoecology (PALECO), 4-14 rue Ferrus, F-75014 Paris, France

3 Centre for Bio-Archeology and Ecology (UMR5059 CNRS), Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, F-34090 Montpellier, France

* Author for correspondences: christopher.carcaillet@ephe.sorbonne.fr

Abstract

Relationships between the flammability properties of a given plant and its chances of survival after a fire still remain unknown. We hypothesize that the bark flammability of a tree reduces the potential for tree survival following surface fires, and that if tree resistance to fire is provided by a thick insulating bark, the latter must be few flammable. We tests, on subalpine tree species, the relationship between the flammability of bark and its insulating ability, identifies the biological traits that determine bark flammability, and assesses their relative susceptibility to surface fires from their bark properties. The experimental set of burning properties was analyzed by Principal Component Analysis to assess the bark flammability. Bark insulating ability was expressed by the critical time to cambium kill computed from bark thickness. Log-linear regressions indicated that bark flammability varies with the bark thickness and the density of wood under bark and that the most flammable barks have poor insulating ability. Susceptibility to surface fires increases from gymnosperm to angiosperm subalpine trees. The co-dominant subalpine species *Larix decidua* (Mill.) and *Pinus cembra* (L.) exhibit large differences in both flammability and insulating ability of the bark that should partly explain their contrasted responses to fires in the past.

Keywords: ignitability, combustibility, top-kill, bark thickness, wood density.

Introduction

Fire is a fundamental disturbance process in terrestrial biomes acting on the ecosystem composition and functioning (Bond et al., 2005). Forecasting consequences of fire regime changes on ecosystem functioning with on-going global changes needs a comprehensive understanding of various mechanisms involved in plant response to fire (Lavorel and Garnier, 2002), particularly for ecosystems such as those at high altitude that are very sensitive to climate (Thuiller et al., 2005). Response of plant to fire differs between functional types according to biological traits (Noble and Slatyer, 1980; Lavorel et al., 1997; Pausas, 1999). The growing interest in the biological concept of flammability and its application in fire ecology address the linkages between plants and fire (Pausas and Moreira, 2012), and attempts to understand the role of fire in generating trait divergence and species persistence in fire-prone ecosystems (Keeley et al., 2011; Pausas and Schwilk, 2011). Authors argue that plant flammability properties affect the community fire behaviour (Scarff and Westoby, 2006; Schwilk and Caprio, 2011) and could be under positive selection in fire-prone ecosystems (Mutch, 1970; Bond and Midgley, 1995; Pausas et al., 2012). Surprisingly, few explore the effect of flammability on the plant response to fire whereas increased flammability reduces chances of individual survival (Cohn et al., 2011). Assessing potential impacts of the plant flammability on the aboveground phytomass seems irrelevant for herbs, shrubs or saplings because these life forms are most likely to be completely burned by fire even for low-intensity fires. However, the flammability of fire-exposed tree tissues (mostly trunk bark, branches and leaves) is of greater relevance to assess the tree susceptibility to top-kill, i.e. to endure death of the aboveground phytomass whatever the resprouting capacity.

Top-kill was commonly related to damages to stem and crown through height analyses of burning (Van Wagner, 1973; Hély et al., 2003; McHugh and Kolb, 2003; Catry et al., 2010). While many identified surrogates of fire damage to explain the probability of top-kill (e.g., Fernandes et al., 2008), the underlying functional processes still remain to be elucidated for the emergence of a general comprehensive mechanistic model of fire-induced top-kill (Michaletz and Johnson, 2008), as well as the definition of traits involved in tree response to fire (Brando et al., 2012). Physiological explanations of post-fire stem mortality relate to the extent of thermal degradation of living tissues involved in hydraulic conductance, i.e. phloem (carbohydrate transport function), xylem (water and nutrient uptake) and cambium (source of phloem and xylem) (Rundel, 1973; Michaletz et al., 2012), although cambium necrosis have been suggested as the main surrogate (Michaletz and Johnson, 2007). Bark thickness is an adaptive trait in a wide range of fire prone ecosystems (Jackson et al., 1999; Keeley et al.,

2011) and was shown to be the primary determinant of cambial resistance to fire injury (Harmon, 1984; van Mantgem and Schwartz, 2003; Lawes et al., 2011) and thereby of tree top-kill (Dickinson and Johnson, 2001). Assessing the susceptibility to top-kill of tree species that dominated surface-fire prone subalpine forests of the Alps (e.g. Genries et al., 2009b) is critical facing an increasing fire risk (Schumacher and Bugmann, 2006) due to global warming (Im et al., 2010) and fuel build-up following land-use abandonment (Chauchard et al., 2010; Zumbrennen et al., 2011).

We assume that a flammable bark should increase the fire severity on inner vascular tissues and especially when bark is not deep enough to provide to trees the protection against the surrounding radiant heat. Specifically bark flammability may promote an increase in the likelihood of vascular cambium necrosis and then rely to tree response to fire by enhancing the probability of top-kill, or in a lesser extent by reducing the photosynthetic activity (Ducrey et al., 1996). To explore how and on what basis bark flammability vary depending on species and bark thickness, we performed flammability tests on eight dominant subalpine tree species of Alpine ecosystems. Flammability tests were carried out on dried samples of the bole outermost surface of trees for the sake of standardization, i.e., to remove differences in moisture that could have been induced by environmental variability between sites during sampling, and because of rehydrating bark and wood indifferently would lead to experimental bias. Even if these laboratory tests do not actually mimic field conditions (Fernandes and Cruz, 2012), flammability is a process whose variability is controlled by biological traits that can be assessed making standardized experiments (Pausas and Moreira, 2012). So we aim to test (1) the relations between bark flammability and bark insulating ability, i.e. bark thickness, and (2) to identify what bark and wood traits tie with bark flammability under low moisture conditions, i.e., when wildfires are most likely to occur and affect the trees. Finally, we aim (3) to rank the subalpine trees susceptibility to surface fires according to their bark properties. We hypothesize that bark thickness and flammability are two interrelated determinants of a fire susceptibility syndrome (Figure 1), i.e. thick barks must be few flammable to provide fire resistance to trees.

Materials and Methods

Sampling

Subalpine communities are dominated by gymnosperm trees, e.g. larch (*Larix decidua* Mill.), Arolla pine (*Pinus cembra* L.), mountain pine (*P. uncinata* Mill.), spruce (*Picea abies* Karst.) and fir (*Abies alba* Mill.). The main associated angiosperm trees in terms of occurrence and

biomass are *Betula pendula* Roth. (silver birch), *Salix caprea* L. (goat willow) and *Sorbus aucuparia* L. (rowan). These eight species were sampled in the Maurienne valley (Savoy, French Alps) – one of the driest area of the Alps – from situations with similar ecological contexts, viz. north-facing slopes at altitudes between 1900 and 2000 m a.s.l.

Bark flammability parameters were quantified for 80 trees by performing burning tests from samples of the trunk outermost surface (i.e. bark over sapwood). Ten trunks per species, in the diameter-class 7-10 cm, were sampled at ~50 cm height, the height where fire-induced injuries are likely to occur in these surface-fire prone ecosystems (Genries et al. 2009b). Logs were stored for six months away from moisture, to allow natural air-drying without altering the physico-chemical properties of bark and wood. Samples for burning tests were extracted from the peripheral parts of logs (outer bark, phloem and sapwood) using a circular saw to maximize standardization. Specifically the bark surface exposed to heat and the inner wood volume were the same for all samples (3 × 2 cm area of bark and 1.5 cm sapwood depth in radial section). Differences in dry mass between samples mirror differences in wood density (WD).

Biological traits

For each log, three bark traits were measured from samples for burning tests while wood density (WD) was measured from supplementary samples of sapwood cut under bark. Wood density (WD, g.cm⁻³) is defined as the ratio given by the oven-dried mass of a wood sample divided by its volume. Volume measurements were obtained from the geometrical dimensions of the wood core (Chave et al. 2006). The bark traits: bark thickness (BT, mm), bark roughness and proportion of outer bark (rhytidome) over entire bark, were measured with a WinDendro 2009 device (© Regent Instrument, Québec) from all samples for burning tests. BT was estimated from the maximum value of 10 measurements per sample. In order to obtain quantitative estimates of bark fissure-depth and degree of bark roughness for a given BT (i.e. the bark thickness variability as proportion of the bark thickness), bark roughness was estimated for each sample as follows:

$$y = \frac{\max(BT) - \min(BT)}{\max(BT)} \quad \text{eqn. 1}$$

The bark insulating ability is given by the critical time to cambium kill which was computed from BT. The time for kill the cambium is directly proportional to the bark thickness squared (Hare, 1965; Vines, 1968; Peterson and Ryan, 1986; Hengst and Dawson, 1994; Lawes et al., 2011). We choose the simplified formula of Peterson and Ryan (1986):

$$\tau_c = 2.9BT^2 \quad \text{eqn. 2,}$$

where the critical time for cambium kill (minutes), τ_c , is calculated from bark thickness, BT (cm).

Flammability tests and parameters

Samples were dried in an oven for 72 h at 30°C to ensure gentle and uniform drying and to prevent peeling of bark. Samples were randomly selected for burning. The 80 flammability tests (10 per species) were carried out in a fume hood using a constant radiant heat from an epiradiator (reference UNE 23729-90-IR, the bark side of each sample was uniformly exposed to $215 \pm 6^\circ\text{C}$, mean $\pm$ SD) with a thermocouple and a digital scale connected to data-loggers (measures of temperature and sample mass with a time resolution of 2 s). The relative amount of heat released was approximated with as the temperature recorded by a thermocouple 1 cm above the sample. Quantifying flammability properties of the aboveground outermost surface of trees required to focus on bark ignitability and on the depth of combustion from bark to inner sapwood. A burning experiment thus began when the sample was exposed to the heat source, and was considered complete after a standard time interval (180 s) to take into account only the first times of bark and wood combustion than can occur in subalpine Alpine ecosystems during slow-moving surface fires (Genries et al. 2009b). At the end of the experience, all samples were still burning. For each flammability test, the ignition delay was noted and the bark temperature at ignition point (ignition temperature) was recorded. The table 1 provides the set of experimental variables used to describe bark flammability. The heating rate, the heat release, the burning and mass loss rates were computed on the entire experiment duration (flameless pyrolysis stage followed by flaming combustion stage). The burning rate and the rate of mass loss were also computed on the time period restricted to the flaming combustion period in order to assess the consumption ability of the bark regardless of its intrinsic ability to ignite.

Table 1: Flammability parameters, components, definitions and the processes they describe. Parameters are associated with the different flammability components *sensu* Anderson (1970) and Martin *et al.* (1994) as described by White and Zipperer (White and Zipperer, 2010).

Flammability component	Parameter	Unit	Process described
Ignitability	Ignition delay (or time to ignition)	s	Inverse fuel ability to ignite

	Ignition temperature	°C	Inverse fuel ability to ignite at low temperatures
Combustibility	(Average) heat release †	°C	Fuel ability to release high temperatures in the first times of heat exposure
	Heating rate (ratio of maximum temperature over its arrival time) †	°C.s ⁻¹	Fuel ability to reach high temperatures
Consumability	Rate of mass loss † ‡	g.s ⁻¹	Speed and intensity of early thermal degradation of biomass
	Burning rate † ‡	s ⁻¹	Speed of early fuel consumption

† Variables computed on time period encompassing bark flameless pyrolysis and bark flaming combustion stages, i.e., the ignition ability (180 s from heat exposure).

‡ Variables computed also on time period of bark flaming combustion only (90 s from ignition).

Data analysis

Multivariate analysis of species flammability was performed by Principal Component Analysis (PCA) applied to all flammability variables. Ellipses corresponding to 95% confidence intervals (mean $\pm$ SE) were calculated, based on the average coordinates of species, as a means of representing intra-specific variation. The species position on a given axis was tested by the ν -test (modified t -test, Lebart et al., 2000). Individual scores of the two first principal components of the PCA were added in a flammability index ϕ to synthesize ignition, combustion and consumption properties of subalpine tree barks, i.e. considering three major flammability components (Anderson, 1970; Martin et al., 1994). Correlations analyses between biological traits and flammability parameters were performed using Spearman's correlation coefficient as some variables did not exhibit a normal distribution. Simple and multiple linear regressions were conducted to test the relationship between ϕ and τ_c , and then to evaluate the variance of bark flammability explained by biological attributes. The analyses were performed using the *R* program (PCA from FactoMineR package, (Le et al., 2008)) and Statgraphics Centurion XVI © for post-hoc Duncan tests.

Results

We performed a PCA for taking into account the strong colinearity among flammability parameters (Behm et al., 2004). The first factorial plane of the PCA explains almost 90% of

variance in bark flammability parameters and discriminates them to different components of the flammability (Table 1, Figure 2A). Ignitability and combustibility of bark are positively expressed by the first axis. The two axes positively express bark consumability. It means that during a given period of tree exposure to heat, the earlier the bark ignition the higher the burning intensity and the stronger the bark degradation.

The ν -test discriminated angiosperms from gymnosperms on the axis-2 ($\nu > 0$ for *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*: $p < 0.001$; Figure 2B). So, the angiosperm bark is higher consumable, i.e., burned faster and lost higher biomass per time unit. *Sorbus aucuparia* and, among gymnosperms, *Pinus cembra* are located on the positive side of axis-1 ($\nu = 2.42$ and $\nu = 2.14$, respectively, $p < 0.001$; Figure 2B). Therefore these species have a rapidly igniting bark that burned readily reflecting a critical exposure of vascular tissues to high temperature in comparison to *Salix caprea*, *Larix decidua* and *Abies alba* ($\nu < 0$, $p < 0.05$). As ignitability, combustibility and consumability increase with increasing scores of the two PCA axes, we added individual coordinates in the PCA plane to synthesize information of all flammability parameters into a synthetic bark flammability index noted ϕ . An inter-specific comparison of ϕ performed by ANOVA and Duncan post-hoc test indicated four levels of significance at a 95% confidence level ($p < 0.05$, illustrated by straight lines on Figure 2B) from *Larix decidua* (lowest ϕ) to *Sorbus aucuparia* (highest ϕ). *Pinus cembra* bark is significantly more flammable than the other gymnosperms ($p < 0.05$). Student t -test indicated greater flammability for angiosperm barks (Welch modification to the degree of freedom, $t_{70} = 5.56$, $p < 0.001$).

A log-linear regression indicated a highly significant relationship ($r^2 = 0.39$, $p < 0.001$; Figure 3A) between the bark flammability ϕ and the bark thickness squared that expresses the bark insulating ability. Thus distribution of trees in our fire susceptibility model (Figure 1 and 3A) is not random because bark flammability decreased with increasing cambial insulation, i.e., with bark thickness (BT). Specifically, bark traits (thickness, roughness and outer bark proportion) are negatively correlated with the burning rate and the mass loss rate whatever the bark ability to ignite ($p < 0.01$, Table 2). A variance partition analysis indicates that bark traits explains 44% of ϕ variance, BT explains 39% of the total variance, alone or throughout the interactions with outer bark proportion and bark roughness ($F_{1,78} = 51.17$, $p < 0.001$). We also investigated the role of bark density, i.e. estimated from the bark volume, the sample mass and the wood density under bark, but it did not affect significantly flammability (data not shown). After accounting for covariation between ϕ and BT, we found that bark

flammability decreased with increasing wood density, especially for gymnosperms ($r^2 = 0.35$ of residuals, $p < 0.001$, Figure 3B). Specifically, bark over light-wood tends to ignite earlier and at lower temperature, to burn faster and to release higher temperatures ($p < 0.05$, Table 2). Multiple linear regression indicated that wood density and bark thickness (both log-transformed) explained 66% of bark flammability variance of gymnosperms ($F_{1,47} = 47.65$, $p < 0.001$).

The relative susceptibility of subalpine species to surface fires can be assessed from their bark properties, i.e. by their relative position in the two-dimensional theoretical model (Figure 1). Species located at top-left (Figure 3A), e.g. *Pinus cembra* and angiosperm species (*Sorbus aucuparia*, *Betula pendula* and *Salix caprea*) should be the most susceptible to endure bole damage due to both flammable and poor insulating barks. *Larix decidua* has the lowest susceptibility to top-kill with the least flammable bark and the greater cambial insulation. Other gymnosperms (*Picea abies*, *Abies alba* and *Pinus uncinata*) are characterized by an intermediate susceptibility due to low flammability of their bark despite short times before cambial necrosis (bottom-left location, Figure 1 and 3A).

Table 2: Spearman correlation coefficients between the flammability parameters and the biological traits. The significant correlations are highlighted by grey (***) $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$).

Flammability component	Variable	Bark thickness	Outer bark proportion	Bark roughness	Wood density	
					All (n = 80)	Gymnosperm (n = 50)
Ignitability	Ignition delay	< 0.01	-0.22 *	-0.21	0.29 **	0.27
	Ignition temperature	0.10	0.02	-0.12	0.22 *	0.30 *
Combustibility	Heat release	< 0.01	0.29 **	0.20	-0.30 **	-0.30 *
	Heating rate	0.03	0.25 *	0.21	-0.24 *	-0.27
Consumability	Mass loss rate	-0.59 ***	-0.50 ***	-0.47 ***	0.01	-0.53 ***
	Mass loss rate ‡	-0.62 ***	-0.64 ***	-0.60 ***	0.21	-0.35 *
	Burning rate	-0.53 ***	-0.30 **	-0.32 **	-0.39 ***	-0.81 ***
	Burning rate ‡	-0.60 ***	-0.49 ***	-0.52 ***	-0.15	-0.77 ***

‡ Variables computed over the time period of bark flaming combustion only (90 s from ignition).

Discussion

We found species-specific signatures of flammability properties among gymnosperm and angiosperm subalpine trees, i.e., their barks had varied ability to ignite and to burn. Especially, we found that bark thickness controls bark flammability and act not only as cambium insulation. Because inter-specific differences in flammability may relate to different parameters (Behm et al., 2004), we used a bark flammability index ϕ , which represents a set of burning properties of bark that are expected to promote an increase in the likelihood of vascular cambium necrosis during slow-moving surface fires. This first analysis of bark flammability, carried out in relation to the well-known insulating function of bark depth, provides some new features about the function of flammability in the comprehensive study of plant-fire relationships. By now, studies have focused on a non-intuitive hypothesis that enhancing flammability can be adaptive for “pyrogenic” plants (Mutch, 1970; Bond and Midgley, 1995; Schwilk and Kerr, 2002; Pausas et al., 2012). On the contrary, we hypothesized that the flammability properties of a living tree must interact with other fire-related traits to shape its potential response to fire.

Bark flammability traits

As expected, we found that the variance of bark flammability among trees related significantly with the main trait related to tree survival following surface fires, i.e., the bark thickness (Harmon, 1984; Michaletz and Johnson, 2008). It implies that the location of a tree species on the bivariate plane of bark flammability *versus* bark insulating ability (fire-susceptibility conceptual model, Figure 1 and 2A) is not random but mostly determined by the cambium insulating ability of the species itself. In other words, subalpine trees do not fulfil the top-right side of this conceptual diagram implying that trees cannot exhibit both a thick and a flammable bark. These results do not indicate that low bark flammability has the same effect that its thickness to provide tree resistance to cambium necrosis, but it highlights the hidden potential role of flammability. When the fire environment allows the bark ignition, i.e. low moisture levels, this supports the hypothesis that bark inhibits the increase of underlying cambial temperature respective to both its depth (van Mantgem and Schwartz, 2003; Hare, 1965; Lawes et al., 2011) and its related flammability. In other words, bark depth prevents both the heat transfer to inner living tissues and the severity with which the bark burns.

Among other studied bark traits, the roughness and the outer to inner thickness ratio did not explain much more flammability variance than the only bark thickness. These results corroborate findings about heat transfer rate from bark surface to the inner cambium, where roughness, density and moisture content of bark had also little effect compared to bark depth (Brando et al., 2012; Hengst and Dawson, 1994; Pinard and Huffman, 1997). Otherwise, we found that one third of bark flammability variance is explained by variation in wood density in gymnosperms, irrespective to bark thickness (Figure 3B). Specific features in wood structure and chemical composition among hardwood species (angiosperms) may override the strong relationships between wood density and flammability observed among softwood species (gymnosperms). Wood density controls thermal diffusivity (Papió and Trabaud, 1990) affecting ignition and the rate of fuel consumption (Anderson, 1970; Nagaoka et al., 1998). For a given stem diameter, wood density may act as a heat sink that limits the bark heating, inasmuch as larger trees are more resistant to fire damage because heat sink capacity increases with tree mass (Peterson and Arbaugh, 1989). Furthermore, Brando *et al.* (2012) suggested that high wood density increased chance of tree survival following fires in a neotropical forest. Authors argued for indirect effects linked to tree ability to compartmentalize wood decay (Romero and Bolker, 2008). From these findings wood density appears an important trait of tree response to fire. By needing laboratory tests under controlled conditions, this depth analysis of flammability did not encompass all possible sources of variation, for instance the bark moisture content that need a specific gradual experiment. Bark thermal properties should change with increasing moisture content due to higher heat capacity. Nevertheless, as bark flammability mostly related with bark thickness, it is likely that this fire-resistance trait must keep its inhibiting effect on flammability by driving the amount of moisture that the bark may contain.

Fire-susceptibility of subalpine trees

Our results imply that bark flammability should decrease with tree size because the rate at which bark thickens for each species depends directly on the rate of tree diameter growth (Harmon, 1984). Thus it is likely that bark flammability could have a relevant selective meaning for small or young trees. The distribution of subalpine trees in the fire-susceptibility diagram (Figure 1) indicated a higher range of bark flammability among thin-barked species (left side of Figure 3A). This is of importance since these species would theoretically have similar cambial resistance on the basis of the bark depth *versus* τ_c relationships (Peterson and

Ryan, 1986). Thus high bark flammability should enhance the probability of cambium necrosis for small trees and differences in bark flammability could lead to different rates of top-kill. We advocate that taking into account the bark flammability would improve our ability to predict stem mortality. In fact, this may explain why top-kill is sometimes underestimated in the literature (Jones et al., 2006; Hood et al., 2007; Lawes et al., 2011). Moreover, it has been shown that a flammable bark increases the heat transfer to the cambium due to a reduction of bark thickness and a blackening of bark surface, with consequent greater differences of fire sensitivity among species (Gill and Ashton, 1968) than expected (Vines, 1968).

The increasing fire-prone conditions in European subalpine forests needs to largely improve our knowledge about the response to fire of dominant trees. The lack of data availability on post-fire tree mortality wears down our ability to test the hypotheses and confront the findings of this study. Among gymnosperm trees, the Arolla pine has a thin bark and a light wood and thus seems the most susceptible to incur lethal damages from surface fires due to a highly flammable and low insulating bark. At the contrary, larch has the thicker and so the least flammable bark that result in the highest potential resistance to surface fires, as found in other ecosystem types (Sannikov and Goldammer, 1996; Smith and Fisher, 1997). The contrasted position of these two co-dominant subalpine species in the fire-susceptibility gradient (Figure 3A) is consistent with outcomes of paleobotanical studies (Genries et al., 2009a; Blarquez and Carcaillet, 2010). Indeed larch (*Larix decidua*) had an independent behaviour facing fires in the past millennia whereas the higher fire-sensitive Arolla pine (*Pinus cembra*) declined when fire intervals were too short (i.e., < 150 years), which prevents trees to become fire resistant, i.e. large enough to acquire both low bark flammability and high cambium insulation.

An emerging set of studies in fire ecology argued that the concept of flammability has a significant place in the underlying processes of fire-plant relationships (Pausas and Moreira, 2012). This study highlighted some new insights about the biological meanings of tree bark flammability and probable relationships with tree response to fire under low moisture conditions. Knowledge of the diversity of mechanisms responsible for fire-induced tree top-kill is needed to predict the responses of newly fire-prone ecosystems to global changes. We stress the need to study the function of flammability properties of outermost tissues of trees on their response to fire, because quantifying flammability of bark, leaves and crown architecture for several climate scenarios (low moisture levels) must improve our comprehension about species susceptibility to incur stem and crown damages.

Acknowledgements

Financial support was provided by the FIREMAN program (ANR/ERA-net BiodivERsA) to CC. These experimentations contribute to the International Joint Laboratory MONTABOR devoted to the study of mountain and boreal forests functioning. We thank Olivier Blarquez, Bérangère Leys and Thomas Fournier for field sampling.

References

- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitability. *Fire Technol.* 6, 312–319.
- Behm, A. L., Duryea, M. L., Long, A. J., and Zipperer, W. C. (2004). Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *Int. J. Wildland Fire* 13, 355–365.
- Blarquez, O., and Carcaillet, C. (2010). Fire, fuel composition and resilience threshold in subalpine ecosystem. *PLoS One* 5, e12480.
- Bond, W. J., and Midgley, J. J. (1995). Kill thy neighbor - an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73, 79–85.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., and Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165, 525–537.
- Brando, P. M., Nepstad, D. C., Balch, J. K., Bolker, B., Christman, M. C., Coe, M., and Putz, F. E. (2012). Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Glob. Change Biol.* 18, 630–641.
- Catry, F. X., Rego, F., Moreira, F., Fernandes, P. M., and Pausas, J. G. (2010). Post-fire tree mortality in mixed forests of central Portugal. *For. Ecol. Manag.* 260, 1184–1192.
- Chauchard, S., Beihle, F., Denis, N., and Carcaillet C. (2010) An increase in the upper tree-limit of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Alps since the mid-20th century: a land-use change phenomenon. *For. Ecol. Manag.* 259, 1406-1415
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H., and Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecol. Appl.* 16, 2356–2367.
- Cohn, J. s., Lunt, I. d., Ross, K. a., and Bradstock, R. a. (2011). How do slow-growing, fire-sensitive conifers survive in flammable eucalypt woodlands? *J. Veg. Sci.* 22, 425–435.

- Dickinson, M. B., and Johnson, E. A. (2001). "Fire effects on trees," in *Forest fires: behavior and ecological effects*. Edited by EA Johnson and K. Miyanishi. Academic Press, New York, 477–525.
- Ducrey, M., Duhoux, F., Huc, R., and Rigolot, E. (1996). The ecophysiological and growth responses of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) to controlled heating applied to the base of the trunk. *Can. J. For. Res.* 26, 1366–1374.
- Fernandes, P. M., and Cruz, M. G. (2012). Plant flammability experiments offer limited insight into vegetation–fire dynamics interactions. *New Phytol.* 194, 606–609.
- Fernandes, P. M., Vega, J. A., Jiménez, E., and Rigolot, E. (2008). Fire resistance of European pines. *For. Ecol. Manag.* 256, 246–255.
- Genries, A., Mercier, L., Lavoie, M., Muller, S. D., Radakovitch, O., and Carcaillet, C. (2009a). The effect of fire frequency on local cembra pine populations. *Ecology* 90, 476–486.
- Genries, A., Morin, X., Chauchard, S., and Carcaillet, C. (2009b). The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest. *J. Ecol.* 97, 728–741.
- Gill, A., and Ashton, D. (1968). The role of bark type in relative tolerance to fire of three central Victorian Eucalypts. *Aust. J. Bot.* 16, 491–498.
- Hare, R. C. (1965). Contribution of bark to fire resistance of southern trees. *J. For.* 63, 248–251.
- Harmon, M. E. (1984). Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National-Park. *Ecology* 65, 796–802.
- Hély, C., Flannigan, M., and Bergeron, Y. (2003). Modeling tree mortality following wildfire in the southeastern Canadian mixed-wood boreal forest. *For. Sci.* 49, 566–576.
- Hengst, G. E., and Dawson, J. O. (1994). Bark properties and fire resistance of selected tree species from the central hardwood region of North America. *Can. J. For. Res.* 24, 688–696.
- Hood, S. M., McHugh, C. W., Ryan, K. C., Reinhardt, E., and Smith, S. L. (2007). Evaluation of a post-fire tree mortality model for western USA conifers. *Int. J. Wildland Fire* 16, 679–689.
- Im, E. S., Coppola, E., Giorgi, F., and Bi, X. (2010). Local effects of climate change over the Alpine region: a study with a high resolution regional climate model with a surrogate climate change scenario. *Geophys. Res. Lett.* 37, L05704.

- Jackson, J. F., Adams, D. C., and Jackson, U. B. (1999). Allometry of constitutive defense: a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *Am. Nat.* 153, 614–632.
- Jones, J. L., Webb, B. W., Butler, B. W., Dickinson, M. B., Jimenez, D., Reardon, J., and Bova, A. S. (2006). Prediction and measurement of thermally induced cambial tissue necrosis in tree stems. *Int. J. Wildland Fire* 15, 3–17.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., and Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci.* 16, 406–411.
- Lavorel, S., and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., and Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478.
- Lawes, M., Richards, A., Dathe, J., and Midgley, J. (2011). Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecol.* 212, 2057–2069.
- Le, S., Josse, J., and Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 1–18.
- Lebart, L., Morineau, A., and Piron, M. (2000). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Paris: Dunod.
- Van Mantgem, P., and Schwartz, M. (2003). Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests: testing some model assumptions. *For. Ecol. Manag.* 178, 341–352.
- Martin, R. E., Gordon, D. A., Gutierrez, M. E., Lee, D. S., Molina, D. M., Schroeder, R. A., Sapsis, D. B., Stephens, S. L., and Chambers, M. (1994). Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. in *Proceedings of the 12th Conference on Fire and Forest Meteorology* (Bethesda, USA: Society of American Foresters), 796.
- McHugh, C. W., and Kolb, T. E. (2003). Ponderosa pine mortality following fire in northern Arizona. *Int. J. Wildland Fire* 12, 245.
- Michaletz, S. T., and Johnson, E. A. (2008). A biophysical process model of tree mortality in surface fires. *Can. J. For. Res.* 38, 2013–2029.
- Michaletz, S. T., and Johnson, E. A. (2007). How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scand. J. For. Res.* 22, 500–515.

- Michaletz, S. T., Johnson, E. A., and Tyree, M. T. (2012). Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. *New Phytol.* 194, 254–263.
- Mutch, R. W. (1970). Wildland fires and ecosystems - A hypothesis. *Ecology* 51, 1046–1051.
- Nagaoka, T., Kodaira, A., and Uehara, S. (1998). Relationship between density and the ignitability and combustibility of wood. in *Proceedings of the Third Asia-Oceania Symposium on Fire Science and Technology*, 197–208.
- Noble, I. R., and Slatyer, R. O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Plant Ecol.* 43, 5–21.
- Papió, C., and Trabaud, L. (1990). Structural characteristics of fuel components of five Mediterranean shrubs. *For. Ecol. Manag.* 35, 249–259.
- Pausas, J. G. (1999). Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: A simulation approach. *J. Veg. Sci.* 10, 717–722.
- Pausas, J. G., Alessio, G. A., Moreira, B., and Corcobado, G. (2012). Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytol.* 193, 18–23.
- Pausas, J. G., and Moreira, B. (2012). Flammability as a biological concept. *New Phytol.* 194, 610–613.
- Pausas, J. G., and Schwilk, D. (2011). Fire and plant evolution. *New Phytol.* 193, 301–303.
- Peterson, D. L., and Arbaugh, M. J. (1989). Estimating postfire survival of Douglas-fir in the Cascade Range. *Can. J. For. Res.* 19, 530–533.
- Peterson, D. L., and Ryan, K. C. (1986). Modeling postfire conifer mortality for long-range planning. *Environ. Manag.* 10, 797–808.
- Pinard, M. A., and Huffman, J. (1997). Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 13, 727–740.
- Romero, C., and Bolker, B. M. (2008). Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Can. J. For. Res.* 38, 611–618.
- Rundel, P. W. (1973). The relationship between basal fire scars and crown damage in giant sequoia. *Ecology* 54, 210–213.
- Sannikov, S. N., and Goldammer, J. G. (1996). “Fire ecology of pine forests in northern Eurasia,” in *Fire of ecosystems in boreal Eurasia*, eds. J. G. Goldammer and V. V. Furyaev (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers), 151–167.
- Scarff, F. R., and Westoby, M. (2006). Leaf litter flammability in some semi-arid Australian woodlands. *Funct. Ecol.* 20, 745–752.

- Schumacher, S., and Bugmann, H. (2006). The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Glob. Change Biol.* 12, 1435–1450.
- Schwilk, D. W., and 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.
- Schwilk, D. W., and Kerr, B. (2002). Genetic niche-hiking: an alternative explanation for the evolution of flammability. *Oikos* 99, 431–442.
- Smith, J. K., and Fisher, W. C. (1997). *Fire ecology of the forest habitat types of Northern Idaho*. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-363. Ogden: USDA Forest Service.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., and Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102, 8245–8250.
- Vines, R. (1968). Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Aust. J. Bot.* 16, 499–514.
- Van Wagner, C. E. (1973). Height of crown scorch in forest fires. *Can. J. For. Res.* 3, 373–378.
- White, R. H., and Zipperer, W. C. (2010). Testing and classification of individual plants for fire behaviour: plant selection for the wildland–urban interface. *Int. J. Wildland Fire* 19, 213–227.
- Zumbrunnen, T., Pezzatti, G. B., Menéndez, P., Bugmann, H., Bürgi, M., and Conedera, M. (2011). Weather and human impacts on forest fires: 100 years of fire history in two climatic regions of Switzerland. *For. Ecol. Manag.* 261, 2188–2199.

Figure captions

Tree susceptibility to fire-induced top-kill

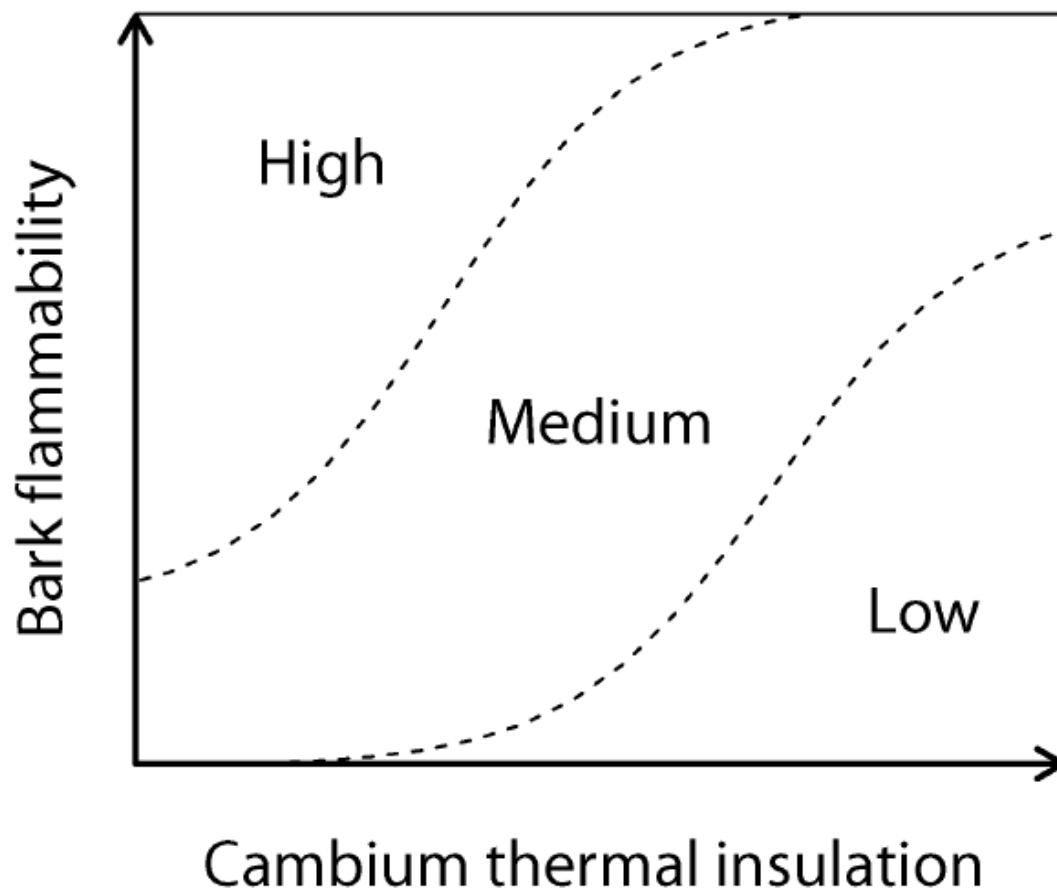


Figure 1. Tree susceptibility to fire-induced top-kill (conceptual model); the cambium insulating ability of tree (as a surrogate of the insulating ability of vital conducting tissues) and the propensity of the bark to burn and char, i.e., the bark flammability, express both the tree susceptibility to endure lethal fire injuries.

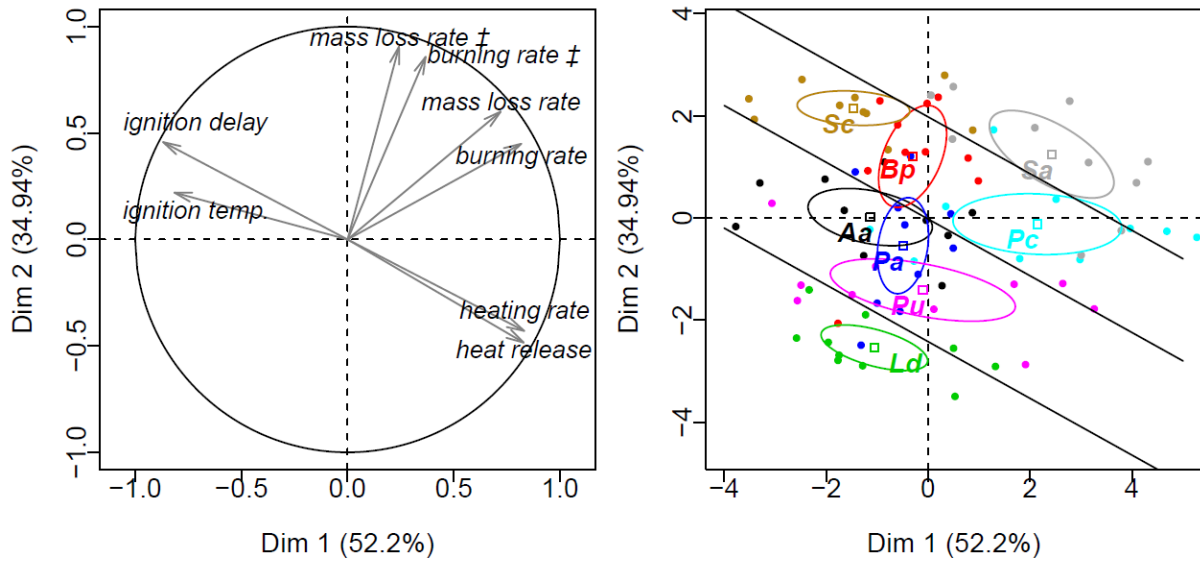


Figure 2. Principal component analysis (PCA) of bark flammability for eight subalpine tree species. 95% confidence intervals for average coordinates of species are depicted by ellipses (means $\pm$ SE). (A) The circle indicates correlations and contributions of flammability parameters on the two first factorial axes; (B) individual dispersion is depicted on the two factorial axes. The symbol ‡ indicates variables that are computed over the time period of bark flaming combustion only (90 seconds since ignition). Species are labelled as follow: Ld for *Larix decidua*, Aa *Abies alba*, Pu *Pinus uncinata*, Pa *Picea abies*, Pc *Pinus cembra*, Sc *Salix caprea*, Bp *Betula pendula*, Sa *Sorbus aucuparia*. Bark flammability index (ϕ) was derived for all trees from the sum of their scores on the two first principal components. Significant differences ($p = 0.05$) between species were tested from ANOVA and Duncan post-hoc tests and indicated by straight lines.

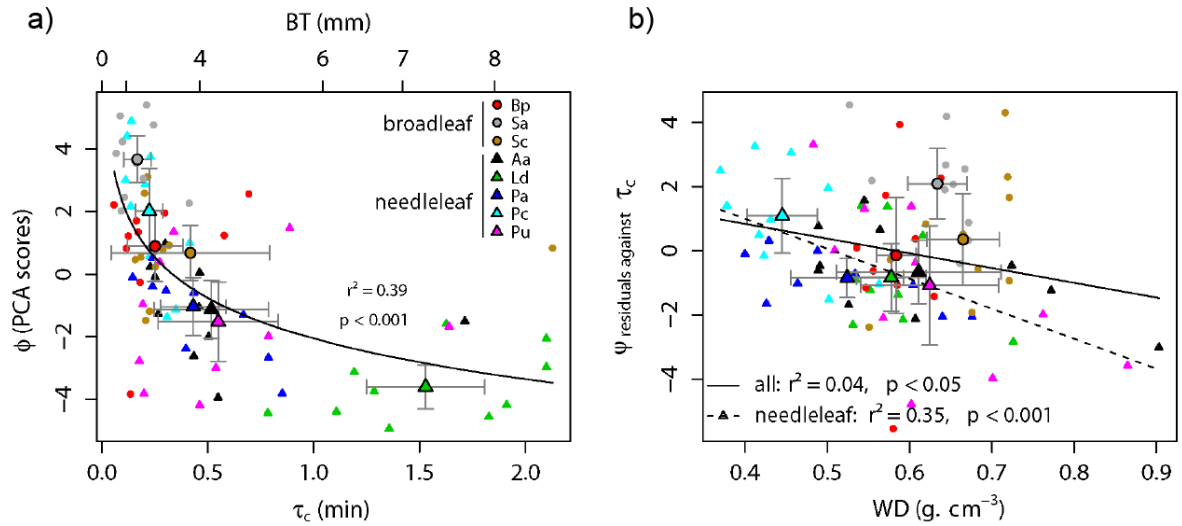


Figure 3. Relative top-kill susceptibility of subalpine tree species with surface fires involving the bark flammability of subalpine trees (ϕ) versus the critical time for cambium kill (τ_c). This latter was computed from bark thickness (BT) using the Peterson and Ryan's function (1986). As ϕ and τ_c (or BT) covaried significantly ($p < 0.001$, **A**), regression residuals were used to explore relationship between ϕ and wood density (WD, **B**) among all trees (straight line, $p < 0.05$) and among gymnosperms (dashed line, $p < 0.001$). Species means and standard errors are indicated by larger symbols and bars, respectively.

7.5. ANNEXE 5 :

Liste des noms et abréviations des espèces ligneuses les plus fréquentes des Alpes occidentales (d'après l'inventaire forestier national)

Abbr.	Espèces	Abbr.	Espèces
ABIALB	<i>Abies alba</i>	LONCAE	<i>Lonicera caerulea</i>
ACECAM	<i>Acer campestre</i>	LONNIG	<i>Lonicera nigra</i>
ACEMON	<i>Acer monspessulanum</i>	LONXYL	<i>Lonicera xylosteum</i>
ACEOPA	<i>Acer opalus</i>	ONOFRU	<i>Ononis fruticosa</i>
ACEPSE	<i>Acer pseudoplatanus</i>	ONOSPI	<i>Ononis spinosa</i>
ALNINC	<i>Alnus incana</i>	OSTCAR	<i>Ostrya carpinifolia</i>
ALNVIR	<i>Alnus viridis</i>	PICABI	<i>Picea abies</i>
AMEOVA	<i>Amelanchier ovalis</i>	PINCEM	<i>Pinus cembra</i>
ARCUVA	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	PINNIG	<i>Pinus nigra</i>
BERVUL	<i>Berberis vulgaris</i>	PINSYL	<i>Pinus sylvestris</i>
BETPEN	<i>Betula pendula</i>	PINUNC	<i>Pinus uncinata</i>
BUXSEM	<i>Buxus sempervirens</i>	POPTRE	<i>Populus tremula</i>
CARBET	<i>Carpinus betulus</i>	PRUAVI	<i>Prunus avium</i>
CASSAT	<i>Castanea sativa</i>	PRUMAH	<i>Prunus mahaleb</i>
CORAVE	<i>Corylus avellana</i>	PRUSPI	<i>Prunus spinosa</i>
CORSAN	<i>Cornus sanguinea</i>	PYRPYR	<i>Pyrus pyraeaster</i>
COTCOG	<i>Cotinus coggygria</i>	QUEPET	<i>Quercus petraea</i>
COTINT	<i>Cotoneaster integerrimus</i>	QUEPUB	<i>Quercus pubescens</i>
CRALAE	<i>Crataegus laevigata</i>	RHAALP	<i>Rhamnus alpina</i>
CRAMON	<i>Crataegus monogyna</i>	RHOFER	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
CYTSES	<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	RIBALP	<i>Ribes alpinum</i>
DAPLAU	<i>Daphne laureola</i>	RIBUVA	<i>Ribes uva-crispa</i>
FAGSYL	<i>Fagus sylvatica</i>	ROSA	<i>Rosa sp.</i>
FRAEXC	<i>Fraxinus excelsior</i>	RUBUS	<i>Rubus sp.</i>
GENCIN	<i>Genista cinerea</i>	SALCAP	<i>Salix caprea</i>
GENHIS	<i>Genista hispanica</i>	SAMRAC	<i>Sambucus racemosa</i>
GENPIL	<i>Genista pilosa</i>	SORARI	<i>Sorbus aria</i>
HIPRHA	<i>Hippophae rhamnoides</i>	SORAUC	<i>Sorbus aucuparia</i>
ILEAQU	<i>Ilex aquifolium</i>	SORCHA	<i>Sorbus chamaemespilus</i>
JUNCOM	<i>Juniperus communis</i>	SORMOU	<i>Sorbus mougeotii</i>
JUNSAB	<i>Juniperus sabina</i>	THYVUL	<i>Thymus vulgaris</i>
JUNSIB	<i>Juniperus sibirica</i>	TILCOR	<i>Tilia cordata</i>
LABANA	<i>Laburnum anagyroides</i>	TILPLA	<i>Tilia platyphyllos</i>
LARDEC	<i>Larix decidua</i>	VACMYR	<i>Vaccinium myrtillus</i>
LAVANG	<i>Lavandula angustifolia</i>	VACULI	<i>Vaccinium uliginosum</i>
LIGVUL	<i>Ligustrum vulgare</i>	VACVIT	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
LONALP	<i>Lonicera alpigena</i>	VIBLAN	<i>Viburnum lantana</i>

7.6. ANNEXE 6 :

Modélisation non paramétrique des variations spécifiques d'épaisseur d'écorce et de hauteur de base du houppier

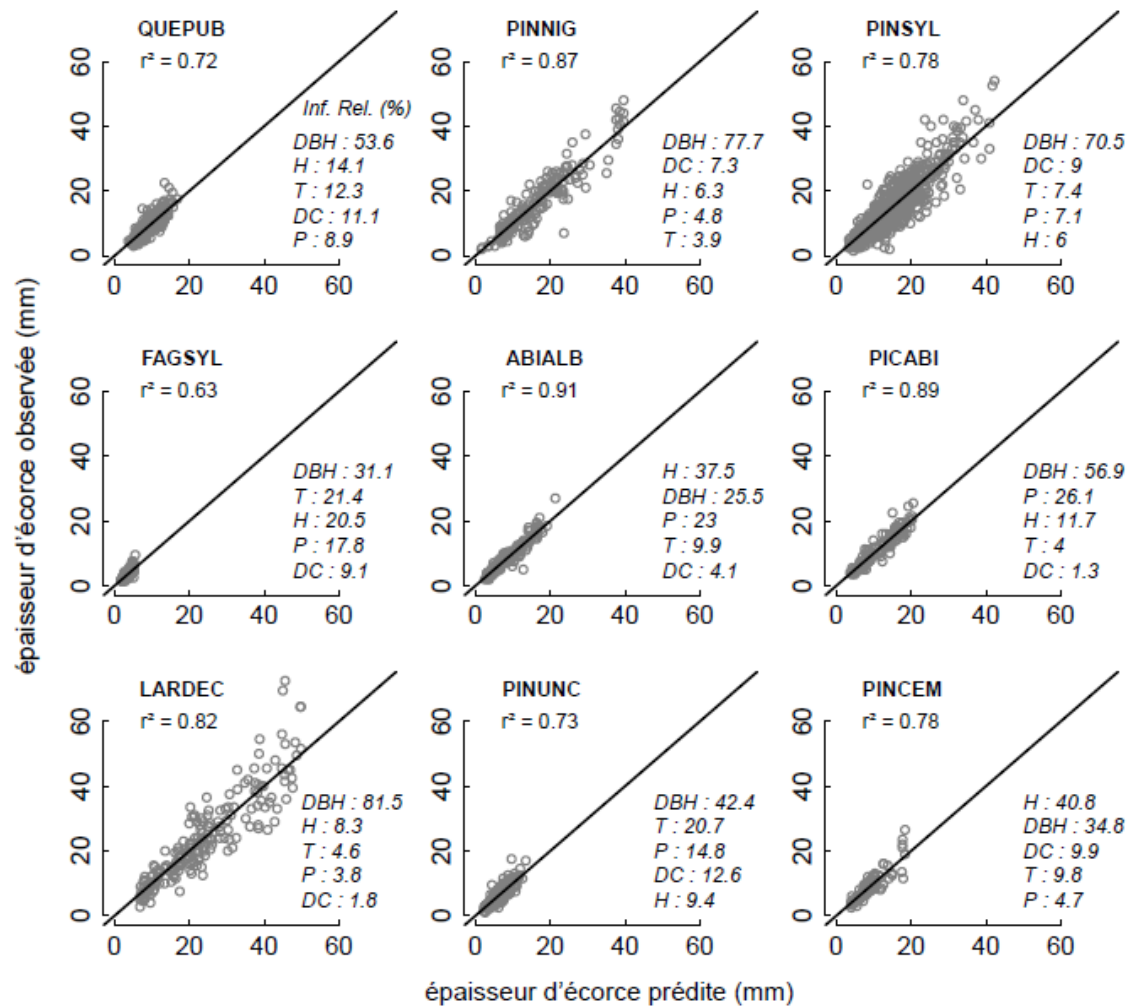


Figure S1 : Modèles BRT (*boosted regression trees*) de prédiction de l'épaisseur d'écorce en fonction du diamètre DBH et de la hauteur H de l'arbre, et de paramètres climatiques : DC indice de sécheresse, P précipitations annuelles, T température annuelle. L'influence relative (%) des paramètres au sein des modèles BRT sont indiqués pour chaque espèce

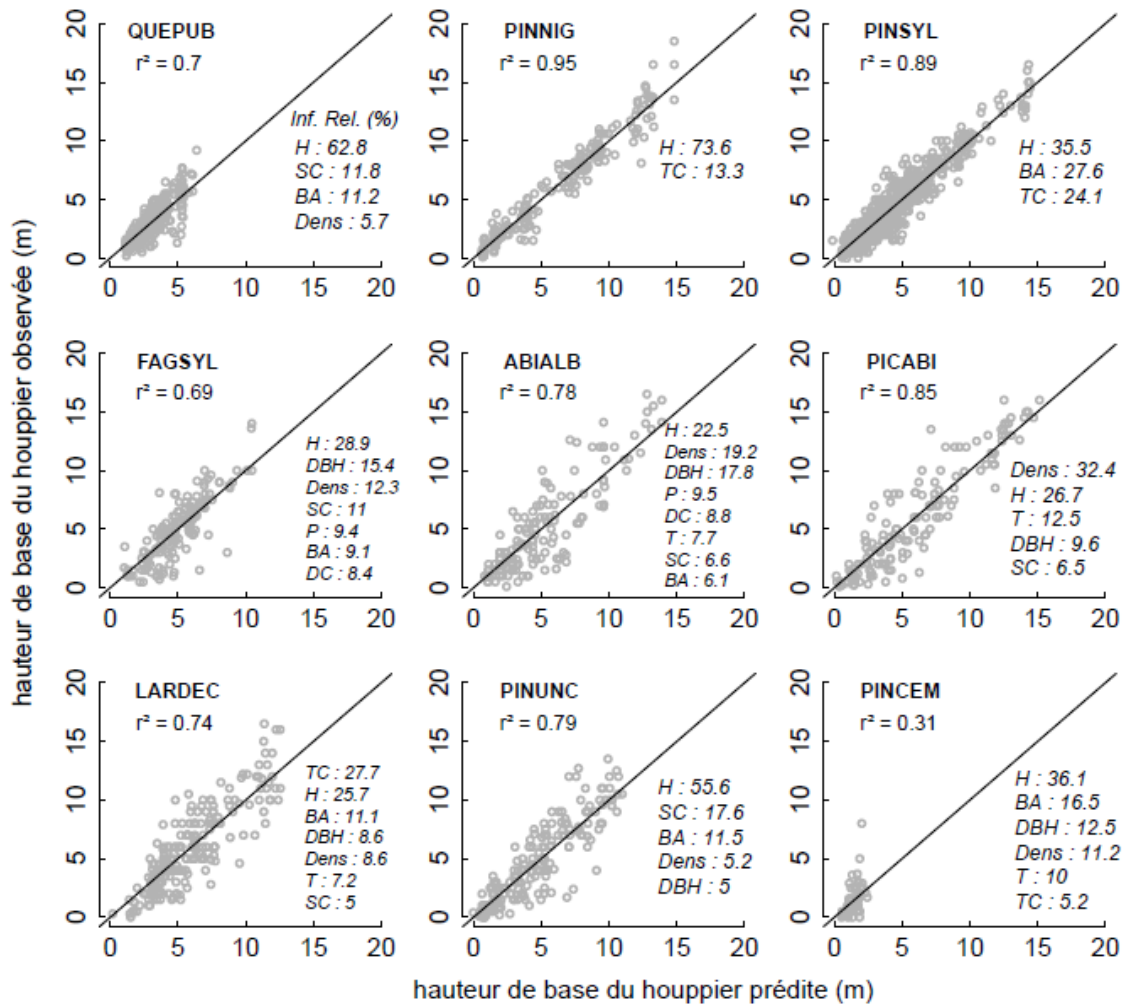


Figure S2 : Modèles BRT (*boosted regression trees*) de prédiction de la hauteur de base du houppier en fonction du diamètre DBH et de la hauteur H de l'arbre, et de paramètres de structure forestière et climatiques : densité surfacique des arbres Dens, surface terrière BA, couvert arboré TC, couvert arbustif SC, indice de sécheresse DC, précipitations annuelles P, température annuelle T. L'influence relative (%) des paramètres au sein des modèles BRT sont indiqués pour chaque espèce (au dessus de 5 % d'influence)

Thibaut Fréjaville



Ecosystèmes Méditerranéens et risques
Institut National de Recherche en Sciences et
Technologie pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea)
3275 route de Cézanne, F-13182 Aix-en-Provence

thibaut.frejaville@gmail.com

<http://loop.frontiersin.org/people/117963/overview>
http://www.researchgate.net/profile/Thibaut_Frejaville

FORMATION

Doctorat, Ecole Doctorale 251 Sciences de l'Environnement Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence	25 Juin 2015
Master, Ecologie Fonctionnelle (EcoSystèmeS) Université Montpellier II, Montpellier	Juin 2010
License, Biologie des Organismes Université Bordeaux I, Bordeaux	Juin 2007

ACTIVITES DE RECHERCHE

<i>Accueil (programme NewForests)</i> Centre for Ecological Research and Forestry Applications, Barcelone	Janvier - Avril 2015
<i>Contrat Doctoral</i> Ecosystèmes Méditerranéens et risques, Irstea, Aix-en-Provence <i>Vulnérabilité des forêts de montagne des Alpes occidentales au changement de régime d'incendie</i>	Décembre 2011 - Décembre 2014
<i>Ingénieur d'Etude</i> Ecosystèmes Méditerranéens et risques, Irstea, Aix-en-Provence <i>Simulation du feu dans les paysages de Provence</i>	Janvier - Décembre 2011
<i>Stage de Master 2</i> Ecosystèmes Méditerranéens et risques, Irstea, Aix-en-Provence <i>Différences d'inflammabilité des arbres subalpins dans les Alpes</i>	Janvier - Juin 2010
<i>Stage de Master 1</i> Laboratoire Paléoenvironnements et Chronoécologie, EPHE, Montpellier <i>Analyse paléoécologique des changements de diversité et de productivité</i>	Mars - Juin 2009

PUBLICATIONS

- Fréjaville T.**, Curt T., & Carcaillet C. (en révision) Flammability niches of mountain trees highlight unequal species exposure to fire in the Alps
- Fréjaville T.**, Curt T., & Carcaillet C. (en révision) Autumn precipitation and tree cover chiefly control the fuel load and the flammability of Alpine forests
- Fréjaville T.** & Curt T. (2015) Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, **129**, 239–251
- Fréjaville T.** & Curt T. (2014) Pyroclimatic classification of Mediterranean and mountain landscapes in south-eastern France. In *'Advances in Forest Fire Research' (Ed. D. X. Viegas)*, pp. 1249–1255. Coimbra University Press, Coimbra. doi: 10.14195/978-989-26-0884-6_136
- Curt T., **Fréjaville, T.**, & Bouillon C. (2014) Characterizing pyroregions in south-eastern France. In *'Advances in Forest Fire Research' (Ed. D. X. Viegas)*, pp. 1093–1101. Coimbra University Press, Coimbra. doi: 10.14195/978-989-26-0884-6_119
- Blarquez O., Carcaillet C., **Fréjaville T.**, & Bergeron Y. (2014) Disentangling the trajectories of alpha, beta and gamma plant diversity of North American boreal ecoregions since 15,500 years. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **2**, art6. doi: 10.3389/fevo.2014.00006
- Fréjaville T.**, Curt T., & Carcaillet C. (2013) Bark flammability as a fire-response trait for subalpine trees. *Frontiers in Plant Science*, **4**, art466. doi: 10.3389/fpls.2013.00466
- Fréjaville T.**, Carcaillet C., & Curt T. (2013) Calibration of charcoal production from trees biomass for soil charcoal analyses in subalpine ecosystems. *Quaternary International*, **289**, 16–23

COMMUNICATIONS ORALES

- Fréjaville T.** (2015) Trait-based assessment of tree species vulnerability to fire in mountain ecosystems of the western Alps. Séminaire, Centre for Ecological Research & Forestry Applications (CREAF), Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Espagne, 19 Mars 2015
- Fréjaville T.**, & Curt T. (2014) Recent fire regime – climate relationships across the diversity of pyroclimates in south-eastern France. 7th International Conference on Forest Fire Research (D. X. Viegas Ed.), Coimbra, Portugal, 14–21 Novembre 2014
- Curt T., **Fréjaville T.**, & Bouillon C. (2014) Characterizing pyroregions in south-eastern France. 7th International Conference on Forest Fire Research (D. X. Viegas Ed.), Coimbra, Portugal, 14–21 Novembre 2014

- Fréjaville T.** (2014) Effets indirects du climat sur l'inflammabilité des écosystèmes des Alpes occidentales. 21e Congrès de l'Ecole Doctorale 251, Aix-en-Provence, France, 15–16 Avril 2014
- Fréjaville T., & Curt T.** (2013) Evaluer la vulnérabilité et la mortalité des peuplements face aux incendies. Atelier thématique du réseau AFORCE (RMT Adaptation des forêts au changement climatique) intitulé *'Prévoir et prévenir les risques associés aux incendies et aux parasites : de quels outils disposent les forestiers pour décider dans l'incertain'*, Paris, France, 3 Juillet 2013
- Fréjaville T.** (2013) Coupling fire models to quantify vulnerability to fire of forest ecosystems. Workshop *'Modelling activities by the science teams involved in OT-Med'*, Aix-en-Provence, France, 3 Juin 2013
- Fréjaville T., Curt T., & Carcaillet C.** (2011) Inflammabilité des arbres subalpins et traits fonctionnels de susceptibilité vis-à-vis du feu. 7e colloque d'Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG7), Lausanne, Suisse, 30 Mars – 1er Avril 2011
- Fréjaville T., Carcaillet C., & Curt T.** (2010) Differences in flammability and combustibility of subalpine trees in the French Alps. Implications for the charcoal production. 1st International Workshop of Pedoanthracology *'Pedoanthracology and environmental Studies'*, Aix-en-Provence, France, 14–16 Juin 2010

POSTERS

- Fréjaville T., Curt T., & Carcaillet C.** (2014) Flammability niches of mountain Pines. 5th International Conference on Mediterranean Pines (MedPine5), Solsona, Espagne, 22–26 Septembre 2014. ***Prix du meilleur poster***

Abstract:

Mountain forests are experiencing an increase in fire occurrence. In southern Europe, land use changes enhance the effects of global warming by promoting a fuel build-up and a greater connectivity of forests. Through a retrospective analysis over the past decades of fire and climate in southeastern France, this dissertation firstly shows that Mediterranean ecosystems have experienced a strong decrease in fire activity, emphasizing the strong efficiency of fire suppression policies, while fires have been more frequent and large in mountains like the southern Alps. I used vegetation and climate data to characterize the flammability and fire resistance traits of mountain forests of the western Alps that determine their effects and responses to fire. Then, assessing the vulnerability to fire of mountain ecosystems and tree species was carried out by simulating the behaviour of surface fires and their impacts (tree mortality) within the environmental niches of dominant tree species. Results show that tree cover and height, and the seasonality of precipitation largely drive the amount and flammability properties of surface fuels (litter, grass and shrubs). Therefore, these environmental gradients govern the flammability niches of tree species, from the few flammable dense and moist forests of the northern Alps, to the open and highly flammable sub-Mediterranean and subalpine forests of the southern and inner Alps, respectively. Otherwise, fire resistance traits of trees vary according to community flammability through a trade-off between tolerance (thick bark in dry climates) and avoidance strategies (high crown in moist climates), suggesting a coevolution between species and surface fires. These interrelationships between climate, composition and canopy structure highlight biogeographic patterns of ecosystem and tree species vulnerability to fire in the western Alps. Fire simulations indicate that *Quercus pubescens*, *Pinus sylvestris* and *P. nigra* should suffer high mortality rates under extreme fire weather conditions. However, their vulnerability is strongly reduced within the close and moist forests of the montane belt, which therefore constitute favourable margins for these species. On the contrary, tree species that dominate these low flammable margins (*Abies alba*, *Picea abies*) are less vulnerable to fire (except *Fagus sylvatica* having a too thin bark), although they should suffer high mortality rates towards their dry margins at low (sub-Mediterranean forests) and high elevation (subalpine forests). Finally, having thin barks and low crowns, the subalpine pines (*P. uncinata*, *P. cembra*) seem the most vulnerable to global changes. Indeed, their narrow niches are mostly restricted in the most elevated forests that are highly flammable under extreme fire weather. In contrast, their co-dominant species *Larix decidua* displays a thick bark and the lowest vulnerability, highlighting that this species may resist to surface fires as shown in the last millennia. To conclude, the niche properties and the life history traits of Alpine trees make them unequally exposed to an increasing fire risk, highlighting the importance of the findings of this thesis to anticipate the impacts of future fires across the diversity of climate and vegetation of southern European mountains.

Key-words: Alps, biogeography, fire, flammability, functional traits, resistance to fire

Résumé :

Les forêts d'altitude connaissent une émergence croissante des feux. Dans le sud de l'Europe, les effets du réchauffement du climat sont accrus par les changements d'usage qui génèrent une accumulation forte du combustible végétal et une reconnexion des massifs forestiers de montagne. Via une analyse rétrospective des feux et du climat des dernières décennies dans le sud-est de la France, cette thèse montre d'abord que l'augmentation de l'activité des feux a été largement restreinte aux zones de montagne, en particulier dans les Alpes du sud, les politiques de lutte contraignant les feux au sein des paysages méditerranéens. Pour quantifier la vulnérabilité au feu des écosystèmes et des espèces d'arbre de montagne, j'ai ensuite croisé des données de climat et de végétation des Alpes occidentales afin de caractériser les attributs d'inflammabilité et de résistance du végétal qui gouvernent ses effets et sa réponse au feu. Ces informations ont été utilisées pour simuler le comportement des feux de surface et leurs dommages (mortalités des arbres) au sein des niches environnementales des espèces dominantes. Les résultats obtenus montrent que l'abondance et les propriétés d'inflammabilité des litières, des strates herbacées et arbustives varient au sein des Alpes en fonction de l'ouverture de canopée, sa hauteur et la saisonnalité des précipitations. Ces gradients biotiques et abiotiques gouvernent ainsi les niches d'inflammabilité des espèces, depuis les forêts denses et humides peu inflammables des Alpes externes du nord aux forêts ouvertes inflammables périméditerranéennes des Alpes du sud et subalpines des Alpes internes. Par ailleurs, les traits de résistance au feu des arbres varient entre espèces en lien avec l'inflammabilité des communautés, selon un compromis entre tolérance (écorce épaisse en climat sec) et évitement (houppier haut en climat humide), suggérant une coévolution entre espèces et feux. De ces interrelations entre climat, composition et structure de la canopée résultent des patrons biogéographiques de vulnérabilité des écosystèmes et des espèces au feu. Le chêne, le pin sylvestre et le pin noir connaîtraient des taux de mortalité élevés. Leur vulnérabilité est néanmoins réduite au sein des forêts fermées et plus humides du montagnard, constituant, ainsi, une marge favorable. A l'inverse, les espèces qui dominent ces marges favorables (le sapin et l'épicéa) sont peu vulnérables (excepté le hêtre et son écorce fine), bien que les taux de mortalité s'accroissent rapidement au sein de leurs marges sèches, à basse (forêts supra-méditerranéennes) ou haute altitude (forêts subalpines des Alpes internes). Enfin, l'absence d'attributs de résistance pour le pin à crochet et en particulier le pin cembro définit ces espèces comme les plus vulnérables aux changements globaux. En effet, leur niche est restreinte aux forêts subalpines les plus alticoles et particulièrement inflammables en conditions extrêmes, alors que l'écorce épaisse du mélèze qui co-domine ces forêts lui permettrait d'outrepasser les feux, comme cela a été observé par le passé. Ainsi, du fait des propriétés de leur niche et de leurs traits d'histoire de vie, les arbres Alpains ne sont pas tous égaux face à l'émergence des feux, mettant en lumière l'importance des résultats de cette thèse dans l'anticipation possible des dommages des feux futurs au sein de la diversité des conditions de végétation et de climat des montagnes du sud de l'Europe.

Mots clés : Alpes, biogéographie, incendies, inflammabilité, résistance, traits fonctionnels