

FIG. 5.1 – Classes de végétation prises en compte par le modèle FORSAT. Elles dérivent des classes fonctionnelles vis à vis des processus de succession et de feu. (Dessins MAD)

hauteur de flamme et leur partie aérienne est facilement détruite par le feu ; la végétation haute : les grands arbres dont le feuillage surcime les flammes qui échappent au feu.

Quatre classes de végétation sont donc à prendre en compte, pour la succession et le feu (figure 5.1) :

1. « Couvert Herbacé » : stade dominé par les herbes avec éventuellement des arbustes de savane ;
2. « Jeunes Pionniers » : stade mettant en présence un couvert herbacé importante et des plantules d'espèces de forêts héliophiles qui disséminent leur graines en savane (très sensibles aux feux) ;
3. « Pionniers Adultes » : stade dominé par des arbres pionniers avec éventuellement quelques individus de succession secondaire qui surciment un couvert herbacé épars (ce qui les protège du feu) ;
4. « Forêt » : stade dominé par les arbres avec un couvert herbacé quasiment inexistant, qui peut difficilement brûler.

Automate cellulaire stochastique. L'objet du modèle est de décrire l'évolution relative de zones de forêts et de savane, en se servant comme références

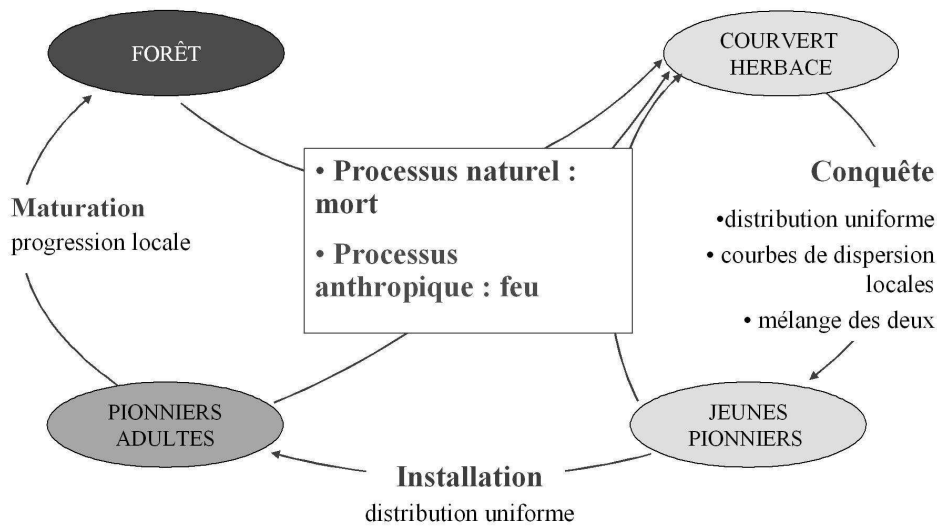


FIG. 5.2 – Transitions entre états de végétation dans le modèle FORSAT. Le cycle de succession peut être interrompu par la mort naturelle ou par le feu d’origine anthropique.

d’images satellites. Comme pour celles-ci, on considère un espace discrétisé en cellules élémentaires carrées de quelques mètres d’arête. On prend une valeur de 5 mètres : c’est suffisamment grand pour pouvoir avec peu de cellules représenter un espace de simulation de quelques kilomètres carrés et suffisamment petit pour que l’on puisse considérer la végétation homogène. Le pas de temps considéré est de 1 an, pendant lequel se succèdent deux phases : la phase de succession et la phase de feu. De façon schématique, la phase d’évolution correspond à la saison humide et la phase de feu à la saison sèche.

Les lois d’évolution, détaillées plus bas, sont stochastiques. Beaucoup trop de paramètres interviennent et trop peu de connaissance sont acquises sur les différentes espèces impliquées pour considérer une dynamique déterministe.

Le modèle est donc un modèle dynamique spatialisé où l’espace et le temps sont discrétisés et la variable (végétation) ne peut prendre qu’un ensemble fini de valeurs discrètes. Ce modèle entre donc dans la classe des automates cellulaires.

5.2 Description du modèle

Durant un pas de temps, deux actions sont effectuées, dont les algorithmes sont détaillés dans le paragraphe ci-dessous : l’évolution selon le cycle de succession et la propagation du feu en savane et en lisière de forêt (figure 5.2).

5.2.1 Succession

Le modèle du processus de succession comporte quatre étapes.

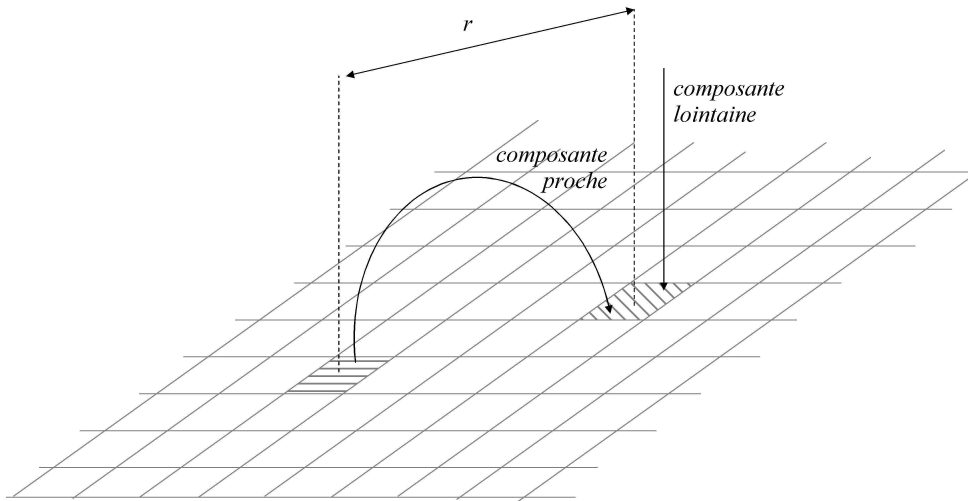


FIG. 5.3 – L’attribution des probabilités de transition de l’état Couvert Herbacé à l’état Jeunes Pionniers. La composante lointaine est uniforme. La composante proche tient compte explicitement des distances entre la cellule réceptrice et les cellules forestières avoisinantes.

Conquête (Couvert Herbacé à Jeune Pionniers). L’apparition de pousses d’arbres pionniers de la forêt intègre la dissémination des graines de ces espèces et leur germination. A chaque pas de temps, une probabilité de passage vers le stade Jeune Pionniers est assignée à chaque parcelle du type Couvert Herbacé. Cette probabilité dépend de la quantité de graines tombées sur la parcelle et de la probabilité qu’ont ces graines de germer. Comme le suggèrent les résultats du chapitre 4, la dispersion des graines peut être vue comme la somme de deux composantes (figure 5.3).

La composante proche est traitée explicitement pour représenter le fait que les plantules apparaissent préférentiellement près des arbres établis en lisière ou autour des arbres isolés en savane (c’est-à-dire près des cellules « forestières » : Pionniers Adultes et Forêt). La probabilité d’apparition de plantules pionnières dans une cellule i est la somme des contributions des cellules forestières dans un voisinage V . La contribution apportée par une cellule forestière j dépend de la distance entre les cellules i et j .

La composante lointaine induit une probabilité additionnelle, qui peut, en première approximation, être considérée uniformément répartie sur la savane.

$$p_{CH \rightarrow JP}^{(i)} = p_{CH \rightarrow JP}^0 + \sum_{j \in V} f(r_{ij}). \quad (5.1)$$

Croissance (Jeune Pionniers à Pionniers Adultes). La probabilité de croissance ne fait intervenir aucun processus spatial : la probabilité de croissance $p_{JP \rightarrow AP}$ est identique pour toutes les cellules Jeunes Pionniers. Le temps nécessaire à un pionnier pour surcimer le couvert herbacé est alors une variable

aléatoire dont l'espérance est :

$$T_{JP \rightarrow AP} = \frac{1}{p_{JP \rightarrow AP}}. \quad (5.2)$$

Maturation (Pionniers Adultes à Forêt). La maturation d'une parcelle de forêt consiste en l'installation d'espèces de succession secondaire qui permettent l'établissement d'un faciès de forêt. De la même façon que pour la phase de conquête, deux composantes doivent être considérées : une composante proche, qui représente la progression de proche en proche des espèces de forêt et une composante lointaine qui représente la possibilité d'apparaître loin du massif.

Mort (retour à Couvert Herbacé). Chaque cellule de végétation a la possibilité de disparaître (mort de la plante) et de laisser place à une cellule Couvert Herbacé. Cette probabilité $p_{X \rightarrow CH}$ est supposée identique pour chaque état. Le temps d'un cycle (Couvert Herbacé à Couvert Herbacé) est :

$$T_{CH \rightarrow CH} = \frac{1}{p_{X \rightarrow CH}}. \quad (5.3)$$

5.2.2 Feu

Le modèle utilisé pour modéliser l'effet du feu est tiré du modèle de la dynamique de feu présenté au chapitre 3. Comme on ne s'intéresse qu'aux structures statiques, il suffit de considérer le modèle de percolation de liens équivalents avec différents types de végétation. A chaque état de végétation est associée une probabilité de brûler, la plus grande étant pour les herbes et la plus faible pour la forêt.

L'algorithme est initialisé avec l'inflammation de cellules de Couvert Herbacé. Il se termine de lui-même lorsque tout ce qui devait être brûlé l'est. Après le feu, la surface brûlée est régénérée en cellules Couvert Herbacé.

5.2.3 Paramètres du modèle

Trois types de paramètres jouent sur la dynamique du modèle.

Paramètres physiologiques. Les paramètres physiologiques sont les probabilités de base décrites dans les paragraphes 5.2.1 et 5.2.2 : les probabilités de transition d'un état à l'autre et leur sensibilité au feu.

Paramètre environnemental. Des conditions climatiques ou pédologiques particulières peuvent modifier les paramètres physiologiques. Ces paramètres peuvent être homogène ou peuvent prendre des valeurs différentes pour chaque cellule. Pour simplifier, un paramètre environnemental ω jouant multiplicativement sur chaque probabilité de transition dans le cycle de succession a été considéré. Une valeur égale à 1 est neutre, une valeur inférieure à 1 représente

des zones défavorables et une valeur supérieure des zones favorables. Il n'a pas d'influence sur les sensibilités au feu.

D'autres types de paramètres peuvent être envisagés, soit qu'il ne jouerait que sur une partie des paramètres de succession ou qu'il influencerait aussi les sensibilités au feu. Différents types de paramètres ont été testés, qui se traduisent tous par des influences similaires sur le comportement émergent.

Paramètre anthropique. L'intensité de la perturbation d'origine anthropique est représentée par la fréquence des feux ϕ , qui détermine la succession des années où il y a mise à feu de la savane et de celles où il n'y en a pas. Cette succession peut être notifiée explicitement (cycle avec le nombre de mises à feu) ou résulter d'une expérience aléatoire.

5.3 Comportement émergent du modèle FORSAT

5.3.1 Comportement qualitatif

La première étape consiste à vérifier que les modes de progression identifiés par les études de terrain sont bien retrouvés par le comportement émergent du modèle. Pour cela, on considère comme situation initiale un contact forêt savane avec deux entrants de savane en forêt. Les paramètres sont pris dans des plages raisonnables mais n'ont pas été particulièrement choisis (table 5.1). Les différentes caractéristiques de la progression sont effectivement reproduites (figure 5.4) : une progression la lisière, avec un rattrapage des golfes de savane, l'apparition de bosquets en savane, qui grossissent ou disparaissent et sont finalement incorporés au massif ou entre eux par l'apparition d'un pont de végétation. La différence entre deux hypothèses de pression de feu est très nette : pour des feux fréquents, il ne reste que la progression du front (figure 5.4).

Le modèle minimal pour retrouver ces caractéristiques doit faire intervenir : une composante longue distance de la dispersion (qui permet l'initiation de bosquets en savane), une composante courte distance, quelle que soit sa portée, c'est-à-dire l'apparition préférentielle des pionniers près des arbres établis (qui permet l'organisation d'un bosquet autour d'un arbre isolé) et le passage régulier du feu en savane.

5.3.2 Variables de description.

Pour étudier le système (c'est-à-dire la portion de paysage modélisée) il faut trouver des variables qui permettent de discriminer entre des zones de savane et des zones de forêt. Les zones de forêt sont représentées par un ensemble connexe (agrégat) de cellules dans l'un des états représentant des arbres « Pionniers Adultes » et « Forêt ». Les zones de savane sont des ensembles connexes de cellules « Couvert Herbacé » ou « Jeunes Pionniers ». Le paysage est dit forestier s'il y a un agrégat de forêt dont la taille est de l'ordre de la taille du système. A l'inverse le paysage est savanicole si les agrégats de forêt sont petits devant la taille du système. La figure 5.5 présente un exemple de chaque paysage.

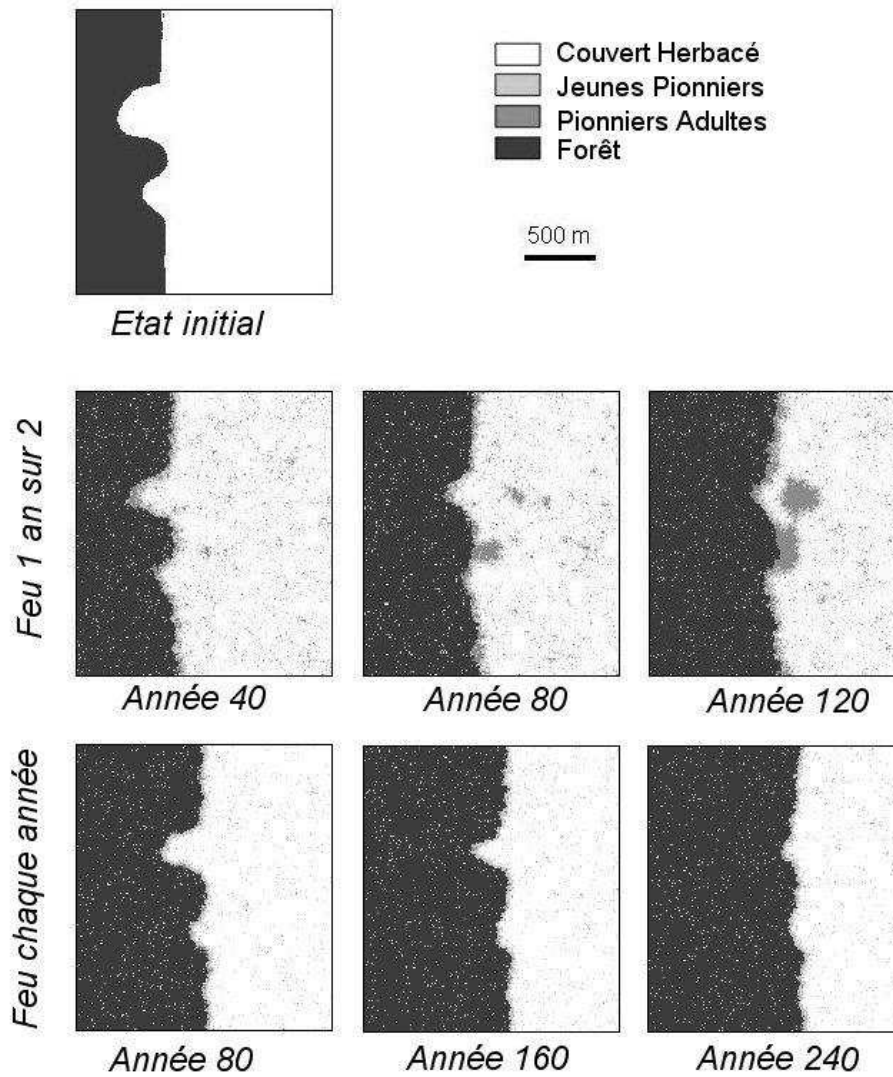


FIG. 5.4 – Comportement émergent du modèle FORSAT pour les paramètres de la table 5.1 pour des feux 1 an sur 2 (haut) et chaque année (bas). Pour la fréquence de feux la plus forte, la lisière progresse avec un comblement des golfes de savanes. Pour une fréquence de feux plus faible, il y a en plus apparition de bosquets en forêt et incorporation de ce bosquet par apparition d'un pont de végétation.

Etat de végétation	Couvert Herbacé	Jeunes Pionniers	Pionniers Adultes	Forêt
Probabilité de succession :				
composante globale	0,02	0,2	0	–
composante locale	$0,1 \exp(-0,1x^2)$	0	0,2	–
distance (cellules)	10	–	1	–
Origine	Forêt	–	Forêt	–
	Pionniers Adultes			
Probabilité de brûler	1	0,55	0,2	0,005
Probabilité de retour à Couvert Herbacé	0,005			
Facteur environnemental	homogène : 1			
Fréquence de feux	cyclique : 5 feux tous les deux ans			

TAB. 5.1 – Paramètres du modèle FORSAT pour la validation qualitative du modèle. Les probabilités de succession vers l'état suivant dans le cycle se décomposent en un composante globale (uniformément distribuée sur l'espace de simulation) et une composante locale, au voisinage des états d'origine (le voisinage s'étend jusqu'à une distance déterminée). Les probabilités de brûler sont décroissantes avec l'avancement dans le stade de succession. Les paramètres ne sont pas basés sur une étude précise mais choisis parmi l'ensemble des possibilités pour que les temps caractéristiques du comportement émergent du modèle (apparition des bosquets, progression de la lisière) soient compatibles avec les temps observés.

Si on appelle n_{\max} la taille du plus gros agrégats de cellules forestières, la fraction de l'espace occupée par cet agrégat est :

$$f = \frac{n_{\max}}{N}, \quad (5.4)$$

où N est la taille du système (nombre de cellules composant la zone étudiée). Cette fraction tend vers 0 lorsque N tend vers l'infini pour un paysage de savane et est fini pour un paysage de forêt et peut être interprété comme la probabilité de chaque cellule d'appartenir au plus gros amas de forêt. Dans la limite des très grands systèmes, il s'agit d'une grandeur intensive. Une autre variable d'état intensive utilisée pour décrire le paysage est la proportion p de cellules forestières sur la carte (figure 5.5).

5.3.3 Transition de phases

En physique, on nomme phases différents arrangements d'une même substance, ces arrangements correspondant à des propriétés différentes de la matière qui en résulte. Il s'agit de plusieurs états qualitativement différents. Des paramètres extérieurs déterminent quelle phase est stable, c'est-à-dire vers quel état tend la substance. Ainsi, les molécules d'eau peuvent elles s'arranger en gaz, en liquide ou en solide. C'est toujours de l'eau, mais elle prend des formes qualitativement différentes selon la température et la pression auxquelles on la place. Le changement de la phase stable lors du changement des paramètres extérieurs constitue une transition de phase (voir Annexe E).

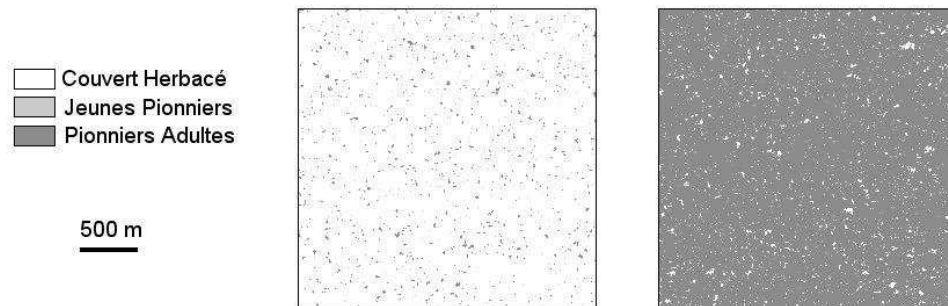


FIG. 5.5 – Exemple de paysage dans la phase savane (gauche, $p = 0,018$, $f = 0,001$) et dans la phase forêt (droite, $p = 0,943$, $f = 0,930$).

On peut ainsi voir la savane et la forêt comme deux phases d'un même paysage. Sous l'action du paramètre environnemental et du paramètre anthropique, le paysage se trouve dans l'une ou l'autre phase. En modifiant ces paramètres, l'état d'équilibre peut changer et on a une transition de phases. L'état dans lequel se trouvait le système jusqu'alors devient instable et le paysage évolue vers l'autre phase.

Pour décrire une transition de phases, on se sert d'un paramètre d'ordre : une variable d'état du système qui, conventionnellement, vaut 0 pour une phase et prend des valeurs non nulles pour l'autre phase. De façon analogue à ce qui est fait pour la percolation, le paramètre d'ordre peut être ici la variable f : la proportion de l'espace occupée par le plus gros amas de forêt.

5.4 Transition entre climax forestier et climax de savane

5.4.1 Etude du comportement émergent du modèle

Il y a deux aspects dans la dynamique de l'interface entre forêts et savanes : la progression sur leur marge des massifs établis, notamment des forêts galeries et l'apparition de bosquets en savane. Ce paragraphe s'intéresse à ce dernier aspect, en prenant comme état initial un paysage complètement savanicole.

Bien que le travail de modélisation ait consisté à réduire le modèle FORSAT aux processus-clés et à représenter ces derniers de la façon la plus simple, le nombre de paramètres reste important. Il n'est donc pas possible d'explorer systématiquement la sensibilité du modèle à tous les paramètres.

Comme on l'a vu, l'état d'équilibre atteint est soit une savane soit une forêt. Ce qui peut conduire à la transition entre ces deux phases, ce sont les changements soit des conditions environnementales (représentée par un paramètre environnemental), soit de la pression anthropique (représentée par la fréquence des feux). En prenant des probabilités de base simples et en se limitant à trois états (table 5.2), il est possible d'étudier la transition sous l'effet de ces deux paramètres.

Etat de végétation	Couvert Herbacé	Jeunes Pionniers	Pionniers Adultes
Probabilité de succession :			
composante globale	0,05	0,2	–
composante locale	0,1	0	–
distance (cellules)	1	–	–
Origine des plantules	Forêt	–	–
	Pionniers Adultes		
Probabilité de brûler	1	0,5	0,2
Probabilité de retour à Couvert Herbacé		0,005	
Facteur environnemental ω		homogène, variable	
Fréquence de feux ϕ		cyclique, variable	

TAB. 5.2 – Paramètres du modèle FORSAT modifié à 3 états pour l’analyse de la transition de phases.

On semble perdre en généralité en fixant arbitrairement la plupart des paramètres du modèle. En fait, des simulations avec des paramètres différents que ceux utilisés ont été faites également (mais moins systématiquement) et ont montré que la nature des transitions étaient la même même si les détails changent (valeurs des paramètres conduisant à la savane à la forêt, vitesse de progression, etc.).

Reste la question du choix du jeu de paramètres particulier qui doit servir de base. En l’absence de mesures de terrain et pour garder au modèle toute sa généralité, ces paramètres doivent respecter quelques règles simples et raisonnables :

1. les probabilités de transition doivent mener à des temps de transition moyen de l’ordre de quelques années ;
2. la probabilité de mort des états forestiers (retour à Couvert Herbacé) doit être relativement faible, produisant un cycle naturel de l’ordre de quelques dizaines d’années ;
3. les probabilités de brûler doivent décroître depuis les cellules Couvert Herbacé qui brûlent facilement jusqu’aux cellules Pionniers Adultes qui sont quasiment toujours épargnées.

5.4.2 Modèle de la transition en l’absence de feu

Modèle simplifié. En l’absence de feu, le modèle limité à trois états Couvert Herbacé (H), Jeunes Pionniers (J) et Pionniers Adultes (P) avec une dispersion proche limitée aux plus proches voisins se réduit à 4 règles simples.

$$\begin{array}{l}
 J \xrightarrow{\beta} P \\
 J \xrightarrow{\alpha} H \\
 P \xrightarrow{\alpha} H.
 \end{array} \tag{5.5}$$

La dernière loi fait intervenir le nombre n de voisins P d'un site H :

$$H \xrightarrow{\gamma+n\delta} J. \quad (5.6)$$

Ces lois font intervenir 4 paramètres :

1. α est le taux de mortalité des pionniers (jeunes ou adultes) ;
2. β est le taux de croissance des jeunes pionniers en pionniers adultes ;
3. γ est la partie homogène du taux de recrutement des pionniers (qui ne dépend pas du voisinage). C'est une fonction non décroissante de P : plus il y a d'adultes, plus il y a de graines. De façon générale, γ peut se décomposer en une partie constante γ_0 (un fond homogène assuré par l'apport de graines depuis l'extérieur) et une partie dépendant du nombre x_P de sites dans l'état P :

$$\gamma = \gamma_0 + \gamma_1(x_P) ; \quad (5.7)$$

4. δ est la probabilité de transition additionnelle que chaque voisin P d'une cellule H lui confère.

Champ moyen. L'analyse du champ moyen du modèle propose des équations d'évolution des proportions de l'espace occupé par les états H , J et P en supposant l'absence de structures spatiales dans la répartition des différents sites. En particulier, la probabilité pour un site H qu'un de ses voisins pris au hasard soit dans l'état P est simplement égal à la proportion x_P de sites P . La probabilité que n des quatre voisins d'une site H soient dans l'état P est alors :

$$C_4^n x_P^n (1 - x_P)^{4-n}. \quad (5.8)$$

Alors, la probabilité additionnelle de passage moyenne $\bar{\delta}$ est en moyenne :

$$\begin{aligned} \bar{\delta}(x_P) &= \sum_{n=0}^4 n \delta C_4^n x_P^n (1 - x_P)^{4-n} \\ &= 4\delta x_P. \end{aligned}$$

On est donc amené au système d'équations suivant, où le temps a été ré-échelonné telle que $\alpha = 1$:

$$\begin{aligned} \dot{x}_H &= x_J + x_P - (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) x_H \\ \dot{x}_P &= -x_P + \beta x_J \\ x_J &= 1 - x_P - x_S. \end{aligned} \quad (5.9)$$

Lorsque l'équilibre est atteint, les dérivées temporelles sont nulles. Le système devient alors :

$$\begin{aligned} x_J + x_P &= (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) x_H \\ x_J &= \frac{x_P}{\beta} \\ x_S &= 1 - x_P - x_J. \end{aligned} \quad (5.10)$$

Soit, en exprimant la première équation au moyen des deux autres :

$$0 = x_P \left(1 + \frac{1}{\beta}\right) - (\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)) \left(1 - \left(1 + \frac{1}{\beta}\right) x_P\right). \quad (5.11)$$

Soit encore :

$$x_P = \frac{\beta}{1 + \beta} \left(1 + \frac{1}{\gamma(x_P) + \bar{\delta}(x_P)}\right)^{-1}. \quad (5.12)$$

Il faut donc chercher les solutions de l'équation :

$$x = f(x), \quad (5.13)$$

où :

$$f(x) = \frac{\beta}{1 + \beta} \left(1 + \frac{1}{\gamma(x) + \bar{\delta}(x)}\right)^{-1}. \quad (5.14)$$

Considérant que $\gamma(x_P)$ est une fonction non décroissante de x_P (la probabilité d'apparition d'une pousse ne peut pas diminuer quand le nombre d'arbres augmente), on montre facilement que f est une fonction positive monotone croissante entre 0 et 1 et toujours strictement inférieure à 1. L'équation admet donc :

1. une unique solution non nulle si $f(0) > 0$, c'est-à-dire, puisque $\delta(0) = 0$, si $\gamma(0) > 0$ (avec apport de graines extérieures) ;
2. une unique solution nulle si $f(0) = 0$ et $f'(0) \leq 1$, c'est-à-dire si $\gamma(0) = 0$ (système isolé de l'apport de graines extérieures) et que les accroissement $\gamma'(0)$ et $\delta'(0)$ autour de 0 des fonctions $\gamma(x)$ et $\delta(x)$ est suffisamment faible, car :

$$f'(0) = \frac{\beta}{1 + \beta} \left[\gamma'(0) + \bar{\delta}'(0) \right]; \quad (5.15)$$

3. deux solutions, une nulle instable et l'autre nulle stable, si $f(0) = 0$ et $f'(0) > 1$.

La figure 5.6 montre comment évolue la proportion de sites P en fonction du paramètre environnemental ω introduit au paragraphe 5.2.3. Ce paramètre joue multiplicativement sur les probabilités de transition :

$$\begin{aligned} \beta &= \omega\beta^0 \\ \gamma &= \omega\gamma^0 \\ \delta &= \omega\delta^0. \end{aligned}$$

Lorsque le système n'est pas isolé et que des graines peuvent venir de l'extérieur ($\gamma^0(0) > 0$), il y a toujours une solution, proche de 0 dans les conditions défavorables à la forêt (savane avec quelques arbres de forêt) et augmentant progressivement lorsque on passe dans des conditions de plus en plus favorable à la forêt. Lorsque le système est isolé ($\gamma^0(0) = 0$), la proportion à l'équilibre est nulle tant que :

$$f'(0) = \frac{\omega^2\beta}{1 + \omega\beta} \frac{\gamma'(0) + \bar{\delta}'(0)}{[1 + \omega^2(\gamma(0) + \bar{\delta}(0))]^2} \leq 1, \quad (5.16)$$

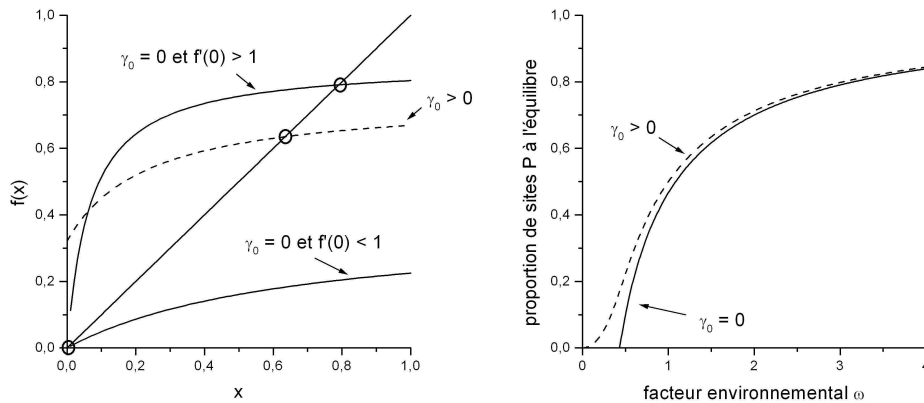


FIG. 5.6 – Gauche : Représentation graphique de l'équation (5.14). Il y a une solution stable non nulle si $\gamma_0 > 0$. Il y a une solution stable nulle si $\gamma_0 = 0$ et $f'(0) \leq 1$. Il y a deux solutions, l'une instable (0) et l'autre stable si $\gamma_0 = 0$ et $f'(0) > 1$. Droite : Transition continue sous l'influence du paramètre environnemental ω dans les cas $\gamma_0 = 0$ et $\gamma_0 > 0$.

puis passe continûment à des valeurs non nulles au-delà d'un certain seuil. Dans les deux cas, il y a une transition continue entre un paysage à faible proportion de pionniers (savane) et un paysage à forte proportion de pionniers (forêt).

Transition continue forêt-savane. Lorsqu'on change le facteur environnemental, comment l'état d'équilibre du modèle FORSAT sans feu change-t-il en l'absence de feu? Comme le prédit l'approche de champ moyen, la transition est continue : lorsque le facteur environnemental augmente, le paramètre d'ordre f passe continûment d'une valeur nulle (aux effets de taille finie près) à une valeur proche de 1 (figure 5.7). Le taux de couverture forestière varie également de façon continue. La figure 5.9 montre la possibilité de convergence vers un paysage intermédiaire. Le nombre d'agrégats présente un maximum pour la valeur critique du paramètre environnemental. L'évolution temporelle de cette grandeur montre, lorsqu'il y a convergence vers un paysage de forêt, l'apparition de bosquets puis la diminution de leur nombre qui dénote leur coalescence.

5.4.3 Modèle de la transition en présence de feu

Gestion des feux de savane dans le modèle. Deux problèmes se posent lorsqu'il s'agit de faire intervenir le feu dans le modèle. Le paramètre anthropique est la fréquence des années avec mise à feu de la savane. Mais une même fréquence peut correspondre à une succession périodique d'années avec ou sans feu ou à une succession aléatoire. Comme le montre la figure 5.10, le choix d'une séquence particulière ou de la loi de la variable aléatoire menant à la bonne fréquence peut modifier sensiblement le régime « stationnaire ». La solution retenue consiste à considérer des séquences fixées pour quelques valeurs

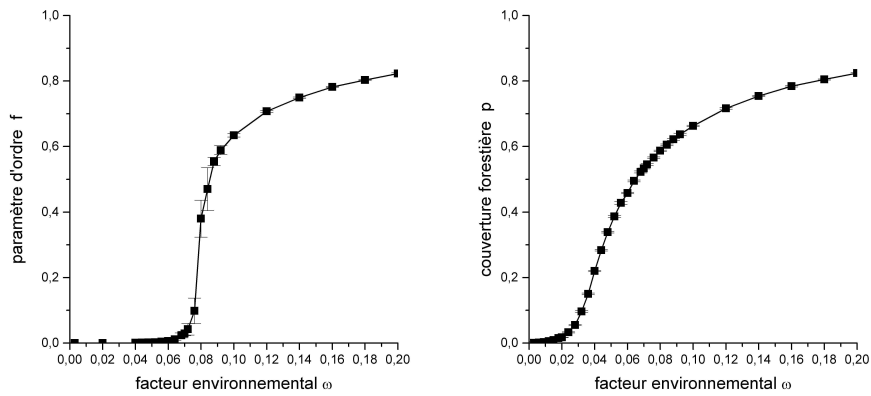


FIG. 5.7 – Evolution du paramètre d'ordre f et de la couverture forestière p à l'équilibre en fonction du paramètre environnemental à la transition sans feu

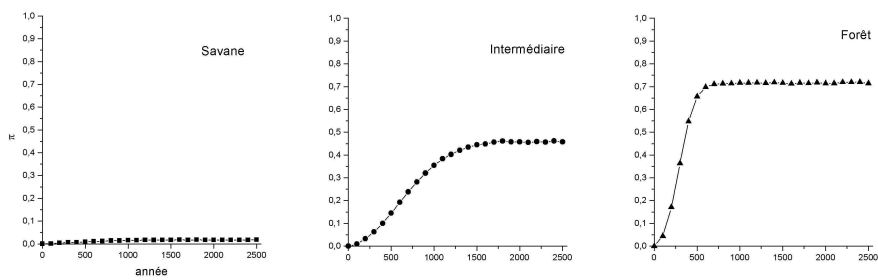


FIG. 5.8 – Scénarios d'évolution de temporelle de la couverture forestière à la transition sans feu pour trois valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 0,002$, $\omega = 0,06$, $\omega = 0,10$.

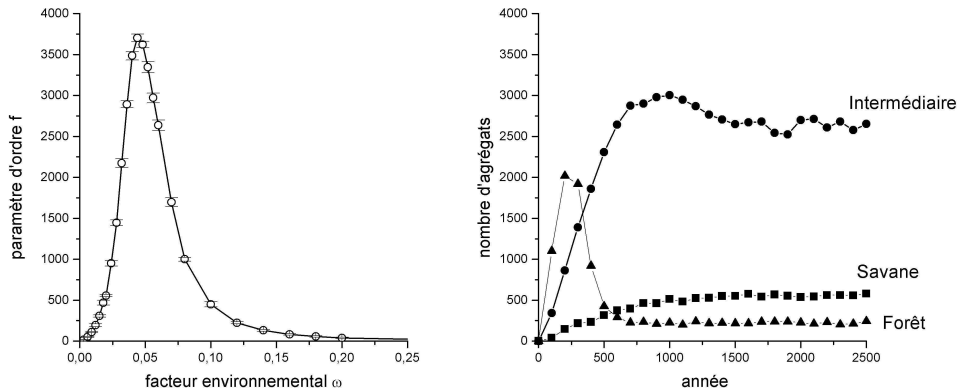


FIG. 5.9 – Gauche : évolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition sans feu. Droite : scénarios d'évolution des nombres d'agrégats pour différentes valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 0,002$, $\omega = 0,06$, $\omega = 0,10$.

simples de la fréquence de feux. Le deuxième problème concerne le choix de l'endroit où situer la mise à feu en savane. Une solution est de faire partir un certain nombre de feux en tirant les sources au hasard : cela favorise le comblement rapide des petites savanes incluses dans une zone de forêt, puisqu'il y a peu de chances qu'elles subissent le feu. La solution retenue est d'effectuer une mise à feu dans chaque ensemble connexe de savane, quel que soit sa taille lors des années avec feu.

Ces deux solutions privilégient la robustesse des résultats au détriment d'un réalisme dans les hypothèses qui de toute façon n'aurait été que de facade en l'absence de données sur les séquences réelles d'années avec ou sans feu ou sur les probabilités de mise à feu des savanes en fonction de la taille. L'objectif étant de décrire qualitativement l'influence d'une action anthropique régulière, elles permettent d'éviter d'avoir à traiter un bruit additionnel dans les variables.

Changements induits par le feu. Le feu est un phénomène qui change d'échelle spatiale et temporelle par rapport au phénomène d'évolution : le feu parcourt en un temps court une grande partie de l'espace de simulation et apporte d'une certaine façon une corrélation sur une grande distance. Une approche de champ moyen est donc impossible. On peut par contre raisonner sur les agrégats de pionniers adultes en forêt.

Sans feu, la vitesse d'une interface entre forêt et savane est constante et définie par le jeu de paramètres et ne dépend pas de la topologie de cette interface. Le feu induit deux changements. D'abord, en passant il peut rogner la surface de l'agrégat, c'est-à-dire qu'il modifie la vitesse de croissance de l'interface. D'autre part, il tend à éliminer les aspérités, à lisser l'interface : ce qui dépasse est plus soumis au feu, moins protégé. La façon la plus simple de représenter cette situation est de considérer le modèle d'Allen-Cahn : la vitesse de l'interface est égale à une vitesse de base plus une vitesse proportionnelle à

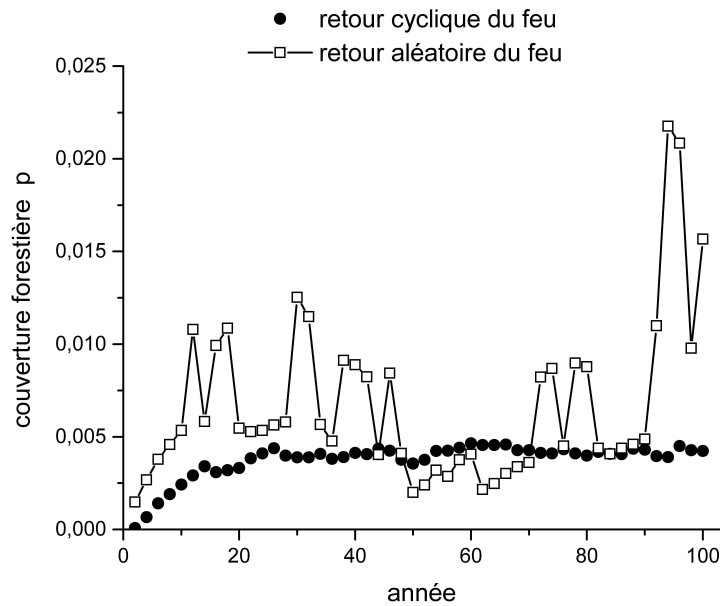


FIG. 5.10 – Evolution du nombre d'agrégats au cours du temps pour deux séquences de feu de même valeur moyenne.

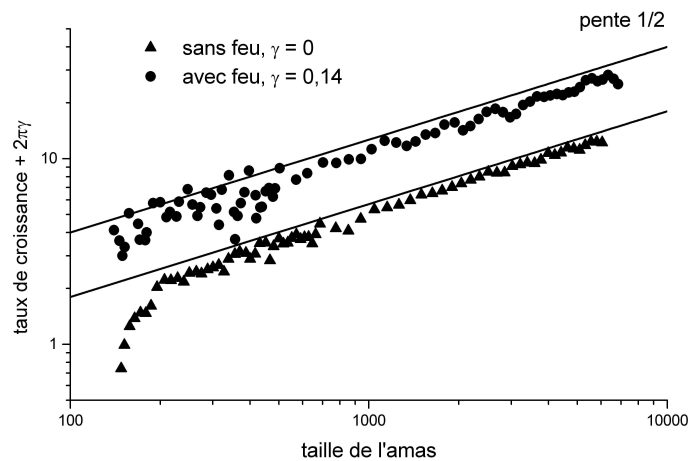


FIG. 5.11 – Mise en évidence de la tension de surface en présence de feu. Le graphique représente $\frac{dS}{dt} + 2\pi\gamma$ en fonction de S en coordonnées logarithmiques. Selon l'équation (5.17), on attend un comportement en loi de puissance $\frac{1}{2}$. Ce comportement est obtenu pour une tension de surface nulle dans le cas sans feu et pour une tension de surface $\gamma = 0,14$ dans le cas avec feu.

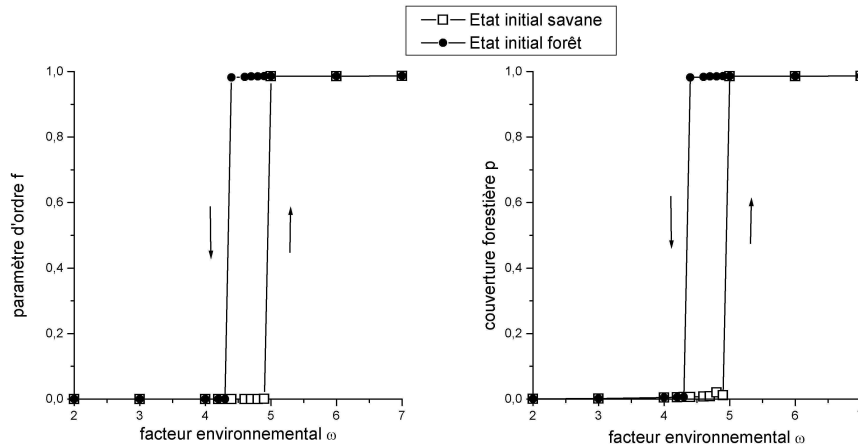


FIG. 5.12 – Evolution du paramètre d'ordre f et de la couverture forestière p à l'équilibre en fonction du paramètre environnemental à la transition avec retour annuel du feu

la courbure locale (voir Annexe E) :

$$v(\kappa) = v_0 - \gamma\kappa. \quad (5.17)$$

Pour un agrégat circulaire de rayon R et de surface $S = 2\pi R$, la vitesse de croissance de cet agrégat est alors :

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= 2\pi R \left(v_0 - \frac{\gamma}{R} \right) \\ &= 2\sqrt{\pi}v_0\sqrt{S} - 2\pi\gamma. \end{aligned} \quad (5.18)$$

La figure 5.11 met en évidence la possibilité de représenter la croissance de bosquets de forêt en savane par le modèle d'Allen-Cahn. Après le régime transitoire, la croissance de l'agrégat dans la situation sans feu est compatible avec la forme :

$$\frac{dS}{dt} \propto \sqrt{S}, \quad (5.19)$$

donc avec une croissance sans tension de surface. Avec feu tous les ans, elle est compatible avec l'équation (5.18) avec une tension de surface $\gamma = 0,14$.

Transition avec retour annuel du feu. Le feu a pour premier effet de déplacer les transitions induites par le sol ou le climat vers des valeurs de paramètres plus élevés : il stabilise la phase savane (figures 5.12 et 5.14). jusqu'à des valeurs importantes du facteur environnemental $\omega = 4 - 5$ alors que la transition s'amorçant vers $\omega = 0,05$ en l'absence de feux. Ensuite, la transition est discontinue : il y a une plage de valeurs qui ne peuvent pas être atteintes par le paramètre d'ordre. Cette discontinuité se traduit par un hysteresis : autour du point critique de transition pour lesquels l'état d'équilibre atteint dépend des conditions initiales (paysage forestier si l'état initial est une forêt de pionniers, paysage de savane si l'état initial est une savane).

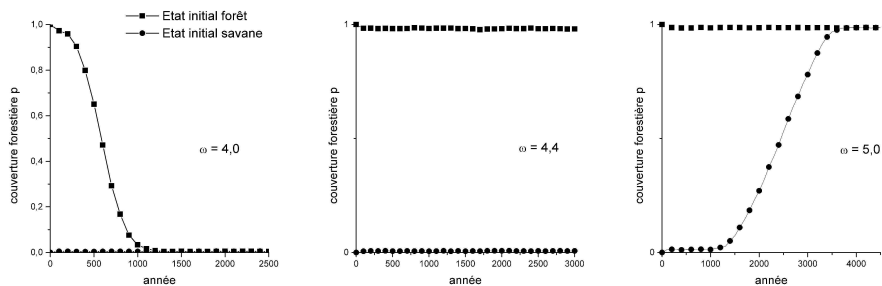


FIG. 5.13 – Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition avec retour annuel du feu pour trois valeurs du paramètre environnemental : $\omega = 4,0$, $\omega = 4,4$, $\omega = 5,5$.

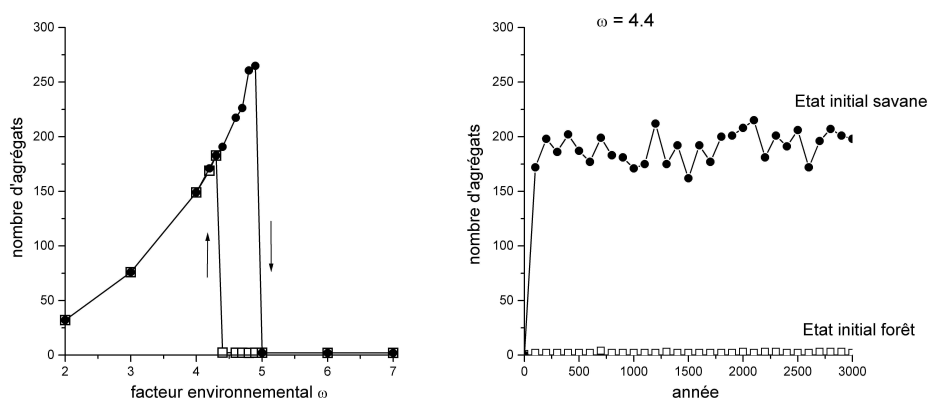


FIG. 5.14 – Gauche : évolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition avec retour annuel du feu. Droite : scénario d'évolution du nombre d'agrégats pour $\omega = 4,4$ avec deux conditions initiales différentes (savane et forêt).

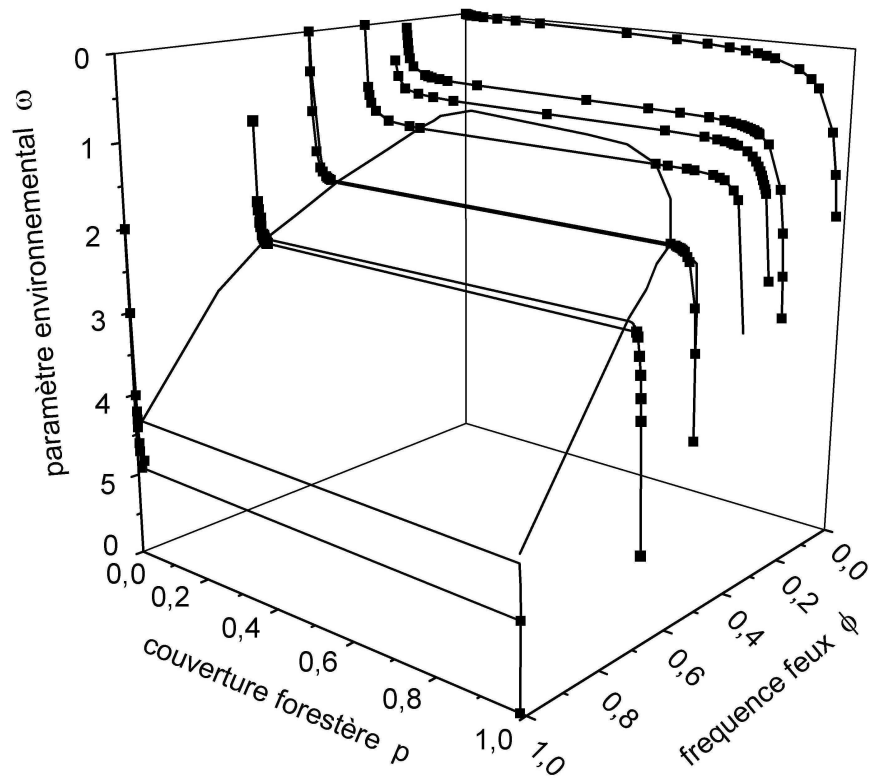


FIG. 5.15 – Diagramme de la transition forêt-savane du type van der Waals. Les courbes représentent l'évolution à fréquence de feu fixée de la couverture forestière à l'équilibre pour différents facteurs environnementaux. Pour les plus faibles fréquences de feux, la transition est continue : toutes les couvertures forestières sont accessibles. Pour les fréquences de feux les plus élevées, la transition est discontinue : les valeurs intermédiaires de couverture forestière sont inaccessibles. Cette discontinuité se traduit par un phénomène d'hysteresis : il y a des plages de paramètres pour lesquelles la situation à l'équilibre dépend de la condition initiale savane ou forêt (carrés : condition initiale savane ; courbe simple : condition initiale forêt).

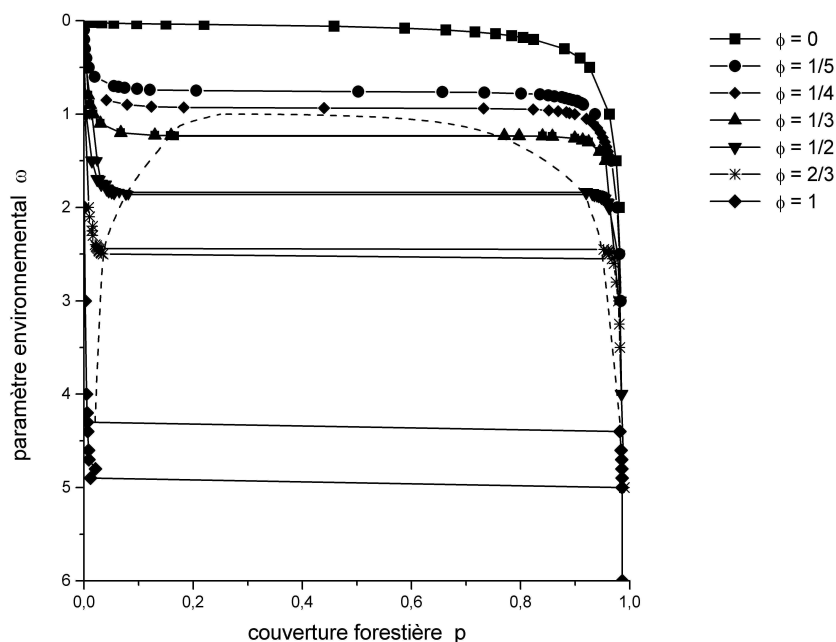


FIG. 5.16 – Projection de la figure 5.15 dans le plan (p, ω) . Chaque courbe représente le transition à fréquence de feu fixée avec le paramètre environnemental ω comme paramètre de contrôle. La courbe en tiret délimite la plage inaccessible à cause de la discontinuité des transitions pour les fréquences de feux les plus élevées.

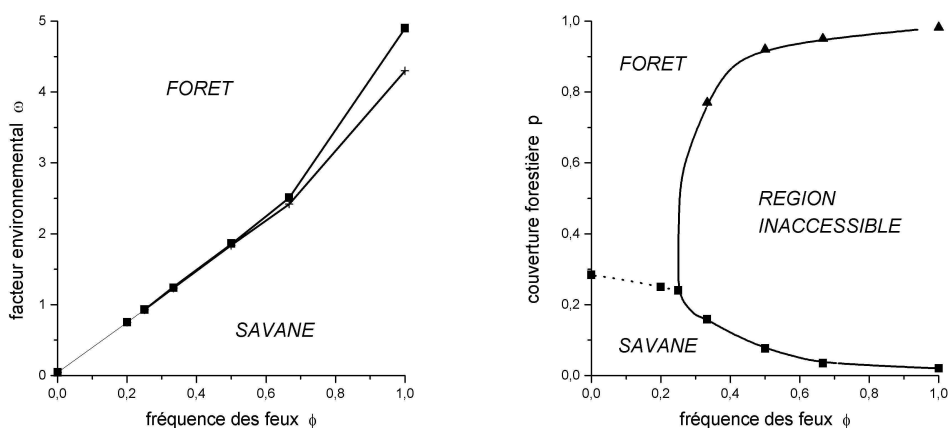


FIG. 5.17 – Gauche : Chemin critique du modèle FORSAT (projection dans le plan (ϕ, ω) des lieux des transitions). Dans la zone d'hysteresis délimitées par les deux lignes de transition l'état d'équilibre dépend de l'état initial. Droite : Projection dans le plan (ϕ, p) des lieux des transitions.

Transition de phases de type van der Waals. Pour les faibles valeurs de fréquence de feux, la transition est continue comme dans le cas sans feu : on peut entretenir un paysage de forêt parsemé de clairières de savanes. Au-delà d'une certaines fréquences de feux, la transition devient discontinue. Sous l'effet combiné des paramètres environnementaux et anthropiques, cette transition est finalement similaire à la transition de phases de type van der Waals dans les fluides (voir Annexe E) : le facteur environnemental joue le rôle de la température et le facteur anthropique le rôle de la pression.

La figure 5.15 montre la relation entre les deux facteurs environnemental et anthropique et la couverture forestière à l'équilibre. La figure 5.16 représente la projection de cette surface dans le plan (ω, p) qui montre les transitions pour différentes valeurs de la fréquence de feux. La figure 5.17 montre la projection des lieux de transition dans l'espace des deux paramètres (ω, ϕ) et dans le plan (ϕ, p) (pour les transitions continues, le point de transition est considéré comme la valeur du facteur environnemental donnant le maximum d'agrégats à l'équilibre).

Transition induite par le feu. Il est difficile d'étudier directement la transition de phases induite par le feu parce que la fréquence de feu n'est pas un paramètre de contrôle commode à gérer : si le retour est périodique, seules quelques valeurs sont accessibles et si le retour est aléatoire, les résultats dépendent fortement de la forme de la loi de distribution de l'occurrence des feux et pas seulement de l'espérance de cette loi.

Néanmoins, il est possible d'exploiter l'analogie avec la transition liquide-gaz. Dans ces transitions, les transitions isothermes avec la pression comme paramètre de contrôle sont continues pour les hautes températures et discontinues pour les basses températures. De la même façon, les transitions avec la fréquence de feu comme paramètre de contrôle sont continues dans le modèle FORSAT pour les facteurs environnementaux faibles et discontinues pour les facteurs environnementaux élevés.

5.4.4 Dynamique de la transition de phase

Climax de savane. Lorsque le climax est de savane, des agrégats de cellules de forêt apparaissent et disparaissent en savane. La distribution des tailles de ces agrégats est invariante au cours du temps. Sous des hypothèses simples (cf. Annexe E pour le détail), il est possible de déduire de l'équation (5.17) la forme de la distribution stationnaire :

$$n_s = n_1 \exp(-\varepsilon_s), \quad (5.20)$$

où n_s représente le nombre d'agrégats de taille s , n_0 un facteur de normalisation (correspondant au nombre d'agrégats de taille 1) et ε_s est de la forme :

$$\varepsilon_s = \beta \left(\gamma (s-1)^{\frac{1}{2}} - v_0 (s-1) \right). \quad (5.21)$$

Lorsque v_0 est négatif, la distribution stationnaire tend exponentiellement vers 0 pour les grandes tailles d'agrégats s :

$$n_s \propto n_1 \exp(-\beta |v_0| s). \quad (5.22)$$

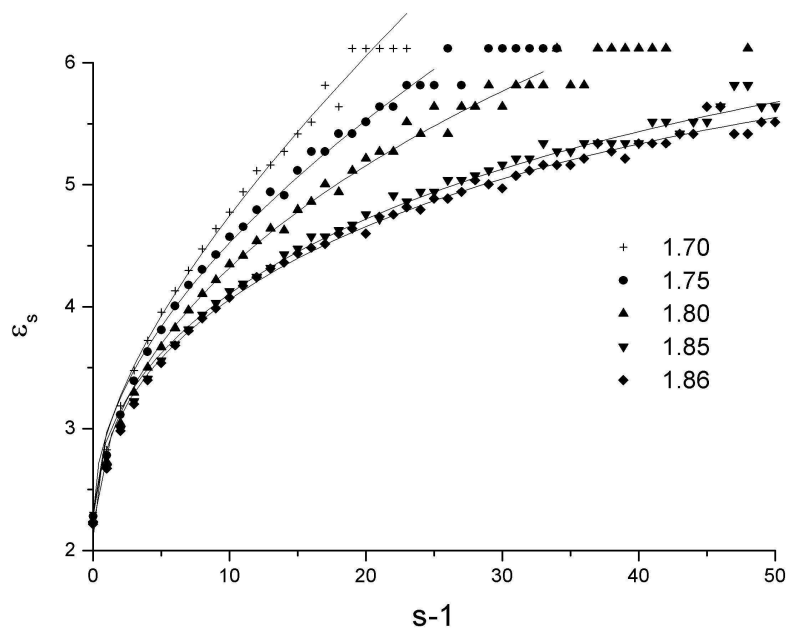


FIG. 5.18 – Evolution de ε_s en fonction de la taille s des bosquets pour différentes valeurs du facteur environnemental, de chaque côté de la valeur critique. Au passage de la valeur critique μ devient négatif, ce qui traduit l'instabilité (ici, la métastabilité) de la phase savane.

Facteur Environnemental	n_1	βv_0	$\beta\gamma$	Taille critique
1,70	2,31	0,61	$8,5 \cdot 10^{-2}$	–
1,75	2,28	0,67	$2,0 \cdot 10^{-2}$	–
1,80	2,25	0,68	$-1,1 \cdot 10^{-2}$	4000
1,85	2,22	0,68	$-4,0 \cdot 10^{-2}$	290
1,86	2,21	0,68	$-4,2 \cdot 10^{-2}$	250

TAB. 5.3 – Paramètres de l’approximation des distributions de fréquences des tailles d’agrégats par l’équation (5.21).

Bien que la tendance moyenne est soit la régression de la savane avec la vitesse moyenne $|v_0|$, les effets stochastiques autorisent malgré cela l’existence d’agrégats en savane.

Lorsque v_0 est positif, la distribution décroît pour les faibles valeurs de s puis croît vers l’infini au-dessus d’une taille critique :

$$s_c = \frac{\gamma^2}{v_0} + 1. \quad (5.23)$$

En fait, cette croissance n’est pas réaliste¹³ et dénote simplement la possibilité pour les agrégats dépassant la taille critique de croître jusqu’à occuper l’espace de simulation entier. Les petits bosquets peuvent atteindre la taille critique par des effets stochastiques de même nature que ceux qui conduisent à l’existence d’agrégats de forêt en savane stable. Une fois cette taille atteinte, l’agrégat croît parce que la phase forêt est stable.

La figure 5.18 montre la grandeur ε_s avec feu un an sur deux et pour des facteurs environnementaux proche de la valeur critique ($\omega_c \simeq 1,8$). La distribution de probabilité de la taille des agrégats est évaluée par la distribution des fréquences moyennes (20 répliques sur un espace de 200×200 cellules).

La forme donnée par l’équation (5.21) approxime bien le nuage de points. Les paramètres de ces lois sont résumées dans la table 5.3. Pour les valeurs les plus faibles, v_0 est bien négatif : la phase savane est stable. Pour les plus grandes, v_0 est positif. La phase forêt est stable, mais la phase savane persiste et la distribution des tailles de bosquets semble stationnaire. C’est l’hysteresis : il y a théoriquement la possibilité de croissance d’un bosquet pour remplir l’espace. Seulement, les effets stochastiques sont trop faibles pour permettre la croissance d’un agrégat jusqu’à la taille critique. Lorsque v_0 est faiblement négatif, la savane est métastable.

Climax de forêt. Dans le cas où le climax est savanicole, les agrégats de cellules forestiers naissent et disparaissent au cours du temps sans jamais pouvoir s’étendre. A l’inverse, lorsque le climax est forestier et que l’état de départ est savane, une partie des agrégats dépassent la taille critique au-delà de laquelle

¹³Cette distribution des tailles de bosquets a été calculée en faisant l’hypothèse que la phase savane est stable. Trouver une distribution stationnaire divergente montre par l’absurde que cette hypothèse est fautive.

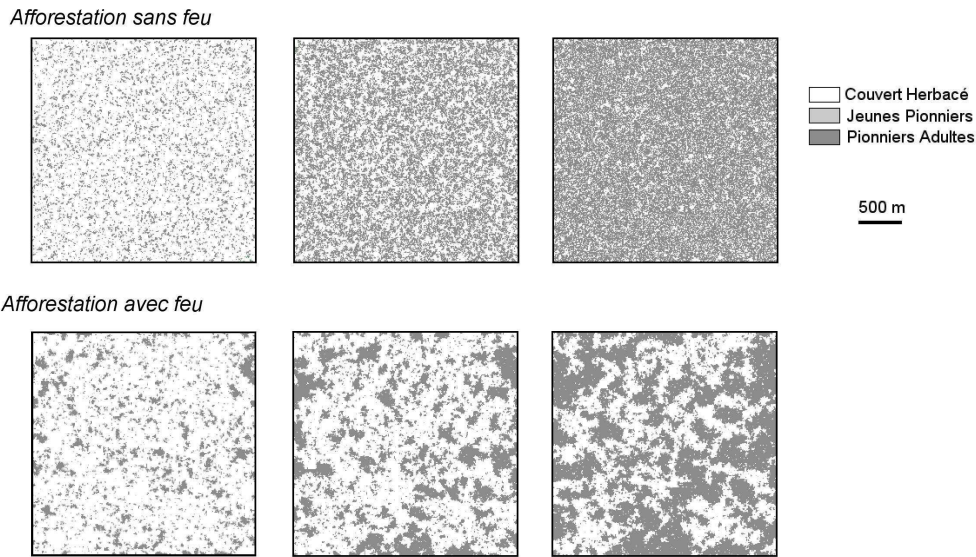


FIG. 5.19 – Dynamique d'afforestation de la savane dans un cas sans feu (haut) et un cas avec feu chaque année (bas).

ils croissent jusqu'à se rejoindre (figure 5.19). La cinétique d'une telle transformation, où un constituant exclut l'autre fait intervenir trois caractéristiques :

- la taille critique de bosquet au-dessus duquel le bosquet ne peut plus que croître ;
- la taux de nucléation, c'est-à-dire la vitesse à laquelle sont créés les agrégats suffisamment gros pour pouvoir croître indéfiniment ;
- la vitesse de croissance des agrégats.

De ces trois caractéristiques résulte l'évolution de la distribution des tailles des agrégats au cours du temps (figure 5.20).

Nucléation. Le taux de nucléation I est le produit de deux facteurs : la probabilité I_1 par unité de temps d'apparition d'une source (un arbre en savane) et la probabilité I_2 par unité de temps de formation d'un bosquet autour de cet arbre isolé :

$$I = I_1 \times I_2. \quad (5.24)$$

Le premier terme est clairement relié à la dispersion de plantules à longue distance et à la probabilité de survie et de croissance de ces plantules. Le second terme est, lui, l'expression de la balance entre la dispersion à proche distance qui génère l'extension du bosquet et l'action du feu qui le « rogne » sur ses marges.

Vitesse de progression de l'interface. La vitesse v de progression de l'interface dépend essentiellement du processus de dispersion à proche distance et du feu.

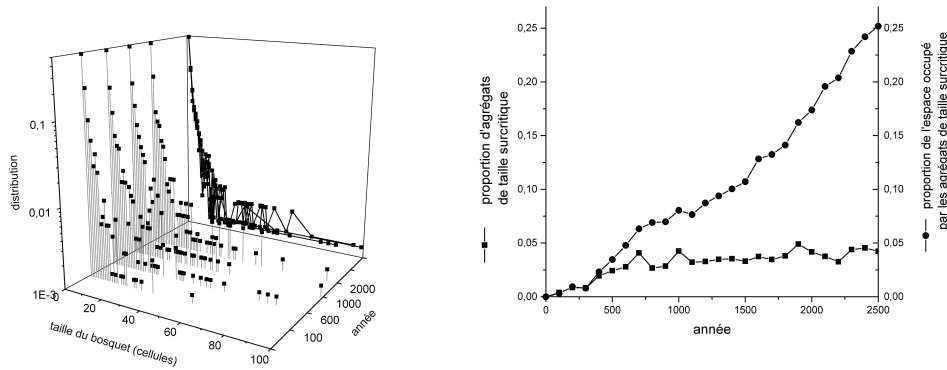


FIG. 5.20 – Gauche : évolution de la distribution des tailles de bosquets au cours de l'afforestation. Droite : Evolution au cours du temps de la fraction de bosquets de taille supérieurs à 30 cellules et de la fraction de l'espace occupé par ceux-ci. La projection des quatre courbes de distribution de taille montre que le début de la courbe reste identique au cours du temps (pour les tailles d'agrégats inférieures à la taille critique). Certains agrégats réussissent à dépasser cette taille critique et peuvent alors croître. La fraction de bosquets qui dépassent le rayon critique et surtout l'espace qu'ils occupent augmentent ainsi nettement au cours du temps.

Evolution de la couverture forestière. Selon le modèle d'Avrami (Annexe E), la proportion de l'espace occupée par la phase active (ici, la couverture forestière) évolue selon l'équation :

$$p = 1 - \exp\left(-\frac{A}{S_0} I v^2 t^3\right), \quad (5.25)$$

où A est une constante, S_0 la surface totale, I le taux de nucléation et v la vitesse de l'interface forêt-savane.

Comme le montre la figure 5.21, l'évolution de la couverture forestière est plutôt compatible avec avec une forme :

$$p = p_\infty \left[1 - \exp\left(-\left(\frac{t + t_0}{t_1}\right)^3\right) \right], \quad (5.26)$$

où p_∞ représente la valeur asymptotique (valeur à l'équilibre) t_0 est un temps de décalage (plus t_0 est important, plus l'afforestation démarre tard) et t_1 est le temps caractéristique de croissance de la phase forêt.

En utilisant l'équation (5.25), le paramètre t_1 est lié au taux de nucléation et à la vitesse de progression de l'interface :

$$t_1 = (A I v^2)^{-3}. \quad (5.27)$$

Lorsque le facteur environnemental s'éloigne de sa valeur critique, la couverture forestière augmente mais surtout la vitesse d'afforestation augmente et démarre plus vite.

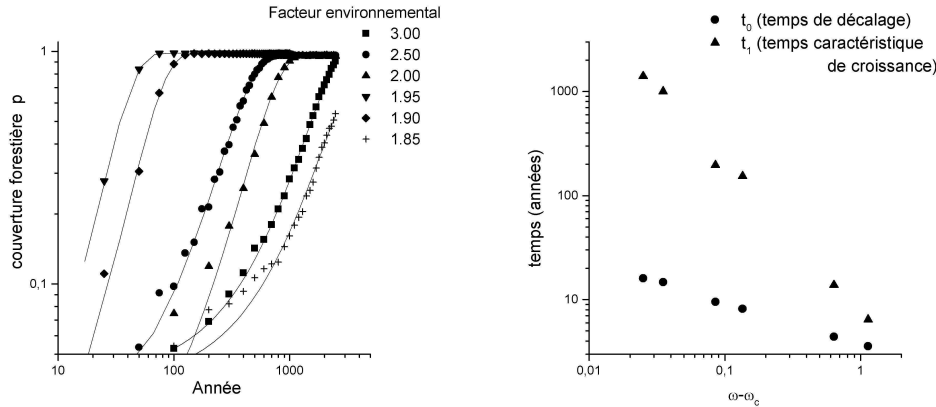


FIG. 5.21 – Gauche : évolution de la couverture forestière p au cours du temps pour une fréquence de feux d'1 an sur 2 et différentes valeurs du facteur environnemental ω avec régression par une forme $p = p_\infty \left[1 - \exp \left(- \left(\frac{t+t_0}{t_1} \right)^3 \right) \right]$. Droite : évolution des paramètres t_0 et t_1 en fonction de l'écart entre le paramètre environnemental ω et sa valeur critique évaluée à $\omega_c = 1,865$.

5.4.5 Scénarios d'évolution

Au-delà du modèle simple. Au-delà de la description ci-dessus, il faut prendre en compte différents phénomènes qui, tous, vont dans le sens d'une plus grande stabilité de la phase forêt. D'abord, il faut considérer que toutes les zones de savane ne sont pas mises à feu. Il y a un effet de taille important : les plus petites zones isolées au milieu d'un massif sont certainement moins souvent mises à feu que les grandes savanes. Il en est de même lors de la croissance de la phase de forêt : des bosquets qui coalescent peuvent isoler une partie de savane qui, coupée de la savane principale, ne subira moins de feu. Ainsi, la transformation en forêt s'en trouve accélérée. D'autre part, il faut également prendre en compte l'état Forêt. Celui-ci n'avait pas été inclus parce que l'objectif était d'étudier la dynamique en savane et décider si des bosquets de pionniers pouvaient ou non s'y installer durablement. Pour être réaliste sur des temps de quelques dizaines d'années, il faut considérer cet état, largement préservé du feu. Ainsi, les grandes et anciennes zones de forêts sont en fait très résistantes au feu, aussi bien dans le massif que sur les lisières. De même, des espèces correspondant à l'état de Forêt peuvent s'installer dans un bosquet sous deux conditions : s'il est suffisamment ancien et, sans doute, s'il est d'une taille importante, donc lorsque la phase forêt est stable. La prise en compte de cet état fait apparaître trois scénarios.

Translation de l'interface forêt savane. La faible combustibilité de l'état Forêt permet une protection de la lisière des forêts et une progression de celle-ci sur la savane même lorsque la phase savane est stable et qu'il n'y a pas de développement de bosquets. Pour les paramètres réellement défavorables à la forêt, il peut y avoir stabilité voire recul de l'interface.

Formation et coalescence d'agrégats. Le second scénario apparaît lorsque la phase savane est instable, avec des paramètres relativement proches de la transition : il y a formation d'agrégats de cellules forestières, qui grossissent et coalescent.

Transition globale. Le dernier scénario apparaît lorsque la phase savane est instable et que les paramètres sont éloignés des valeurs critiques : les agrégats sont tellement nombreux et croissent tellement vite qu'ils n'ont pas vraiment le temps de se former, les cellules de forêts apparaissent partout en même temps. Il y a peu d'effets spatiaux.

5.5 Influence de la dispersion proche des graines

5.5.1 Représentation de la dispersion proche

Dans le paragraphe précédent, la dispersion proche était limitée aux plus proches voisins, car la phénoménologie de la transition forêt-savane ne dépend pas des détails de la dispersion proche. Par contre, ces détails influent sur la façon dont la forêt envahit la savane lorsque celle-ci est instable. Pour décrire cette dispersion proche, trois paramètres peuvent varier :

1. la distance jusqu'à laquelle la dispersion est considérée explicitement ;
2. la valeur moyenne de la probabilité de recrutement sur la zone de dispersion proche ;
3. la façon dont la probabilité évolue avec la distance à la cellule-mère.

Ce paragraphe s'intéresse à l'influence d'une courbe de dispersion plus ou moins piquée sur les deux grandeurs clés de l'afforestation : le taux de nucléation et la vitesse de progression de l'interface. On considère donc pour une même distance maximale de dispersion (prise égale à 10 m) une diminution gaussienne de la probabilité plus ou moins étale de telle sorte que la valeur moyenne sur le disque soit la même (figure 5.22) :

$$f(r) = \frac{2m}{r_0^2} \exp\left(-\left(\frac{r}{r_0}\right)^2\right). \quad (5.28)$$

La probabilité moyenne sur le disque est alors m et la probabilité sur chaque cellule est prise égale à $Sf(r)$, où S est la surface de la cellule.

La dispersion proche a une influence

1. sur la vitesse de progression de l'interface entre un domaine de cellules Pionniers Adultes et un domaine de cellules Couvert Herbacé ;
2. sur le taux de nucléation, à travers sa composante I_2 qui est la probabilité d'apparition d'un agrégat à partir d'une cellule Pionniers Adultes source en savane (équation (5.24)).

A travers ces deux variables, la dispersion proche est liée au temps caractéristique d'afforestation t_1 de l'équation (5.26) :

$$t_1 = \left(\frac{AI_1I_2v^2}{S_0}\right)^{-\frac{1}{3}}. \quad (5.29)$$

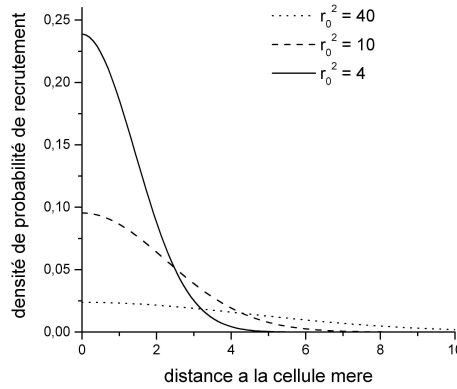


FIG. 5.22 – Courbes de dispersion proche $f(r) = \frac{2m}{r_0^2} \exp\left(-\left(\frac{r}{r_0}\right)^2\right)$ pour différentes valeurs du paramètre r_0 .

Ce temps peut être exprimé par :

$$\ln t_1 = \frac{1}{3} \left[\ln\left(\frac{1}{AI_1}\right) + \ln\left(\frac{S_0}{I_2 v^2}\right) \right] \quad (5.30)$$

$$= \frac{1}{3} [\ln(t_{ld}) + \ln(t_{cd})], \quad (5.31)$$

où t_{ld} est le temps caractéristique d'apparition d'une cellule isolé en savane (germe) lié à la dispersion longue distance. À l'inverse, t_{cd} est le temps caractéristique de croissance de ce germe, lié notamment à la dispersion à courte distance. Pour déterminer l'influence de la forme de la courbe de dispersion sur le temps caractéristique t_{cd} , deux types de simulations ont été menées :

1. l'évolution d'un paysage de savane comme au paragraphe 5.4.4 avec des courbes de dispersion données par l'équation (5.28). Le temps t_1 est alors évalué par l'évolution de la couverture forestière (équation (5.26)).
2. L'estimation directe du temps caractéristique t_{cd} . La composante I_2 du taux de nucléation est évaluée en « éteignant » la composante longue distance de la dispersion et en évaluant la probabilité de formation d'un bosquet à partir d'une cellule (figure 5.23). La vitesse de progression du front est également évaluée par la régression linéaire de la progression de la position d'une interface plane au cours du temps.

5.5.2 Influence de la dispersion proche

La figure 5.24 montre l'évolution des temps caractéristiques t_1 et t_{cd} en fonction du paramètre d'étalement de la courbe de dispersion r_0^2 . Les courbes ont toutes une forme de cuvette : une plage de paramètres permet d'optimiser le

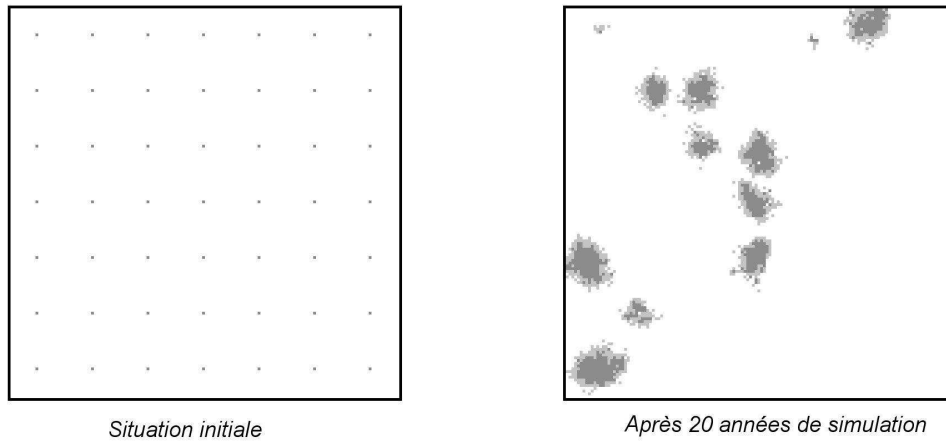


FIG. 5.23 – Exemple d’expérience de formation de bosquets. La situation initiale est constituée de cellules du type Pionniers Adultes isolées en savane. Une fraction seulement de ces sources deviennent des bosquets lorsque la composante longue distance de la dispersion est éteinte.

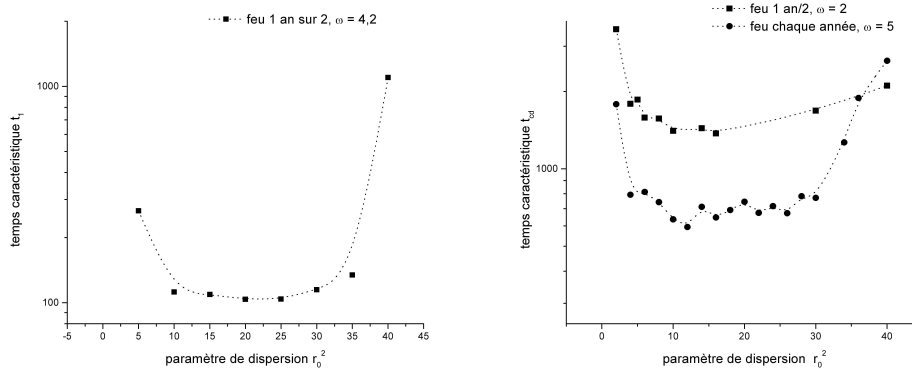


FIG. 5.24 – Gauche : évolution du temps caractéristique d’afforestation t_1 en fonction du paramètre d’étalement r_0^2 de la courbe de dispersion évalué par l’ajustement de l’évolution temporelle de la couverture forestière par l’équation (5.26). Droite : évaluation directe du temps caractéristique t_{cd} en fonction du paramètre r_0^2 .

temps d'afforestation. Cela signifie que l'aptitude d'une espèce pionnière à remplir ce rôle est déterminée en particulier par la forme de la courbe de dispersion à courte distance.

5.6 Conclusion

Le modèle FORSAT est un modèle minimal de la dynamique d'un paysage mettant en présence une forêt tropicale humide et une savane humide. Il est, malgré sa simplicité, basé sur les connaissances actuelles des processus écologiques à l'œuvre dans la zone de transgression. D'autre part, il incorpore les résultats exposés aux chapitres 3 et 4 sur la modélisation de la dispersion des graines (possibilité de découpler les composantes courte et longue distance) et de la progression du feu (possibilité de représenter la perturbation induite par un processus de percolation).

La savane et la forêt peuvent être vues comme deux phases d'un même système. L'état d'équilibre (savane ou forêt) est déterminé par la combinaison de facteurs environnementaux et anthropiques (représentés ici par un paramètre environnemental et la fréquence des feux). Sous leurs actions conjuguées, le système subit une transition de phase de type van der Waals (analogue aux transitions liquide gaz sous l'effet de la pression et de la température). La transition est continue pour les faibles valeurs du facteur environnemental et anthropiques et discontinue sinon.

La dynamique de la transition (l'évolution vers l'état d'équilibre) lorsque l'état initial est une savane et que la phase forêt est stable se fait par nucléation, croissance puis coalescence d'agrégats de forêt (bosquets). La forme de ces bosquets, le taux d'apparition et de croissance est largement influencé par la composante proche de la courbe de dispersion des pionniers (qui inclut la dispersion des graines et leur possibilité de germer en milieu ouvert). C'est cette courbe qui détermine l'adaptation d'un arbre à sa fonction de pionniers.

Chapitre 6

Interprétation des résultats. Application.

Un modèle, comme le souligne l'introduction, ne vaut que par ses résultats et la connaissance qu'il engendre. L'objet de ce paragraphe est double : il s'agit d'une part de traduire en français les résultats du modèle que le chapitre précédent décrit en termes mathématiques et de relier ces résultats aux connaissances actuelles en matière de transgression forestière et à une étude de terrain effectuée dans le cadre de ce travail.

6.1 Modes d'expansion de la forêt tropicale humide

Le modèle FORSAT est un modèle minimal : il contient uniquement les ingrédients nécessaires pour que son comportement émergent ressemble aux observations. Il s'agit d'un modèle explicatif qui permet d'interpréter d'une part les caractéristiques environnementales et anthropiques d'une région et la dynamique de la végétation et d'autre part les différences synchroniques et diachroniques de cette dynamique.

6.1.1 Evolution du paysage

Dans la question de l'évolution d'un paysage, deux aspects sont à considérer : l'état d'équilibre vers lequel il tend (le climax) et la façon dont il évolue vers cet équilibre.

Climax. Le climax est l'état d'équilibre vers lequel tend le système (voir page 32). Ici, ce climax est caractérisé par son caractère ouvert ou fermé. Cela rejoint les définitions générales de la savane (tapis herbacé continu, avec des arbres dispersés) et de la forêt (ensemble connexe d'arbres). En l'absence d'actions anthropiques, c'est-à-dire en l'absence de feux, le modèle indique que la combinaison climat-sol (facteur environnemental) caractérise le caractère ouvert ou fermé de l'état d'équilibre : il y a transition¹⁴ entre savane et forêt sous le

¹⁴Par transition, il faut comprendre changement de la nature du climax. Il ne faut pas confondre avec la transition au sens de l'architecture de l'écotone, qui n'est pas accessible par le modèle FORSAT.

contrôle des facteurs environnementaux. Selon la valeur de ces facteurs environnementaux, le paysage est savanicole ou forestier en passant par tous les stades intermédiaires de la savane arborée à la forêt claire.

Le feu induit une stabilisation de la savane sous des conditions climatiques et édaphiques normalement favorables à la forêt. Cette stabilisation est décrite depuis longtemps [35, 78] et a été démontrée par les expériences de reforestation avec fréquence de feux contrôlée (voir paragraphe 2.3.2)

Ce qui est moins connu, c'est ce qui se passe lorsque les paramètres prennent des valeurs proches des valeurs critiques pour lesquelles la stabilité change. Le modèle FORSAT indique que la transition entre savane et forêt est d'autant plus brutale que la fréquence des feux est importante. Par brutale, il faut entendre qu'aux alentours de la transition on passe d'un climax ouvert ou à un climax fermé (ou vice versa) pour de très petites variations des paramètres. La transition peut même être discontinue : lorsque les feux sont très fréquents, les états d'équilibre ne peuvent être que très ouverts ou pratiquement fermés.

Les transitions discontinues apparaissent pour les fréquences de feux les plus élevées, donc pour les conditions environnementales les plus favorables à la forêt (et les transitions continues pour les conditions relativement défavorables). Ceci mène à une conclusion inattendue a priori. Les paysages intermédiaires stables (savanes boisées ou forêts claires) ne sont accessibles que pour les valeurs faibles du facteur environnemental. Plus les conditions environnementales sont favorables, plus les savanes stables sont dépourvues d'espèces forestières, parce qu'il faut d'autant plus de feux pour entretenir cette stabilité.

C'est là l'explication de ce qui a frappé dès les premières observations du contact forêt-savane en zone super-humide [35, 100] : la forêt dense laisse place à une savane souvent herbeuse et très pauvre en espèces forestières (c'est notamment le cas pour les savanes incluses dans les massifs forestiers). Il faut, pour maintenir ces savanes, des feux très fréquents qui empêchent toute régénération forestière. De ce fait, la pauvreté des savanes humides en espèces ligneuses de forêt est un indice de la fréquence des feux élevée qu'il faut pour maintenir la savane, donc de l'intensité des perturbations anthropiques actuelles. Ce n'est pas forcément un indicateur de l'origine naturelle ou anthropique des savanes, ni de la pauvreté de la forêt alentour en espèces pionnières.

Dynamique. Un apport important du modèle concerne la dynamique vers l'équilibre, l'évolution vers le climax (figure 6.2). Lorsque la phase savane est instable, il y a possibilité d'apparition de la forêt au milieu de la savane. Cette afforestation peut se faire par l'apparition (nucléation) de bosquets bien définis en savane. Cette nucléation se fait grâce à la dispersion à longue distance des pionniers qui permet l'apparition de l'un d'eux en pleine savane. Certains bosquets disparaissent, d'autres grossissent et enfin coalescent. Cette phase de croissance fait principalement intervenir la propagation à courte distance des graines de pionniers. Pour d'autres conditions (plus favorables encore à la forêt), il ne semble pas y avoir d'organisation de l'afforestation, qui s'effectue en masse.

Lorsque la phase savane est stable, cela ne signifie pas qu'il n'y a aucun

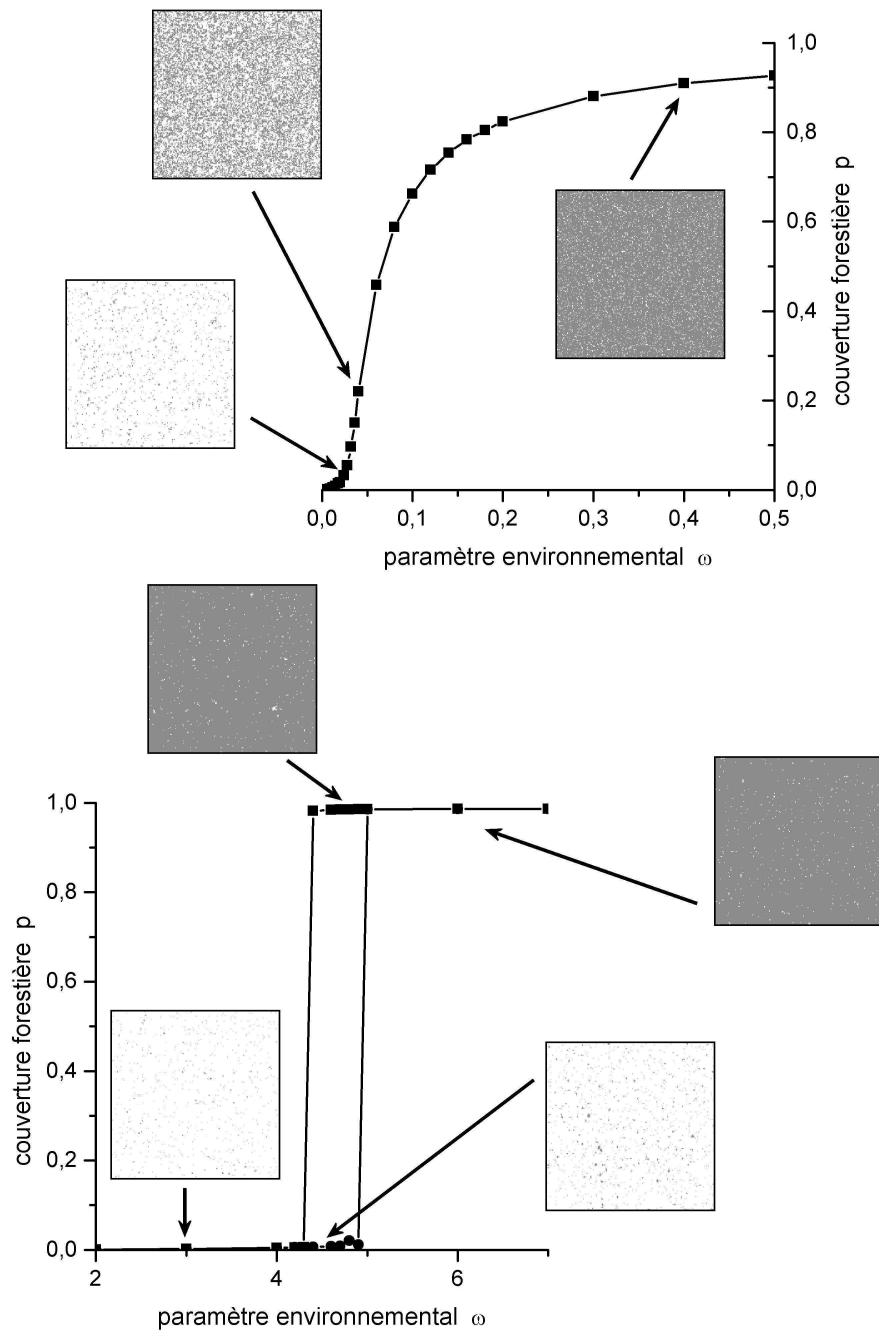


FIG. 6.1 – Etats d'équilibre atteints pour deux fréquences de feux différentes (sans feu et une feu par an) et différentes valeurs du facteur environnemental. Dans le cas sans feu, il y a une transition continue : lorsque le paramètre environnemental augmente, l'état d'équilibre passe de savane à forêt par les états intermédiaires. Pour les fréquences de feux élevées, l'état d'équilibre ne peut être qu'ouvert ou fermé (les états intermédiaires ne sont pas accessibles).

bosquet en savane. Il peut y en avoir, mais ils n'ont jamais la possibilité de grossir indéfiniment (cela signifie en particulier que la présence de bosquets en savane n'est pas une preuve de son instabilité). Par contre, la lisière entre la savane et la forêt déjà établie peut se déplacer, soit au profit soit au dépens de la savane.

Deux grands types de dynamiques se dessinent donc :

1. le type « déplacement de lisière », qu'il en résulte une progression ou une régression de la zone forestière. C'est de toute façon un scénario lent.
2. le type « afforestation », avec l'apparition de la forêt non seulement par progression de lisières existantes mais également avec la création d'îlots forestiers en savane.

Le changement de type de dynamique se traduit potentiellement par un saut conséquent en terme de vitesse d'afforestation. La concrétisation de ce potentiel dépend de l'adaptation des espèces pionnières à leur fonction. Selon la courbe de dispersion des plantules autour des pionniers établis, il peut y avoir des changements considérables de cinétique. Pour optimiser la vitesse d'afforestation, les pionniers doivent à la fois avoir la possibilité de s'installer en savane et la capacité de s'entourer assez vite de pousses qui vont assurer l'ancrage d'un bosquet en savane. Sans un pionnier adapté, la savane se retrouve dans un état métastable : potentiellement instable mais cinétiquement stable (la vitesse est tellement lente que dans les faits, il n'y a pas de différence avec le scénario lisière).

Rôle des autres activités anthropiques. Evidemment, ces deux scénarios sont valables uniquement tant que les hypothèses du modèle ne sont pas violées, en particulier tant que la perturbation anthropique majeure reste le feu courant de savane. Ce sont là finalement des dynamiques potentielles, qui peuvent être modifiées en des endroits précis par des actions anthropiques localisées, elles-mêmes difficiles à prendre en compte dans un modèle à part « à la main ».

La perturbation qui vient d'abord à l'esprit est l'agriculture itinérante sur brûlis. Tant qu'elle est faite dans les règles traditionnelles, on peut considérer que son influence est limitée à quelques zones de forêt cultivées faisant partie du terroir du village [54]. Si les parcelles sont implantées dans le domaine forestier, il y a peu d'influence sur la dynamique relative de la forêt et de la savane. L'implantation de parcelles près de la lisière empêche certainement le déroulement normal de la dynamique en son voisinage mais n'influence pas les zones alentour.

Par contre, certaines régions sont l'objet de défrichements importants, soit pour la création d'infrastructures (pistes, routes, chemins de fer) soit pour les plantations industrielles. Dans ces cas-là, cela conduit davantage à une dégradation de la forêt qu'à la création de véritables savanes. A l'inverse, des tentatives de (re-)boisement sont également menées, généralement par l'installation de plantations [59, 73]. Ces deux derniers types de perturbation de l'écosystème sont loin d'être négligeables mais ne peuvent pas être intégrés dans un modèle mécaniste tel que FORSAT : ils ont des impacts localisés, souvent rapides et extrêmes.

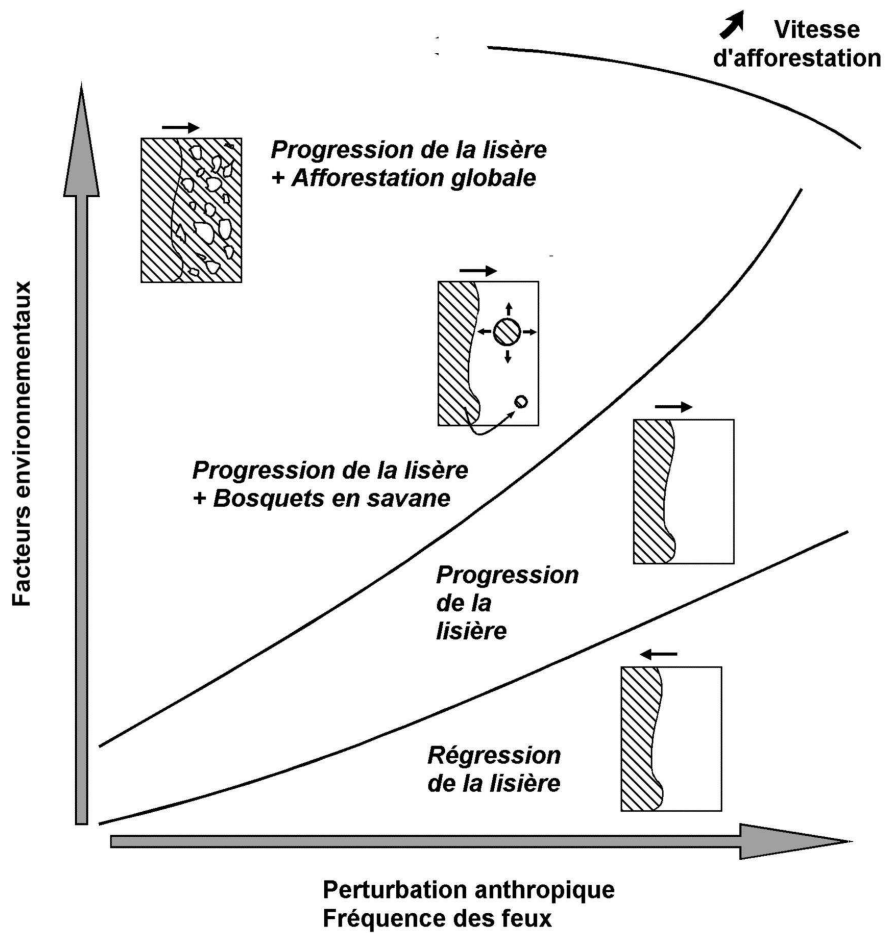


FIG. 6.2 – Résumé des différentes dynamiques possibles de l'interface forêt-savane en fonction des deux types de facteurs : environnementaux et anthropiques. Selon la combinaison des facteurs, quatre grands types de dynamique apparaissent : (1) une afforestation en bloc (planche 6); (2) l'apparition de bosquets puis leur coalescence (planches 7 à 9); (3) un simple déplacement (ou une stabilité) de la lisière de la forêt (planche 7); (4) un recul de la lisière sous l'effet des feux.

6.1.2 Explications des différences

Il est intéressant de voir comment un modèle minimal tel que FORSAT peut permettre de voir les différents scénarios observés à divers endroits à la même époque (différences synchroniques) ou à diverses époques (différences diachroniques) simplement comme différents aspects d'un même système.

L'unité géographique considérée correspond à des régions (appelées ici éco-régions) que l'on peut considérer comme relativement homogènes du point de vue écologique : même type de sol, même cortège d'espèces (pionnières en particulier), etc.

Différences synchroniques entre éco-régions. Entre différentes éco-régions, les conditions environnementales peuvent être très différentes (climat et/ou sol). Ainsi, en dehors des perturbations anthropiques, les différences sont déjà significatives.

A Belize (Mountain Pine Ridge) [72] par exemple, 25 ans de protection du feu n'ont permis qu'une installation forestière de faible ampleur à cause de la pauvreté des sols de savane. A l'inverse, l'exclusion du feu a permis de transformer une zone de savane de Côte d'Ivoire en forêt en quelques années seulement sur un sol bien plus propice [79].

Une autre différence réside dans les espèces pionnières impliquées. Cela peut alors se traduire par des processus de formation de bosquets et, en général, des topologies de bosquets différents.

Différences synchroniques au sein de l'éco-région. Au sein d'une région écologiquement homogène, deux principaux facteurs expliquent les différences :

1. l'accès à l'eau du sol, facilité par exemple par la proximité des cours d'eau ou sur les grandes termitières [74] ;
2. l'importance de la perturbation anthropique (fréquence des feux courants de savane), directement liée à la facilité d'accès de la savane.

Ces deux facteurs d'hétérogénéité expliquent la distribution des savanes et des forêts si on garde en tête l'essentiel : ce qu'on voit n'est qu'un instantané d'un processus dynamique. Le réseau de forêts galeries court le long des cours d'eau, dans les aires fertiles qui les entourent. De là, la lisière s'étend vers la savane si les conditions y sont favorables. Si les lisières sont stables (ou quasiment), c'est que leur tracé délimite les conditions de fertilité telles que cela corresponde à l'équilibre compte tenu de la fréquence de feux locale.

Dans une même éco-région, les savanes sont plus ou moins remplies de bosquets : cela reflète l'intensité locale de la pression anthropique, elle-même directement reliée à la densité de population et la proximité des routes. D'autre part, l'apparition de bosquets est certainement favorisée par la présence de sources de graines de pionniers, en particulier de massifs forestiers importants.

Différences diachroniques. L'énigme de la reconstitution de la reconquête de la forêt sur la savane au cours des derniers siècles ou millénaires réside dans l'écart très grand entre les vitesses de reconquête passées et les vitesses

déduites des paléoenregistrements. Les résultats du modèle FORSAT indiquent deux pistes pour lever l'énigme.

La première concerne les forêts galeries. Qu'elles aient été des micro-refuges pendant la période sèche (c'est-à-dire que la forêt y ait persisté) ou qu'elles aient été colonisées préférentiellement au retour d'une période humide, elles ont pu constituer rapidement un réseau de sources de pionniers à travers la savane à recoloniser. Les savanes encadrées ont pu alors être toutes colonisées en même temps à mesure de l'amélioration des conditions.

La faiblesse actuelle des vitesses de reconquête serait alors liée à une augmentation de la pression anthropique qui s'est traduite en particulier par une augmentation de l'incidence des feux de savane. Ainsi, le système a pu passer d'un scénario rapide à un scénario lent mesuré aujourd'hui, principalement guidé par la progression des lisières.

6.2 Un exemple détaillé : le Congo

En 2002, j'ai effectué avec Christian de Namur et Marc Dubois une mission de terrain dans la zone de transition forêt savane sur le littoral congolais, au nord de Pointe Noire.

Il ne s'agit pas d'une application du modèle au sens strict, avec paramétrage et prédictions, mais plutôt de l'utilisation des résultats du modèle comme une grille d'interprétation d'une étude de terrain. L'objectif de cette étude était de déterminer les caractéristiques de la progression forestière (mécanismes, espèces impliquées, vitesse) dans le Kouilou à partir de l'étude de la structure de la forêt récemment installée (bosquets et massif).

6.2.1 Description de l'éco-région

Localisation. La région littorale du Congo-Brazzaville (Kouilou) où cette étude a été menée fait partie de l'éco-région « mosaïque forêt-savane de l'ouest-Congo ¹⁵ » selon la classification des écosystèmes terrestres du WWF [115]. Elle met en présence l'extrémité sud-ouest du massif forestier Congolais (au nord du fleuve Congo) et les savanes humides qui laissent place plus au sud au miombo, sorte de forêt claire sèche du sud du bassin congolais (figure 6.3).

A l'ouest de cette éco-région, la forêt congolaise pénètre vers le sud (massif du Mayombe), laissant une bande littorale de mosaïque forêt-savane dans laquelle se situe l'étude effectuée, au nord de la ville de Pointe-Noire.

La combinaison du sol, sableux et filtrant, et du climat n'est pas extrêmement favorable à la forêt dans cette zone [53]. Les 1200 mm de pluie annuels sont répartis sur 7 à 8 mois. La relative longueur de la saison sèche (plus de 4 mois) est néanmoins atténuée par son caractère frais et nuageux (ce qui limite l'évapotranspiration).

Deux sites ont été retenus : un écotone le long d'une bande de savane (site YOLI) et un autre dans une petite savane incluse comprenant un bosquet (site

¹⁵AT7023 : Western Congolian forest-savanna mosaic.

Type de végétation		Espèces caractéristiques
Forêt	Arbres	<i>Aucoumea klaineana</i> (Okoumé)
		<i>Staudtia gabonensis</i> (Niové)
		<i>Coula edulis</i>
		<i>Dichostemma glaucescens</i>
		<i>Vitex pachyphylla</i>
Savane	Herbes	<i>Bulbostylis laniceps</i>
		<i>Rhynchelytrum repens</i>
		<i>Ctenium newtonii</i>
		<i>Panicum maximum</i>
		<i>Hyparrhenia diplandra</i>
	Arbustes	<i>Loudetia arundinacea</i>
		<i>Imperata cylindrica</i>
		<i>Annona senegalensis</i>
		<i>Psorospermum febrifugum</i>
		<i>Bridelia ferruginea</i>
Bosquets anthropiques	Palmier	<i>Elæis guineensis</i> (palmier à huile)
	Arbres	<i>Persea americana</i> (avocatier)
Bosquets naturels	Arbres	<i>Mangifera indica</i> (manguier)
		<i>Xylopia aethiopica</i>
		<i>Aucoumea klaineana</i>
		<i>Macaranga spinosa</i>
		<i>Macaranga barteri</i>
		<i>Anthocleista schweinfurthii</i>
		<i>Barteria nigrifolia</i>
		<i>Sacoglottis gabonensis</i>

TAB. 6.1 – Espèces caractéristiques des différentes formations de la région du Kouilou.

YOSI). Des inventaires effectués par C. de Namur en 1997 et 2000 dans la même zone ont été également utilisés, pour comparaison.

Paysage : description et origine. Ces conditions relativement défavorables à la forêt expliquent sans doute le maintien des savanes côtières malgré la reconquête forestière de ces derniers siècles.

L'évolution passée et la dynamique actuelle se traduisent par l'intrication de zones de forêts et de savanes herbeuses très basses (« steppiques » selon Koechlin), parcourues de bosquets naturels ou anthropiques (voir ci-dessous). La table 6.1 résume les espèces caractéristiques de chaque formation.

Pratiques humaines. La zone littorale est parsemée de villages, vivant essentiellement de cultures sous forêt (agriculture sur brûlis) et de chasse. La proximité de la ville de Pointe-Noire encourage la chasse commerciale (vente de « viande de brousse ») et la production de charbon. La savane brûle régulièrement. La forêt est exploitée : okoumés, niovés...

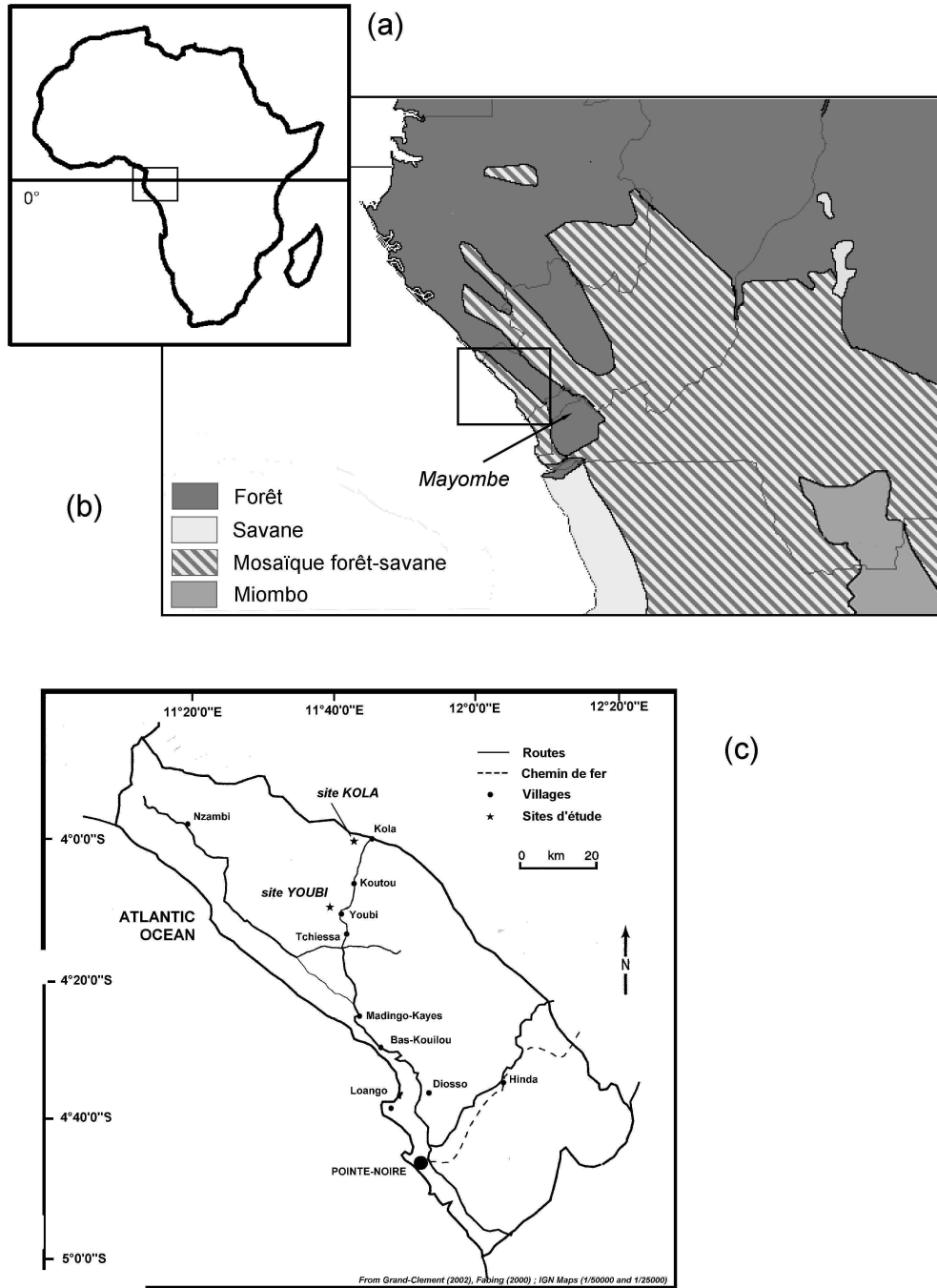


FIG. 6.3 – Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais. (a) Localisation en Afrique. (b) Ecosystèmes dans la région : l'interface forêt savane fait le lien entre la forêt du massif congolais au nord et, d'une part les savanes au sud-ouest, et d'autre part le miombo, une sorte de forêt claire (d'après [115]). (c) Localisation des sites d'études dans la région du Kouilou au Congo-Brazzaville (d'après Fabing [56]).

6.2.2 Collecte de données

Inventaires botaniques. Dans chaque site, un layon principal a été tracé perpendiculairement à l'écotone. Des layons parallèles au layon principal ont été ensuite disposés espacés de 10 mètres, puis des parcelles de $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ sont délimités par l'installation de layons perpendiculaires au layon principal. Sur le site YOLI la zone d'inventaire est de $150\text{ m} \times 20\text{ m}$ (soit 3000 m^2). La zone inventoriée sur le site YOSI est plus complexe. En plus d'une zone de $120\text{ m} \times 20\text{ m}$, il faut ajouter une zone adjacente de $80\text{ m} \times 40\text{ m}$ plus le bosquet : $40\text{ m} \times 40\text{ m}$, soit en tout 7200 m^2 .

Au total, la zone d'étude couvre donc plus d'un hectare. Sur cette surface, les arbres des plus de 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DBH – *diametre at breast height* – à environ $1,30\text{ m}$ du sol) ont été cartographiés et leur DBH mesurés. En plus du bosquet du layon YOSI, 10 autres bosquets d'espèces forestières ont été inventoriés qualitativement (sans cartographie ni mesures de diamètres).

Indice foliaire. Le long du layon principal dans chacun des deux sites d'études l'indice foliaire a été mesuré tous les mètres. L'indice foliaire (LAI – *leaf area index*) est la surface de feuille cumulée par unité de surface au sol, c'est-à-dire le nombre moyen de feuilles au dessus d'un endroit donné. Typiquement, il varie entre 0 pour les ouverts à environ 8 pour les endroits les plus couverts. En effet, chaque feuille capte une partie de la lumière incidente. Ainsi, au-dessus de 8 feuilles, il n'y a quasiment plus de lumière, en tout cas pas suffisamment pour permettre la photosynthèse.

Cette atténuation de la lumière est modélisée par la loi de Beer-Lambert :

$$I = I_0 \exp(-k \cdot LAI). \quad (6.1)$$

La méthode utilisée pour évaluer le LAI utilise cette loi. Le LAI-L est un outil qui permet la mesure de l'intensité lumineuse à 2 mètres de hauteur [51]. En prenant les mesures lorsque le soleil est proche du zénith et en considérant des corrections simples pour tenir compte des variations dues au couvert nuageux. En considérant que le facteur de forme k vaut 0,88 (valeur moyenne pour la forêt intertropicale), on évalue le LAI en inversant l'équation (6.1).

6.2.3 Analyse des données

Analyse des inventaires botaniques. Tout d'abord, une carte de végétation est tracée où chaque individu est représenté par un cercle dont la surface dépend de la section du tronc de l'individu en question. Le plus simple est de considérer une simple proportionnalité entre les deux surfaces, mais cela conduit à de trop grandes différences de tailles et rend le schéma peu lisible. Une proportionnalité entre la surface du disque et le diamètre de l'individu donne une représentation plus claire.

Tous les mètres le long du layon différents indices sont évalués :

1. la densité locale d'arbres de plus de 5 cm de DBH, exprimée en nombre de tiges par hectare ;

2. la densité relative en certaines espèces caractéristiques, c'est-à-dire le rapport entre la densité locale de cette espèce et la densité locale totale ;
3. la surface terrière locale, c'est-à-dire la proportion de la surface occupée par les troncs, exprimée en m^2/ha ;
4. la surface terrière relative d'espèces caractéristiques définies de la même façon que la densité relative.

Les densités locales d'un indice en un point du transect sont définies comme la valeur de l'indice sur une portion du transect centrée sur ce point et divisée par la surface considérée. La longueur de la portion du transect est adaptée pour obtenir une évaluation robuste : ici 10 m. Des détails supplémentaires sur la méthode sont présentés en Annexe C. Utiliser les densités locales a un grand avantage par rapport aux méthodes habituelles de calcul sur des surfaces contiguës de $10 \times 20 m^2$ ou $20 \times 20 m^2$ car la transition entre forêt et savane s'effectue sur quelques dizaines de mètres seulement et la méthode classique donne trop peu d'informations.

Un autre indice est utilisé, le rapport ST/NI dérivé des précédents : le rapport entre la surface terrière locale d'une espèce donnée et de sa densité locale, chacune renormalisée par leur valeur intégrée sur tous le layon. Des valeurs inférieures à 1 indiquent que la surface terrière locale est assurée plutôt pas un grand nombre de petits individus. A l'inverse, des valeurs supérieures à 1 indiquent que peu de gros arbres contribuent à la surface terrière.

Indice de diversité. La diversité est évaluée par l'indice de Shannon-Wiener, dérivé de la définition de l'entropie de Shannon [81] :

$$H = - \sum_{j=1}^N f_j \ln(f_j), \quad (6.2)$$

où N est le nombre d'espèces différentes dans la parcelle et f_j est la fréquence de cette espèce (rapport entre le nombre d'individus de l'espèce considérée et le nombre total d'individus de la parcelle).

La diversité maximale H' serait atteinte avec le même cortège d'espèces s'il n'y avait qu'un représentant de chaque espèce :

$$H' = - \sum_{j=1}^N \frac{1}{N} \ln\left(\frac{1}{N}\right) = \ln\left(\frac{1}{N}\right). \quad (6.3)$$

L'équitabilité est définie comme le rapport entre la diversité et la diversité maximale :

$$E = \frac{H}{H'}. \quad (6.4)$$

Il est faible lorsque une espèce est dominante et proche de 1 sinon. Ces trois indices de diversité sont évalués sur des parcelles carrées contiguës de $20 m \times 20 m$.

Estimation de l'âge des okoumés. Du fait de son intérêt économique, l'okoumé est un arbre sur lequel beaucoup d'études ont été menées, en plantation comme en milieu naturel. En particulier, des évaluations de la croissance diamétrale des arbres dominants (ceux qui occupent l'étage supérieur de la canopée) sont disponibles [42, 86]. En effectuant une régression exponentielle des points donnés, on obtient une évaluation de la vitesse de croissance du diamètre ϕ en fonction de l'âge de l'arbre :

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = \frac{\phi_{max}}{T} \exp\left(-\frac{t}{T}\right). \quad (6.5)$$

La relation entre le diamètre et l'âge de l'arbre est alors :

$$\phi(t) = \phi_{max} \left[1 - \exp\left(-\frac{t}{T}\right)\right]. \quad (6.6)$$

D'où, la relation entre l'âge et le diamètre :

$$t(\phi) = -T \ln\left(1 - \frac{\phi}{\phi_{max}}\right). \quad (6.7)$$

Dans l'équation (6.5), le paramètre ϕ_{max} est estimé à 100 cm [86] et le paramètre T est évalué pour des plantations et des parcelles naturelles. Considérer que les okoumés dominants ont un taux de croissance compris entre ces deux bornes est raisonnable. De toute façon, cela donne au moins le bon ordre de grandeur de la vitesse de progression.

Données	ϕ_{max}	T	R^2
Peuplement naturel [86]	100 cm	60 ± 2 ans	$< 10^{-3}$
Plantation [42]	100 cm	40 ± 2 ans	$< 10^{-3}$

TAB. 6.2 – Paramètres des deux modèles extrêmes de croissance des okoumés (diamètre maximal et temps caractéristique de croissance) pour le peuplement naturel et en plantation avec leur taux de signification.

Un modèle simple de la progression du front est celui-ci : les okoumés s'installent à la lisière, la faisant progresser puis poussent. Dans ce modèle, un okoumé à l'intérieur de la forêt marque la position de la lisière au moment où il a germé. En inversant la relation (6.6) pour les okoumés dominants le long de la zone pionnière, on obtient une estimation de la position de la lisière dans le passé. Une régression linéaire permet d'obtenir une estimation de la vitesse de progression moyenne pendant les dernières décennies.

Détermination d'agrégats. Deux méthodes ont été utilisées pour déterminer l'agrégation des individus sur le layon YOSI. La première, basée sur une analogie avec la percolation, est décrite par Plotkin et coll. [91] et a été mise en œuvre avec l'aide de Guillaume Grégoire. Pour chaque arbre, on détermine ses voisins. Est appelé voisin un arbre qui est à une distance inférieure à une certaine distance r (r est un paramètre libre). Ensuite, l'algorithme de Hoshen et Koppelman [71] (cf. Annexe D) permet de trouver les groupes d'arbres (un groupe

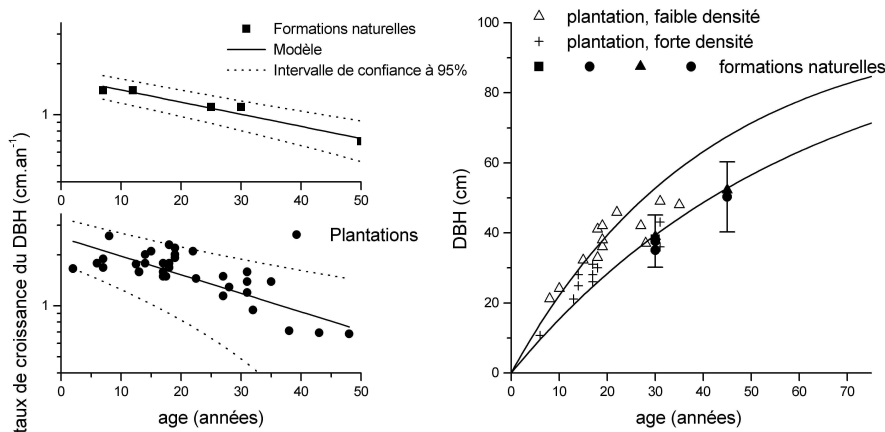


FIG. 6.4 – Modèle de croissance diamétral avec les intervalles de confiance à 95% des okoumés (a) dominants en peuplement naturel en utilisant les données de [86] (b) en plantation selon [42] (c) relation entre âge et diamètre des okoumés en peuplement naturel (1) [86], en plantation en basse (2) et haute densité (3) [42] et les courbes données par les modèles extrêmes.

étant défini comme un ensemble d'arbres dont chacun est le voisin d'au moins un autre arbre du groupe et dont aucun n'est voisin d'aucun arbre extérieur au groupe). Lorsque r est petit, tous les groupes sont réduits à un arbre : aucun n'a de voisin. Lorsque r est très grand, tous les arbres appartiennent au même groupe. Lorsque r croît à partir de 0, la taille moyenne des groupes, comme la taille du group d'effectif maximal, croît de 1 au nombre d'arbres considérés. Si la disposition des arbres n'est pas aléatoire uniforme mais agrégée, cette courbe laisse apparaître un plateau, correspondant à l'échelle d'agrégation. En prenant une valeur de r dans cette zone, on peut identifier les groupes d'arbres et en tracer la carte. Cette méthode a un paramètre libre : le diamètre minimal des arbres pris en compte. La valeur choisie pour ce paramètre est discutée plus tard.

L'autre méthode consiste simplement à rechercher les zones de plus forte surface terrière locale (évaluée sur des disques). Il existe une plage optimale pour la taille des disques (comme pour le paramètre r ci-dessus, voir Annexe C). Le paramètre libre est la limite entre les fortes et faibles surface terrière. On a choisi ici par cette « valeur de coupure », la valeur médiane de la surface terrière.

6.2.4 Mise en évidence de la coexistence de deux modes de progression

L'analyse des deux layons YOSI et YOLI fait apparaître deux structures très différentes qui dénotent une histoire de la végétation différente et qui se rapportent aux scénarios de progression mis en évidence par le modèle FORSAT.

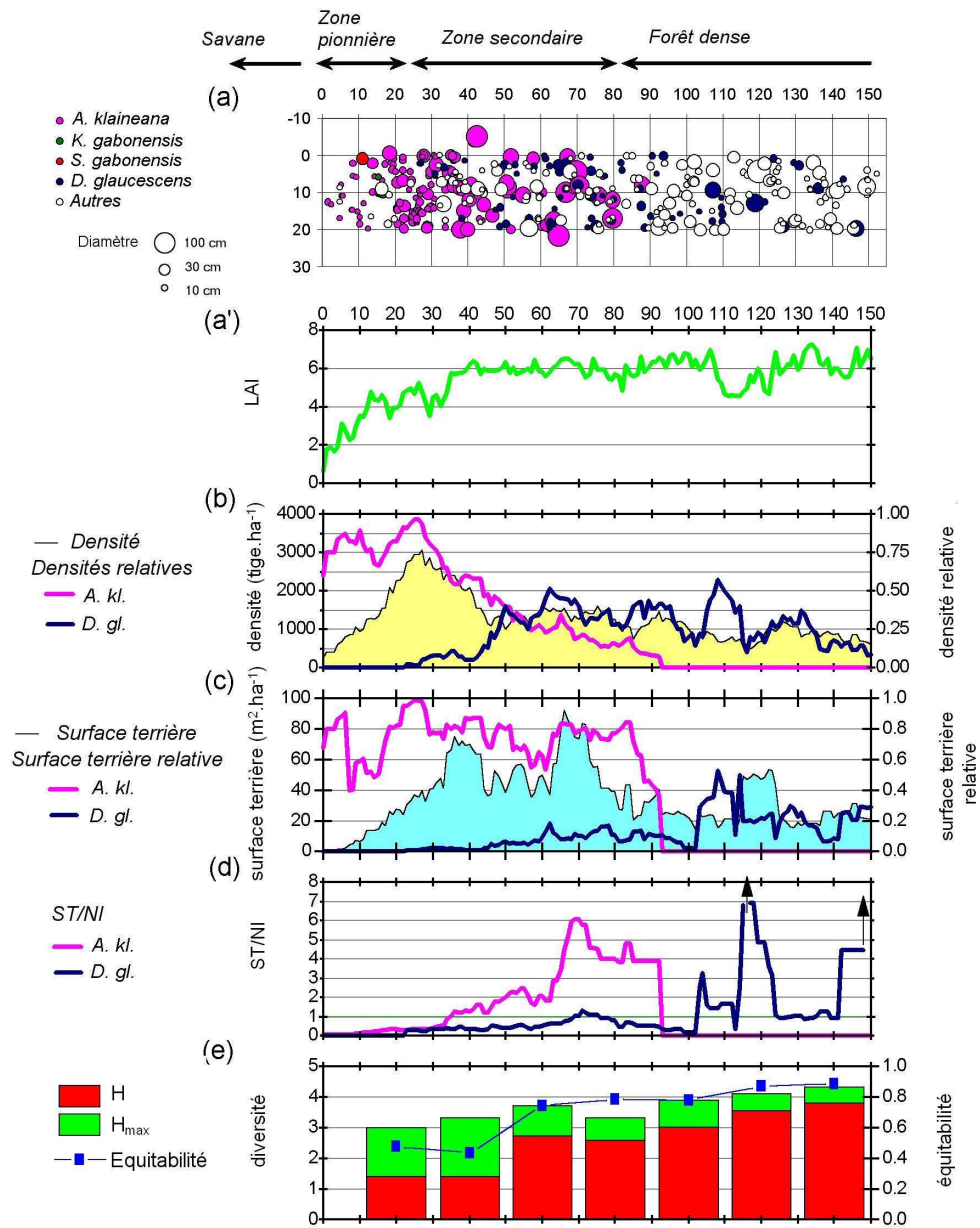


FIG. 6.5 – Layon YOLI. (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Klainedoxa gabonensis*, *Saccoglottis gabonensis* et *Dichostemma glaucescens* sont représentés en couleur. (a') Profil de LAI. (b) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative des espèces *Aucoumea klaineana* (okoumé) et *Dichostemma glaucescens*. (c) Surface terrière en m^2/ha et surface terrière relative des okoumés et *D. glaucescens*. (d) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés et *D. glaucescens*. (e) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

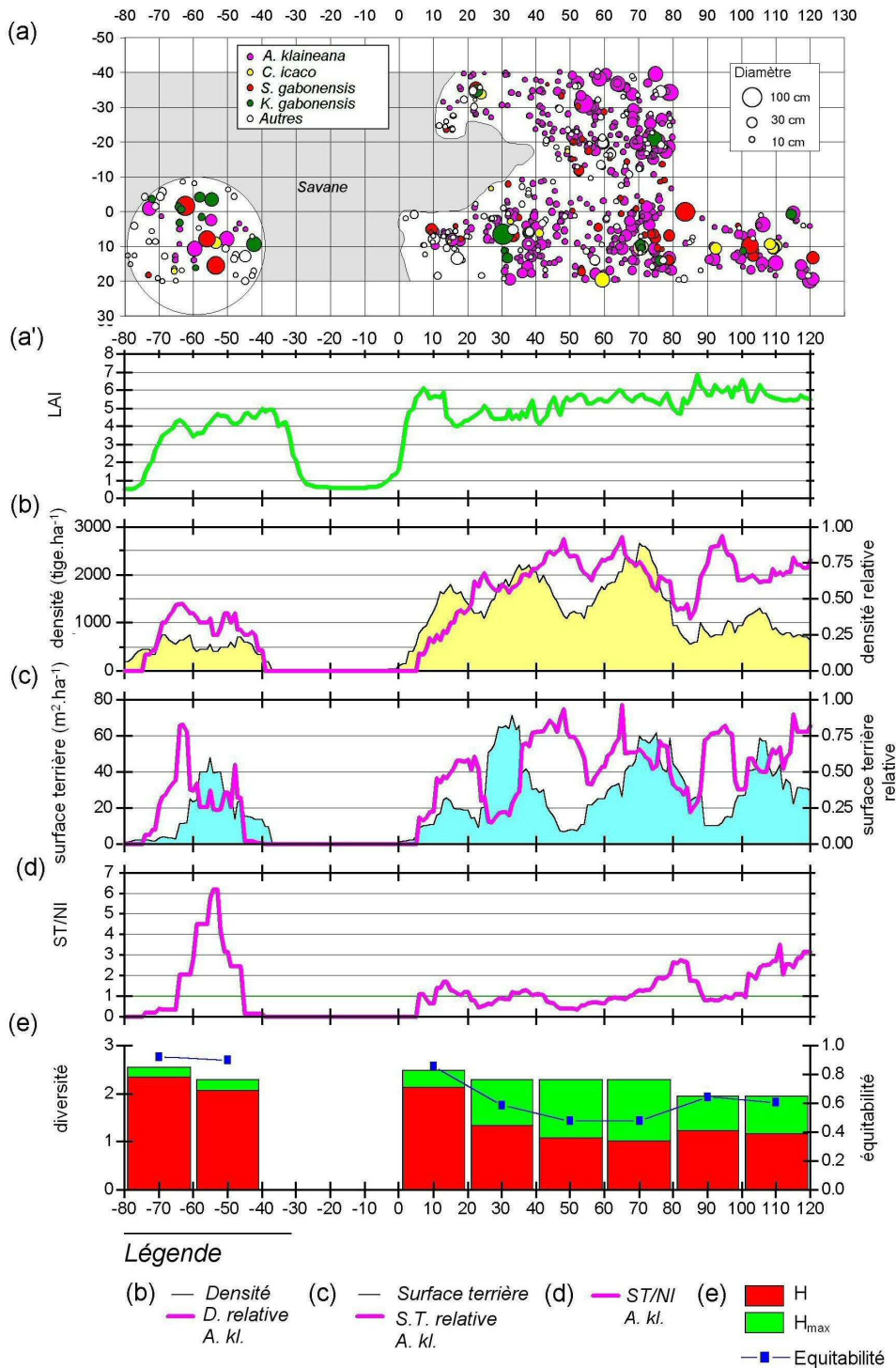


FIG. 6.6 – Layan YOSI. Les densités locales ont été évaluées le long de la première bande de 20 m de large (entre 0 et 20 m). (a) Carte de végétation le long du layon. Les espèces *Aucoumea klaineana*, *Chrysobalanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* et *Saccoglottis gabonensis* sont représentés en couleur. (a') Profil de LAI le long du layon central. (b) Densité locale en nombre de tiges par hectare et densité relative des espèces *Aucoumea klaineana* (okoumé). (c) Surface terrière en m^2/ha et surface terrière relative des okoumés. (d) Contribution des tiges à la surface terrière pour les okoumés. (e) Indice de diversité de Shannon et équitabilité.

Layon YOLI : progression d'un front forestier. La figure 6.5 représente l'évolution des différents indices le long du layon YOLI. Trois zones apparaissent clairement à mesure qu'on progresse dans la forêt :

1. une zone pionnière, de 35 à 40 *m*, composée d'arbres d'espèces héliophiles de forêt. On y note une augmentation progressive du LAI, de la densité et de la surface terrière. La densité relative des okoumés est relativement constante et élevée, tandis que le rapport ST/NI des okoumés est croissant et inférieur à 1.
2. une zone secondaire, toujours dominée par les okoumés, comme le montre la valeur importante, quasiment constante de leur surface terrière relative. Par contre, il n'y a plus de régénération de cette population d'okoumés, comme le montre la décroissance progressive de leur densité relative et l'augmentation de l'équitabilité. Le profil de ST/NI des okoumés indique également que plus on s'enfonce dans le forêt, plus la surface terrière des okoumés est assurée par peu d'individus. La régénération dans cette zone est plutôt le fait d'espèces forestières qui supportent dans leur stade juvénile une ombre importante (le LAI est de 6). On y note en particulier une augmentation progressive de la densité relative des *Dichostemma glaucescens* caractéristiques de la forêt plus ancienne.
3. la forêt dense à *D. glaucescens*. La transition entre la zone secondaire et la zone mature est brutale : vers 95 *m* la surface terrière relative des okoumés passe de 80% à une valeur nulle très rapidement. Il est plausible que ce soit du au fait que les rares gros okoumés susceptibles d'être plus loin aient été exploités. Par contre, le LAI ne montre aucun changement : le remplacement de l'espèce dominante ne se traduit par aucune modification frappante de la structure de la forêt elle-même.

Les situations dans les autres layons inventoriés précédemment par C. de Namur sont tout à fait similaires à celui-ci (les figures sont présentées en Annexe F). Les vitesses de conquête forestière sur ces différents sites sont de l'ordre de 1 à 2 *m/an* (figure 6.7).

Layon YOSI : progression par coalescence de bosquets. Le mode de progression de la forêt sur le site YOSI est très différent (figure 6.6). Il n'y a pas d'entrée progressive en forêt comme pour le layon YOLI : le LAI augmente très rapidement vers des valeurs comprises entre 5 et 6. La densité et la surface terrière locales présentent quatre pics distincts. Les densité et surface terrière relatives des okoumés présentent également des pics, sensiblement décalés par rapport à ceux des indices précédents. Le rapprochement avec les mêmes indices observés pour le bosquet en savane est celui de quatre bosquets agrégés : les pics de densité et de surface terrière correspondent aux centres de bosquets. Leur centre n'est pas occupé par des okoumés mais par d'autres espèces. Les plus gros individus sont généralement de l'une des trois espèces suivantes : *Chrysobalanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* ou *Saccoglottis gabonensis*. Ces arbres ont les premières branches très bas et sont en train de dépérir : un port de savane qui montre qu'ils ont poussé en pleine lumière.

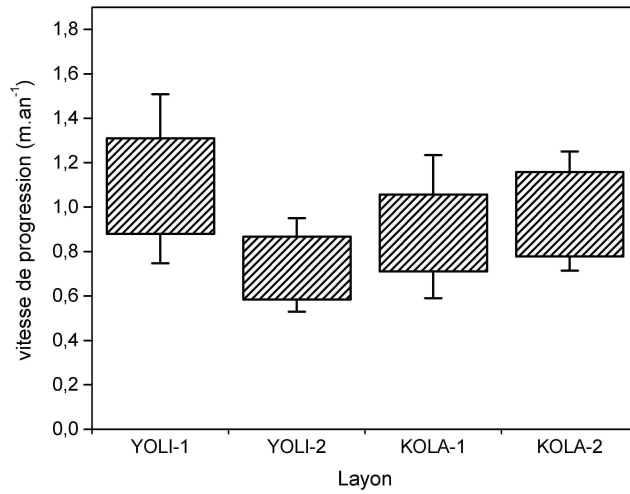


FIG. 6.7 – Evaluation de la vitesse de progression de la lisière dans le layon YOLI et dans les trois autres layons (YOLI2, KOLA1 et KOLA2) décrits dans l'Annexe F. Les boîtes représentent l'intervalle entre les valeurs estimées par les deux modèles de croissance. La borne supérieure de l'intervalle de confiance à 99% du modèle donnant la plus grande estimation et la borne inférieure de l'intervalle de confiance à 99% du modèle donnant la valeur la plus faible sont également indiqués.

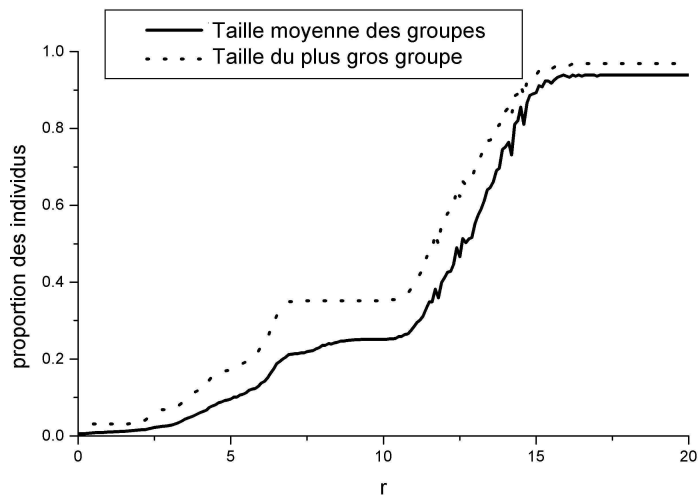


FIG. 6.8 – Evolution en fonction du rayon de voisinage r de la taille moyenne des groupes d'arbres et de la taille du groupe le plus gros. Il y a un plateau très net entre $r = 7 m$ et $r = 9 m$.

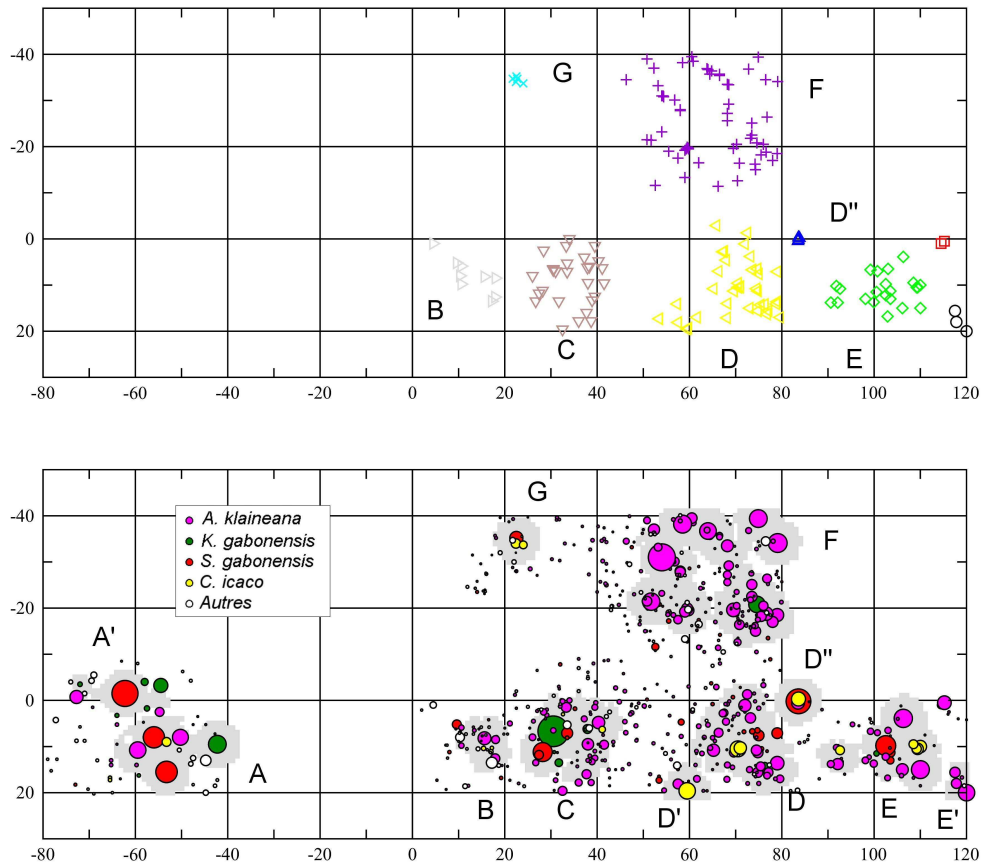


FIG. 6.9 – Cartographie de la zone d'étude YOSI. Haut : Groupes déterminés par l'algorithme de Hoshen et Kopelman en considérant un voisinage de $r = 7,50 m$. Bas : en gris; zones de plus forte surface terrière locale (supérieure à la valeur médiane), avec représentation des arbres par des cercles de diamètres proportionnels à la surface terrière des arbres.

Ces agrégats d'arbres apparaissent avec les deux méthodes de recherche. La relation entre taille des groupes d'arbres identifiés par la méthode HK et rayon de voisinage (figure 6.8) fait apparaître un plateau significatif si on considère les arbres dont le DBH est supérieur à 15 cm : la distribution des arbres dans la zone YOSI est bien agrégée.

Les groupes identifiés pour une valeur de r correspondant au plateau correspondent très bien aux zones de plus forte surface terrière locale 6.9. Ces zones de forte densité correspondent à des bosquets, avec une couronne d'okoumés ceinturant les arbres décrits par ailleurs. Le DBH minimal des arbres considérés est de $d = 15$ cm. En prenant en compte les arbres plus petits, le plateau n'est pas aussi net. En effet, depuis que ces bosquets se sont rejoints, le recrutement est homogène dans toute la zone et les plus petits arbres sont disposés de manière quasiment aléatoire dans l'espace, sans agrégation.

Le bosquet noté F est particulier. Il est plus grand que les autres, comprend des okoumés plus gros que les autres bosquets et il y a un « trou de densité » au milieu. Une explication plausible est que les arbres en son centre ont dépéri et disparu. Il s'agit certainement d'un bosquet plus ancien, dans un stade plus avancé, dont les arbres à l'origine ont déjà dépéri.

Bosquets en savane. Les plus petits bosquets sont organisés autour d'un arbuste de savane. On trouve sous cet arbuste des pousses d'espèces caractéristiques des tous premiers mètres des lisières. Pour les plus gros, l'arbuste de savane est surcimé par un ou deux arbres des espèces suivantes : *Chrysobalanus icaco*, *Klainedoxa gabonensis* ou *Saccoglottis gabonensis*. La lisière de ces bosquets est toujours occupée par les mêmes espèces de lisière. Ce n'est que dans le plus gros, en marge du layon YOSI, que l'on trouve des okoumés.

6.2.5 Mécanismes de progression de la forêt dans le Kouilou

La confrontation des résultats de terrain et des connaissances générées par le modèle FORSAT, notamment sur les conditions de changement de scénario de progression, permet de comprendre comment la progression de la forêt s'effectue et de reconstituer l'histoire de la végétation.

Sous-groupes fonctionnels de pionniers. L'observation de recrûs forestiers sur savane de différents types et à différents stades de développement permet de classer les pionniers en sous-groupes fonctionnels (les pionniers sont eux-mêmes un groupe fonctionnel). La table 6.3 reprend les principaux membres de chaque classe.

1. Les pionniers de lisière sont les arbres héliophiles qui sont véritablement au contact de la savane, en limite de la forêt ou à la lisière des bosquets. C'est le groupe le plus diversifié.
2. Les pionniers de bosquets sont les arbres qui ont la capacité de s'installer durablement en savane, qui grandissent assez pour créer autour d'eux un micro-environnement forestier qui va permettre l'installation du prochain groupe.

Groupe	Espèces
Arbustes de savane	<i>Psorospermum febrifugum</i> <i>Annona senegalensis</i> <i>Bridelia ferruginea</i>
Pionniers de lisière	<i>Maprounea membranacea</i> <i>Chaetocarpus africanus</i> <i>Hymenocardia ulmoides</i> <i>Xylopia aethiopica</i> <i>Anthocleista schweinfurthii</i> <i>Macaranga spinosa</i> <i>Cephaelis peduncularis</i>
Pionniers de bosquets	<i>Chrysobalanus icaco</i> <i>Sacoglottis gabonensis</i> <i>Klainedoxa gabonensis</i>
Pionniers longévifs	<i>Aucoumea klaineana</i>

TAB. 6.3 – Groupes fonctionnels d’arbres et d’arbustes impliqués dans la conquête forestière (pionniers).

- Le dernier groupe, celui des pionniers longévifs, se réduit à l’okoumé. Il peut s’installer s’il bénéficie dans ses premiers stades d’un relatif ombrage (il ne germe pas en savane directement) et s’il peut ensuite accéder à la lumière rapidement. C’est lui qui marque l’installation de la forêt sur la savane, en survivant aux deux autres types de pionniers et en dominant rapidement l’étage supérieur de la forêt. Il est progressivement remplacé par d’autres espèces parce qu’il n’arrive pas à recruter sous sa propre ombre.

Progression de la lisière. La progression de la lisière fait simplement intervenir les sous-groupes fonctionnels des pionniers de lisière et longévifs. Les pionniers de lisière s’installent en marge de la zone de forêt, où ils bénéficient sans doute d’une relative protection contre les effets des feux courants de savane. Ils créent ainsi les conditions d’ombre et de fraîcheur nécessaire à la germination des okoumés, qui croissent et deviennent rapidement dominants.

Dans les zones étudiées, la vitesse de progression du front forestier a été estimée entre 1 et 2 mètres par an. Ces valeurs de progression sont compatibles avec les mesures obtenues par Schwartz et coll. [101] pour des layons d’autres savanes congolaises (de l’autre côté du massif du Mayombe) et de savanes du littoral gabonais. Elles sont également du même ordre de grandeur que les vitesses de progression déduites par Fabing [56] dans la région de Youbi en comparant des photos aériennes prises à quelques décennies d’intervalle (environ 1 mètre par an).

Il faut noter la différence entre les vitesses de progression calculées sur un transect particulier et celles déduites de la différence entre deux cartes de végétation entre deux intervalles de temps. Les deux sont en fait sujettes à caution. La première parce que les layons ne sont pas choisis au hasard (on prend des « beaux sites »). Ce qu’on mesure par la seconde méthode est en fait un ac-