

1 Contexte

L'article *A minimalistic model of vegetation physiognomies in the savanna biome*, paru en 2021 dans le journal *Ecological Modelling* [savanna] propose une modélisation de l'occupation relative de la biomasse de forêt, T (pour *Tree*), et de la biomasse herbacée de savane, G (pour *Grassland*), en fonction du temps, à l'échelle d'une région. Le modèle est basé sur un couple de deux équations différentielles ordinaires :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt} = \left(\frac{\gamma_G W}{b_G + W} \right) G \left(1 - \frac{G}{K_G(W)} \right) - \delta_G G - \eta_{TG}(W)TG - \lambda_{fG}(W)fG \\ \frac{dT}{dt} = \left(\frac{\gamma_T W}{b_T + W} \right) T \left(1 - \frac{T}{K_T(W)} \right) - \delta_T T - f\theta(T)\omega(G)T \end{cases} \quad (1)$$

avec les conditions initiales $G(0) = G_0$ et $T(0) = T_0$.

La savane a été définie dans l'article largement cité de Scholes et Archer *Tree-Grass Interactions in Savannas* de 1997 [1] comme un ensemble de communautés ou de paysages avec une couche d'herbe continue et des arbres éparpillés, dans des zones tropicales et subtropicales où il y a une forte alternance des saisons humide et sèche. Les zones de savane couvraient en 1997 la moitié de l'Afrique et de l'Australie, 45% de l'Amérique du Sud, 10% de l'Inde et de l'Asie du Sud, et 50 millions d'hectares en Amérique du Nord. Comme l'illustre la figure 1, rapportée dans l'article de 2021, on observe un fort contraste entre les zones de savane et les zones de forêt à l'échelle d'un paysage, qui forment comme une sorte de mosaïque :



FIGURE 1 – Contraste entre les zones de forêt et de savane, Parc National Mpem & Djim, Région du Centre, Cameroun.

Comment une zone considérée peut-elle évoluer ? Deviendra-t-elle à terme totalement recouverte de forêt ? Ou bien deviendra-t-elle totalement une zone de savane sans plus de regroupement forestier dense ? Le but est de présenter une modélisation permettant d'inférer le résultat.

Un élément essentiel de la dynamique de ce type de paysage où forêt et savane se côtoient est le feu. Des incendies parcourent en effet régulièrement ces paysages. Ils peuvent être d'origine humaine ou bien naturelle, via la foudre. Contrairement à l'idée que pourrait se faire un habitant de pays tempéré, dans de telles zones, les incendies font partie du "cycle naturel" de régénération de la végétation, dans le sens où ils ne sont pas des événements rares ou contre lesquels on cherche à lutter. L'impact du feu est donc un élément essentiel à prendre en compte :

[...] grass biomass that grows during rainfall periods is fuel for fires occurring in the dry months. Sufficiently frequent and intense fires are known to prevent or at least delay the development of woody vegetation (Yatat et al. [2018b], Govender et al. [2006]), thereby preventing trees and shrubs to depress grass production through competition for light and nutrients. The grass-fire feedback is widely acknowledged in literature as a force able to counteract the asymmetric competition of trees onto grasses, at least for climatic conditions within the savanna biome that enables sufficient grass production during wet months.

2 Modèle

2.1 Le modèle de croissance logistique

On observe dans le couple d'équations 13 que les premières parties de la croissance de la biomasse ligneuse T et de la biomasse herbacée G sont respectivement un modèle de croissance logistique en T et en G . Le modèle de croissance logistique est en effet défini par une quantité $N(t)$, dépendant du temps t , avec $r > 0$ (lié au taux d'accroissement) et $K > 0$ (dite capacité porteuse, ou capacité limite), par [2] :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (2)$$

Avec la condition initiale $N(0) = N_0 \in]0, K[$, l'équation 2 admet la solution :

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \quad (3)$$

de forme sigmoïdale, avec $N(0) = N_0$ et $N(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} K$.

2.2 Adaptation du modèle de croissance logistique au cadre forêt-savane, en prenant en compte la pluie

La pluie agit comme un facteur explicatif essentiel à la fois sur le développement de la biomasse ligneuse T et de la biomasse herbacée G , d'où la présence de la précipitation annuelle moyenne W (en millimètres par an) dans l'équation 1. On retrouve le modèle de croissance logistique à la fois pour T et pour G , avec des capacités porteuses respectives $K_T(W)$ et $K_G(W)$, fonctions de W . Le r de l'équation 2 devient $\frac{\gamma_G W}{b_G + W}$ et $\frac{\gamma_T W}{b_T + W}$, les productions annuelles de biomasse d'arbres et d'herbes respectivement.

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt} = \left(\frac{\gamma_G W}{b_G + W}\right) G \left(1 - \frac{G}{K_G(W)}\right) - \dots \\ \frac{dT}{dt} = \left(\frac{\gamma_T W}{b_T + W}\right) T \left(1 - \frac{T}{K_T(W)}\right) - \dots \end{cases} \quad (4)$$

Les capacités porteuses $K_T(W)$ et $K_G(W)$ ont été déterminées comme des fonctions croissantes bornées de la disponibilité en eau W , encore une fois de forme sigmoïdale :

$$K_T(W) = \frac{c_T}{1 + d_T e^{-a_T W}} \quad (5)$$

Leur ajustement aux données s'est effectuée avec une régression quantile non linéaire.

2.3 Développement de la forêt sur la savane : une interaction asymétrique

Les relations entre les formes de vie herbacées et ligneuses sont asymétriques et très "contexte-dépendant" : *The synthesis by Mordel et al and Le Roux [...] concluded that the relative production (within to outside crown) is a decreasing function of rainfall. This means that the impact of tree biomass on grass biomass ranges from possible facilitation, in arid and semi-arid parts of the rainfall gradient, to competition in the humid part with the tipping point located around a mean annual rainfall of ca. 600 mm.yr⁻¹. However, despite empirical evidence possible facilitation has never been integrated in published tree-grass interactions models, even in those claiming genericity with respect to geographical location [...]*

Ainsi, pour prendre en compte les effets de la biomasse ligneuse T sur la biomasse herbacée G , on introduit un coefficient $\eta_{TG}(W)$, qui est une fonction tangente hyperbolique de la précipitation annuelle W , ajustée par des coefficients, de sorte qu'une valeur négative signifie que la présence de biomasse ligneuse T facilite le développement de biomasse herbacée G , et qu'une valeur positive signifie que la présence de biomasse ligneuse T freine le développement de biomasse herbacée G :

$$\eta_{TG}(W) = a \tanh\left(\frac{W-b}{c}\right) + d \quad (6)$$

FIGURE 2 – Facilitation ou freinage de l'accroissement de biomasse herbacée G selon la précipitation annuelle moyenne W

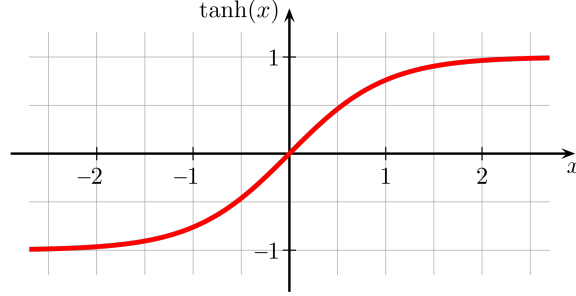


FIGURE 3 – Illustration de la fonction tangente hyperbolique standard, Wikipedia

Ce terme de facilitation ou de freinage $\eta_{TG}(W)$ est multiplié par le produit des biomasses T et G :

$$\frac{dG}{dt} = \left(\frac{\gamma_G W}{b_G + W}\right) G \left(1 - \frac{G}{K_G(W)}\right) - \eta_{TG}(W)TG - \dots \quad (7)$$

FIGURE 4 – Taux d'accroissement de la biomasse herbacée

2.4 Effet du feu

Il est communément admis dans la littérature que la biomasse herbacée sèche est le facteur principal contrôlant à la fois l'intensité du feu et sa capacité à s'étendre. L'intensité du feu est représentée par un coefficient $\omega(G)$, fonction croissante et bornée de la biomasse herbacée :

$$\omega(G) = \frac{G^2}{G^2 + \alpha^2} \quad (8)$$

La forme de cette fonction a été choisie d'après les "formes possibles" de $\omega(G)$ présentée dans l'article *Yatat et al.* de 2018.

Pour un niveau $\omega(G)$ fixé, la mortalité des ligneux $\theta(T)$ est supposée être une fonction non linéaire décroissante de T . L'idée est que le feu affecte différemment les arbres selon leurs tailles (supposée proportionnelle à la biomasse). L'augmentation de la hauteur des arbres diminue l'intensité du feu (ce qu'on observe empiriquement, le feu diminue en intensité face à une forêt très haute) :

$$\theta(T) = \lambda_{fT}^{min} + (\lambda_{fT}^{max} - \lambda_{fT}^{min})e^{-pT} \quad (9)$$

Il est clair que $\theta(0) = \lambda_{fT}^{max}$ et que $\theta(T) \xrightarrow{T \rightarrow +\infty} \lambda_{fT}^{min}$, avec entre les deux une forme exponentielle dont la vitesse est contrôlée par le coefficient p .

Le produit de l'intensité du feu $\omega(G)$, de la mortalité des ligneux $\theta(T)$ et de la biomasse des ligneux T , est soustrait à l'accroissement de biomasse ligneuse :

$$\frac{dT}{dt} = \left(\frac{\gamma_T W}{b_T + W}\right) T \left(1 - \frac{T}{K_T(W)}\right) - f\theta(T)\omega(G)T - \dots \quad (10)$$

Le coefficient f est pris comme une constante multiplicative de l'intensité du feu $\omega(G)$, représentant la fréquence des feux d'origine humaine volontairement déclenchés, dans des plans de gestion par

exemple, et ne traduit pas nécessairement la fréquence des feux d'intensité notable.

On soustrait de même un terme à l'accroissement de la biomasse herbacée $f\lambda_{fG}(W)G$ (l'augmentation de la biomasse herbacée augmente l'intensité du feu) :

$$\frac{dG}{dt} = \left(\frac{\gamma_G W}{b_G + W} \right) G \left(1 - \frac{G}{K_G(W)} \right) - \eta_{TG}(W)TG - \lambda_{fG}(W)fG - \dots \quad (11)$$

Cette fois-ci le terme de perte de biomasse par le feu est $fG\lambda_{fG}(W)$, où :

$$\lambda_{fG}(W) = \lambda_{fG}^{min} + (\lambda_{fG}^{max} - \lambda_{fG}^{min}) \frac{W^Z}{W^Z + S^Z} \quad (12)$$

On retrouve une forme similaire à l'équation de $\theta(T)$ 9, sauf qu'au lieu d'avoir une fonction en T , on a ici une fonction en W , et qu'au lieu d'avoir une fonction exponentielle décroissante, on a ici une fonction croissante à valeurs dans $[0, 1]$. S est un paramètre de précipitation en millimètres par an, tout comme W (d'où l'homogénéité de la fraction) dont il est dit qu'il "sépare les faibles valeurs des hautes valeurs de $\lambda_{fG}(W)$ ". Il n'est pas donné d'information précise sur le rôle du paramètre z .

2.5 Modèle final

Ainsi, l'article *A minimalistic model of vegetation physiognomies in the savanna biome* [savanna] adapte le modèle de croissance logistique en prenant en compte la pluie, l'interaction asymétrique entre la forêt et la savane, et le feu. A cela il ne reste plus qu'à soustraire respectivement pour l'accroissement de la biomasse herbacée équation 11 et pour l'accroissement de la biomasse ligneuse équation 10 les pertes de biomasse $\delta_G G$ et $\delta_T T$ liées aux herbivores, et on obtient le système d'équation représentant à l'échelle d'une région l'évolution de la biomasse herbacée G et de la biomasse ligneuse T sur une zone donnée :

$$\begin{cases} \frac{dG}{dt} = \left(\frac{\gamma_G W}{b_G + W} \right) G \left(1 - \frac{G}{K_G(W)} \right) - \delta_G G - \eta_{TG}(W)TG - \lambda_{fG}(W)fG \\ \frac{dT}{dt} = \left(\frac{\gamma_T W}{b_T + W} \right) T \left(1 - \frac{T}{K_T(W)} \right) - \delta_T T - f\theta(T)\omega(G)T \end{cases} \quad (13)$$

3 Points d'équilibre $E = \{(G^*, T^*)\}$

Une étude des points d'équilibre de l'équation 13 est menée en appendices de l'article. Les points d'équilibre triviaux sont :

- $(0, 0)$, zone déserte
- $\left(0, T^* = K_T(W) \left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_W^1} \right) \right)$ si $\mathcal{R}_W^1 = \frac{\gamma_T W}{(b_T + W)\delta_T} > 1$, correspondant à un équilibre de forêt
- $\left(G^* = K_G(W) \left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_W^2} \right), 0 \right)$ si $\mathcal{R}_W^2 = \frac{\gamma_G W}{(b_G + W)(\delta_G + \lambda_{fG}(W)f)} > 1$, correspondant à un équilibre de savane.

$(0, 0)$ est évidemment point d'équilibre de 13. Développons le calcul implicite de l'article pour le second point d'équilibre. Si $G = 0$, on a $0 = \left(\frac{\gamma_T W}{b_T + W} \right) T \left(1 - \frac{T}{K_T(W)} \right) - \delta_T T$ puisque $\omega(0) = 0$. On peut simplifier par $T \neq 0$, on obtient $1 = \mathcal{R}_W^1 \left(1 - \frac{T}{K_T(W)} \right)$. $T \in [0, K_T(W)[$, donc $\left(1 - \frac{T}{K_T(W)} \right) \in [0, 1[$ donc le système peut admet une solution si, nécessairement, $\mathcal{R}_W^1 > 1$. Auquel cas on peut exprimer T en fonction de \mathcal{R}_W^1 . D'où le point d'équilibre de forêt $T^* = K_T(W) \left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_W^1} \right)$. $\left(1 - \frac{1}{\mathcal{R}_W^1} \right) \in [0, 1[$ et on peut donc l'interpréter comme une pourcentage de la capacité porteuse $K_T(W)$. Le calcul est analogue pour le point d'équilibre de savane.

La suite de l'appendice de l'article est consituée de l'étude de l'ensemble des autres points d'équilibre selon toutes les combinaisons possibles des signes des coefficients de l'équation 13 que nous avons introduits dans la partie 2. Toutes ces combinaisons sont accompagnées de leur interprétation qualitative. Tous les domaines de définition des paramètres introduits partie 2 sont recensés dans le tableau

page 12 de l'article. Ils sont inférés selon les articles cités. Est présentée une interface R permettant de visualiser les diagrammes de bifurcation, pour l'ensemble des paramètres du tableau (ceux présentés ici partie 2) fixés, selon la précipitation annuelle moyenne W et la fréquence des feux f .

Références

- [1] R. J. SCHOLES et S. R. ARCHER. “Tree-Grass Interactions in Savannas”. In : *Annual Review of Ecology and Systematics* (1997). URL : <https://www.jstor.org/stable/2952503>.
- [2] Laurent PUJO MENJOUET SANDRINE CHARLES. *Cours Biologie Mathématique et Modélisation de l'Université de Lyon*. 2020. URL : http://bmm.univ-lyon1.fr/bmm/systemes_dynamiques.php.